

PUBLICACIONES DE LA UNIVERSIDAD DE COCHABAMBA

WILLIAM L. BROWN

**TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE LAS HORMIGAS
EN LA PARTE AUSTRAL DE SUD AMERICA**

LA FAUNA MIRMECOLOGICA DE BOLIVIA

Por el Dr. Nicolás Kusnezov

Tirada aparte de «Folia Universitaria N^o. 6
Cochabamba, de 1953.

IMPRENTA UNIVERSITARIA
COCHABAMBA - BOLIVIA
— 1953 —

PUBLICACIONES DE LA UNIVERSIDAD DE COCHABAMBA

TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE LAS HORMIGAS
EN LA PARTE AUSTRAL DE SUD AMERICA

LA FAUNA MIRMECOLOGICA DE BOLIVIA

Por el Dr. Nicolás Kusnezov

Tirada aparte de «Folia Universitaria N° 6
Cochabamba, de 1953.

IMPRENTA UNIVERSITARIA

COCHABAMBA - BOLIVIA

— 1953 —

TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE LAS HORMIGAS EN LA PARTE AUSTRAL DE SUD AMERICA

Por el Dr. Nicolás Kusnezov
Instituto Miguel Lillo-Universidad de Tucumán,
República Argentina

P R E F A C I O

Al empezar este trabajo el autor no se ha guiado por ningún concepto preconcebido, tratando de interpretar los hechos en forma más objetiva posible.

Los resultados del estudio son negativos tanto para el concepto lamarckista, que exagera las influencias ambientales, como también para las hipótesis geológicas, tales como la teoría de Wegener, la de Ihering, etc.

Todos los hechos observados pueden ser explicados satisfactoriamente admitiendo, que los caracteres nuevos surgen del "interior" de los organismos en forma espontánea, desempeñando el ambiente el papel selectivo, que la evolución del panorama zoogeográfico (incluyendo sus aspectos ecológicos) representa una función de la diferenciación de los conjuntos faunísticos antiguos, primitivos en los secundarios actuales.

A su turno estos últimos representan la etapa actual del proceso que se dirige espontáneamente hacia la mayor **integración** de los conjuntos y la diferenciación de sus partes. Estas dos tendencias generales representan una consecuencia de la interferencia entre las tendencias intrínsecas y el contralor ambiental.

El estudio abarca sólo los aspectos morfológicos, bionómicos y ecológicos. Por eso el problema del **mecanismo** que provoca la aparición y la fijación de los caracteres hereditarios queda sin su aclaración perteneciendo al dominio de la genética y la fisiología.

GENERALIDADES

Hormigas representan una sola familia **Formicidae** dentro del orden **Hymenoptera**. Desde el punto de vista taxonómico la familia es nada más que una pequeña subdivisión de la clase **Insecta** con sus aproximadamente 800 familias distintas. Sin embargo la abundancia y la frecuencia de hormigas están en evidente desproporción con su modesta posición sistemática. En muchas partes del mundo las hormigas pertenecen a los **dominantes** en los conjuntos faunísticos correspondientes y en ciertos casos llegan a ser elementos de gran importancia económica, tanto negativa (como, por ejemplo, **Atta**, **Acromyrmex** y **Rhizomyrma** en Sud América), como positiva (como, por ejemplo, especies de **Formica** en los bosques de Europa). Evidentemente la familia **Formicidae** ha encontrado en el transcurso de su evolución los modales, que le permitieron llegar a dominancia, la cual caracteriza no solamente la actualidad, sino también las épocas pasadas, como lo permiten deducir los restos fósiles, conservados en el ambar báltico y siciliano y en los sedimentos de Florissant. De aquí surge el problema de las causas de su dominancia, de su evidente adaptabilidad a las condiciones ambientales.

El hecho mismo de que las hormigas son insectos sociales por sí mismo no explica todavía nada, porque de un lado existen otros insectos sociales, como avispas, abejas y termitas (comejenes), las cuales no llegan a tal grado de dominancia, que es propio para hormigas, de otro lado, existen insectos, que no son estrictamente dicho sociales y a pesar de eso a veces se multiplican en enormes cantidades (langostas, cochinillas, algunas mariposas, etc.). Dentro de la misma familia **Formicidae** se observan grandes diferencias en el sentido de **frecuencia y abundancia**, lo que según nuestra opinión, refleja distintos grados de adaptabilidad. Se puede observar amplia gama de las formas de transición desde las formas raras, relacionadas con los nichos ecológicos particulares y en parte tendiente hacia su extinción hasta las muy abundantes, las cuales además de todo se adaptan bien a distintos tipos del ambiente, siendo **ecológicamente polivalentes**.

De estos hechos surgen dos consecuencias principales. Primero el éxito en la lucha por la existencia, manifestado por la abundancia y frecuencia de las unidades sistemáticas correspondientes depende no de un solo carácter, cualquier sea su importancia en general, sino de los **conjuntos de caracteres** y de las **normas de reacción**, los cuales se relacionan con la constitución hereditaria y sus cambios evolutivos. Segundo: es posible estudiar por lo menos ciertos aspectos de evolución **sin**

salir fuera de los límites de la familia **Formicidae**, cuyos representantes en casos particulares nos ofrecen tanto los ejemplos de evidente éxito en la lucha por la existencia, como los de más o menos acentuado fracaso.

Naturalmente estos aspectos tienen siempre **caracteres particulares**, porque en general los fenómenos biológicos no se repiten con todos los detalles en otros grupos y, en fin, en cada caso tengo sus rasgos individuales. Por eso, todas las analogías tienen carácter relativo, siendo más o menos superficiales.

Aún en lo que se refiere al modo de vida social y al polimorfismo las hormigas difieren de otros insectos sociales. En avispas y abejas el polimorfismo nunca llega a las formas tan acentuadas, como se observa en la familia **Formicidae**. Mientras en avispas y abejas las obreras son aladas y más o menos monomorfas, siendo al mismo tiempo parecidas a sus hembras correspondientes, en hormigas las obreras son siempre ápteras y en muchos casos muy polimorfas, diferenciándose mucho de sus hembras, particularmente en los grupos más evolucionados (basta mencionar, por ejemplo, grandes diferencias entre obreras y hembras en **Carebara**, **Erebomyrma**, **Carebarello** o **Eciton**). En este sentido las hormigas ofrecen mayor diversidad de posibles combinaciones. Otra diferencia importante entre hormigas de un lado y avispas y abejas de otro son distintos modos de construir sus nidos.

Un elemento estructural de los nidos de avispas y abejas representan las celdas, ordinariamente de contornos precisos geométricos, mientras los nidos de hormigas representan en la mayoría de los casos construcciones irregulares, mejor adaptables a las condiciones reales del ambiente. En este sentido los nidos de hormigas son más parecidos a los de termites. Sin embargo, en otros sentidos las sociedades de hormigas y de termites son muy distintas. En primer lugar, en las sociedades de termites al lado de numerosas obreras participan ambos sexos, mientras las sociedades de hormigas son esencialmente las sociedades femeninas. La vida de machos es breve. Después de salir de su envoltura ninfal, los machos jóvenes se hallan dentro de los nidos hasta que llegue el momento oportuno para el vuelo nupcial. Con el acto de copulación se termina el papel biológico de un macho, que nunca vuelve al nido pereciendo fuera de él. En las sociedades de hormigas los machos representan nada más que portadores de los caracteres hereditarios y sus cambios evolutivos y no participan en la vida diaria de una colonia. Sus funciones son exclusivamente las funciones generativas, así como las funciones de **obreras** son exclusivamente **vegetativas**, porque las obreras construyen y mantienen los nidos, acarrean y almacenan alimentos para toda la

colonia, cuidan la cria, defienden su colonia de enemigos, etc. sin participar en los procesos de **reproducción** inmediatamente.

Otra diferencia entre termitas y hormigas es en último caso mucha mayor diversidad de los modos de vida y de regímenes de alimentación. En estos dos sentidos las termitas son relativamente muy uniformes, viviendo en oscuridad y alimentándose de las materias vegetales, de modo que en comparación con termitas las hormigas también ofrecen mayor diversidad de posibles combinaciones, que se manifiestan en muchos tipos de especializaciones representadas por distintas formas de vida, cada vez adaptadas a las condiciones del ambiente.

La separación de las funciones **generativas** y **vegetativas** entre distintos individuos, pertenecientes a la misma especie (machos en primer caso, obreras en el último) permite estudiar los fenómenos de evolución por separado en dos casos distintos, es decir, cuando la selección ambiental está reducida hasta el mínimo posible (machos) y cuando este factor tiene la importancia acentuada (obreras y sus modificaciones), exigiendo ciertas bien determinadas adaptaciones. En realidad, como vamos a ver en adelante, los **modales de evolución morfológica** pueden ser distintos en distintos sexos, así como las hembras y los machos sean en este sentido independientes entre sí. Mientras las hembras y las obreras manteniendo contacto con el mundo exterior no necesitan adaptaciones especiales para poder sobrevivir y en casos particulares prosperar bajo variables condiciones del ambiente, lo que pone el proceso de evolución en coordinación con las condiciones generales y sus cambios, los machos son relativamente independientes en este sentido, dependiendo los modales de su evolución morfológica más de los factores intrínsecos.

Por eso se observan los casos cuando ciertos caracteres en macho manifiestan **avance o atraso evolutivo** en comparación con lo que se observa en hembra (ver adelante), así como el carácter en general fluctuante del dimorfismo sexual. La disminución de la diferencia sexual en los parásitos sociales, que carecen de obreras propias (ver adelante) puede tener su explicación en el hecho, de que en estos casos pasan la vida en el mismo tipo de ambiente de modo que ninguno de los dos sexos tiene diferencias en este sentido.

Sin embargo, aún en este caso no son los factores ambientales, sino los intrínsecos responsables para la disminución del dimorfismo sexual, lo que comprueba en forma sugestiva los datos referentes a la tribu **Attini**.

En todos los casos los factores ambientales intervienen más como **reveladores** de las potencialidades intrínsecas y no como **creadores** de nuevas cualidades de organismo.

Antes de pasar al tema es conveniente recordar, que se-

gún los datos existentes los precursores de las hormigas eran las avispas solitarias con las hembras aladas hasta cierto grado parecidas a las **Tiphiidae** actuales (1).

Sin embargo, como dicen Brown y Nutting (2), no se afirma que el antecesor común de las **Tiphiidae** y de las **Formicidae** podría ser necesariamente considerado como perteneciente a la familia **Tiphiidae**, las cuales evolucionaron en un sentido, mientras las hormigas han tomado otro camino de su desarrollo. El momento crítico en la evolución en calidad de hormigas era la aparición de la casta obrera. En que etapa de la evolución han aparecido las obreras y si ellas han aparecido una sola vez (en forma monofilética) o repetidas veces surgiendo de distintas subdivisiones del mismo tronco común no se sabe todavía. Las subfamilias **Dorylinae** y **Leptanillinae** son muy sospechosas en este último sentido. La primera tiene el tipo de la nervadura alar muy distinto del de otras subfamilias, la última tiene una sutura promesotal muy profunda, que en obrera representa algo parecido a una articulación (3) entre Protorax y partes posteriores del torax, lo que no se encuentra tampoco en otras subfamilias.

No es posible por ahora derivar **Dorylinae** y **Leptanillinae** de los elementos más primitivos de otras subfamilias, ni tampoco ponerlas en conexión con las últimas con toda seguridad.

Para considerar distintas subfamilias dentro de la familia es necesario tener en cuenta tanto los caracteres morfológicos de valor filogenético (nervadura, polimorfismo, etc.), como otros caracteres, evaluando los últimos desde el punto de vista del desarrollo de las especializaciones (en el sentido amplio), propias para los insectos sociales, es decir, el grado de la integración biosocial de comunidades y los fenómenos relacionados, como la intensidad de multiplicación, aparición de las formas de vida especializadas en forma más o menos acentuada, división de trabajo, etc.

En este sentido las **Ponerinae** representan la subfami-

(1) Reid, J. A. - The thorax of the wingless and short-winged Hymenoptera, 1941, Trans. Ent. Soc. London, 91(8): 367-446.

(2) Brown, W. L. and Nutting, W. L. - Wing venation and the Phylogeny of the Formicidae, 1950, Trans. Amer. Ent. Soc. 75: 113-132 (117).

(3) "Gelenkartige Verbindung" según Kutter, H. - Beitrag zur Kenntnis der **Leptanillinae**, 1948, Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 21: 286-295 (293).

lia más primitiva de todas. Sus caracteres principales son: 1º poca o escasa fecundidad de hembras; 2º colonias ordinariamente poco numerosas; 3º obreras monomorfas y muy parecidas a sus hembras; 4º sin división de trabajo; 5º con la estructura biosocial relativamente simple; 6º poca adaptabilidad a las condiciones del ambiente, siendo la mayoría termófilas y mesófilas, más abundantes en las regiones con las condiciones del ambiente relativamente estables; 7º falta de las formas de vida especializadas, siendo la mayoría terrícolas, carnívoras primitivas u omnívoras; 8º conservación de ciertos caracteres ancestrales, como aguijón, nervadura alar de tipo primitivo, dimorfismo sexual acentuado, antenas de 12 artejos en obrera y hembra y de 13 en macho. Los casos de especialización son relativamente raros y sin embargo existen. Por ejemplo, **Discothys** tiene antenas muy diferenciadas con la cantidad reducida de sus artejos, **Ectatoma** tiene los palpos muy reducidos, la especie **Ectatomma quadridens** en la Argentina se ha adaptado bien, como una excepción, a las condiciones del ambiente árido, etc.

Como se puede ver en el cuadro Nº 8 las **Ponerinas** son más abundantes (cantidad de los géneros) en los países cálidos y en el hemisferio Sud, siendo poco representadas en las regiones neártica y paleártica. Las tribus más primitivas, como **Myrmeciini**, **Amblyoponini** son muy típicas para la fauna de Australia, mientras las tribus relativamente **Ectatommini** y **Ponerini** son mejor representadas en las regiones neotropical y etiópica respectivamente (4).

La posición de **Cerapachyinae** no está clara todavía. Brown y Nutting (5) consideran a esta subfamilia solamente como **Ponerinas** especializadas. Sin embargo, hay ciertos caracteres que no se encuentran o son raras en **Ponerinae**. Por ejemplo, el ala de **Cerapachys** y **Acanthostichus** tienen el ala anterior con la celda radial abierta, mientras las **Ponerinae** la tienen cerrada. El dimorfismo sexual en **Cerapachyinae** (por lo menos en **Acanthostichus**) es muy reducido. El tipo del peciolo de **Cerapachyinae** rara vez se encuentra en distintas subdivisiones de **Ponerinae** (**Stigmatomma**, **Prionopelta**).

De otro lado, las **Cerapachyinae** tienen ciertos caracteres comunes con **Dorylinae**: 1º el modo de vida del género

(4) La composición de ambas tribus debe ser sometida a una revisión. En ciertos sentidos **Acanthoponera** (regiones Ne y Au) es muy distinta de otras **Ectatommini** neotropicales, así como el género casi cosmopolita **Ponera** es distinto de otras **Ponerini** neotropicales (ver adelante composición de los segmentos palpables).

(5) Brown and Nutting, 1. c., p. 125.

Acanthostichus hace recordar la forma incipiente del de *Ectopen* (*Dorylinae*); estas hormigas cazan a las termitas y las persiguen formando filas, parecidas a las de *Eciton* (sin embargo, las colonias de *Acanthostichus* son poco numerosas y por eso estas hormigas no forman ejércitos tan grandes, como en caso de *Dorylinae*), 2º la conformación de los segmentos palpaes es casi idéntica en *Acanthostichus* con la de *Eciton*, 3º *Acanthostichus* tiene las hembras *dictadiformes*, sin embargo en forma menos acentuada que *Eciton*, 4º *Acanthostichus* no tiene nidos fijos.

Las *Cerapachyinae* tienen una dispersión amplia en los países cálidos, siendo relativamente raras en todas partes y más variadas en el hemisferio Sud. Es un linaje filogenético que no tuvo gran éxito en la lucha por su existencia conservando muchos caracteres primitivos y entre ellos la intensidad reducida de reproducción.

La subfamilia *Dorylinae* ocupa en el sistema una posición bastante aislada, representando un linaje filogenético particular. Son hormigas legionarias, que forman grandes ejércitos persiguiendo otros pequeños animales, sobre todo otros artrópodos y entre ellos otras hormigas. Es una forma de vida especializada que no tiene analogías en otros grupos de hormigas, excepto, en forma primitiva, *Cerapachyinae* (ver arriba). Los aspectos morfológicos representan una combinación particular de los caracteres primitivos (nervadura alar en macho) y secundarios (polimorfismo de obreras, segmentos palpaes, etc.). La hembra áptera, parecida a obreras (*ergatomorfa*) tiene ovarios muy desarrollados. Por eso la intensidad de multiplicidad es grande en esta subfamilia y las colonias de hormigas pueden ser muy numerosas. La subfamilia es muy homogénea, contando sólo con 6 géneros distintos, que viven en los países cálidos del mundo, donde a veces llegan a ser dominantes. En la zona ecuatorial alcanzan alturas hasta por lo menos 3000 metros sobre el nivel del mar, tanto en Sud América (*Eciton coecum* Latr.), —Ecuador, como en África (*Dorylus molestus* Gerst.) en la montaña Meru. En este sentido las *Dorylinae* superan a las *Ponerinas*, las cuales alcanzan en África sólo una altura de 2600 metros (*Ponera coarctata imatongica* Weber) (6).

A la mayor especialización corresponde lógicamente mayor amplitud de la dispersión vertical. También la valencia ecológica es mayor en caso de *Dorylinae*, que viven en distintos tipos del ambiente, siendo más exigentes con respecto a la

(6) Weber, Neal. A. - Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1943, 93: 263-389.

temperatura por carecer de adaptaciones para soportar el frío.

La subfamilia **Leptanillinae** tiene pocos géneros y pocas y raras especies en la región Oriental, en Australia y Mediterráneo (Córsega, Cerdeña) y sus caracteres morfológicos hacen recordar las **Dorilinas** (7).

Parece muy probable la idea, de que la subfamilia **Leptanillinae** representa un "ensayo fracasado" de la naturaleza, que ha podido sobrevivir en las áreas aisladas en calidad de un elemento relictual. La subfamilia **Pseudomyrmicinae** ocupa en el sistema una posición bien definida, sin tener parentesco perceptible con ninguna de otras subfamilias. Las hormigas conservan su aguijón, la nervadura alar es primitiva e igual en ambos sexos, obreras son monomorfos y muy parecidas a sus hembras, la intensidad de multiplicación no difiere esencialmente de la en **Ponerinae**. El nivel evolutivo de **Pseudomyrmicinae** es un poco superior en comparación con él de **Ponerinae**. Al mismo tiempo la conformación particular de cuerpo, ciertos caracteres larvales y poco acentuado dimorfismo sexual permiten fijar un límite muy neto entre estas dos subfamilias.

Además la subfamilia **Pseudomyrmicinae** manifiesta una sola dirección bionómica, siendo sus representantes en su mayoría formas arborícolas. La subfamilia se compone de solo 4 géneros, uno neotropical y tres paleotropicales, teniendo los caracteres de la evolución morfológica más avanzada el género africano **Viticicola** Wheeler. El área pertenece a las latitudes intertropicales y a las zonas adyacentes hasta Palestina en el Mediterráneo, sur de la región neártica y por parte zonas extratropicales de Sud América, Sud Africa y Australia. Los límites verticales corresponden a 2700—2800 metros sobre el nivel del mar, tanto en Africa (**Tetraponera scotti** Donist. en Abissinia) como en Sud América (**Pseudomyrma** sp., Roraima, límite de Venezuela, Guayana y Brasil) (8).

La subfamilia Myrmicinae es bien definida y bien distinta de las 5 subfamilias anteriores, tanto morfológicamente, como en otros sentidos. Dentro de esta subfamilia se observan claras tendencias hacia una creciente complicación de comunidades y en general hacia el estrechamiento de los lazos biosociales, lo que se manifiesta en el desarrollo de polimorfismo, en la formación de distintas formas de vida especializadas, tales, como, cazadores especializadas, granívoras, cultivadoras de hongos, hormigas simbióticas y en fin parásitos sociales que ca-

(7) Kutter, H., 1c., p., 294; también Morley (Mosleg?). Bull. Soc. ent. France, 1939, 44: 114-118.

(8) Weber, 1. c., p. 344.

recen de obreras propias, manifestando de esta manera la transformación secundaria de hormigas en las avispas de tipo particular.

En la subfamilia más grande dentro de la familia **Formicidae** con cerca de 50 % de todos los géneros y especies, distribuida en todas partes del mundo hasta las latitudes grandes (9), y hasta las alturas muy elevadas en diferentes partes del mundo (10).

Tanto la dispersión latitudinal y altitudinal, como la frecuencia y abundancia de las **Mirmicinas** dicen que la subfamilia **Myrmicinae** ha encontrado el camino adecuado para su evolución en calidad de los himenópteros sociales.

Las formas de vida especializadas se han desarrollado dentro de la subfamilia **Myrmicinae** en algunos casos repetidas veces a base de distintas raíces filogenéticas. Así, por ejemplo, las hormigas granívoras especializadas aparecen por lo menos en cuatro tribus distintas en forma evidentemente independiente, es decir, en **Myrmicini**, género **Pogonomyrmex** con el área en Sud y Norte América, en **Pheidolini**, —género **Messor** (las zonas árida y semiáridas del Viejo Mundo), **Novomessor** (Norte América), **Oxyopomyrmex** en el Norte de Africa y **Pheidole** (el último género manifiesta gran amplitud de su radiación adaptativa, siendo una parte de sus especies granívoras; en **Solenopsidini**, los géneros **Pheidologeton** y **Holcomyrmex** en Asia y algunas especies de **Solenopsis** en Sud y Norte América, y en fin en **Meranoplini** —género paleotropical **Meranoplus** (11).

Los parásitos sociales sin obreras propias forman ordinariamente géneros distintos, los cuales se puede encontrar en

(9) El género **Myrmica** hasta 70° 40' lat. N. en el Norte de Noruega (Hammerfest) según H. Holgersen, 1942, Troms Museums Arshefter, 63: 1-33, y en el hemisferio Sud el género **Monomorium** (**Notomyrmex**) hasta por lo menos la isla Navarino al sur de la Tierra de Fuego.

(10) Asia (Himalaya) hasta 3600 metros especies de **Alyrmica** y **Aphaenogaster**; en Norte América (Colorado) **Leptothorax** hasta 4300 m.; en Sud América (Argentina) **Pogonomyrmex** hasta 4500 m.; en Africa (Imatong) **Monomorium** hasta 3200 metros.

Llama la atención el hecho, de que cada vez alcanzan a las alturas récord las especies de los géneros, que tienen gran diferenciación en el área correspondiente siendo sus autóctonos.

(11) W.M. Wheeler (Ants, 1910, p. 268) menciona también **Tetramorium caespitum** (región paleártica) como una hormiga que rara vez y esporádicamente se alimenta de semillas.

Con respecto al género **Pogonomyrmex** ver: Kusnezov, N- "El género **Pogonomyrmex**".- Acta Zool. Lilloana, 1951, II: 227-333.

las tribus **Pheidolini** (**Anergatides**, —Africa, **Bruchomyrma**, **Gallardomyrma** y **Eriopheidole** en la Argentina, **Sympheidole** en los Estados Unidos de Norte América), **Solenopsidini** (**Anergates** en las regiones neártica y paleártica, **Epoecus** en Norte América, **Epixenus** en el Mediterráneo, **Wheeleriella** también en el Mediterráneo y **Labauchena** y **Paranamyrmæ** en la Argentina); **Attini** (género **Pseudoatta** en la Argentina); **Tetramoriini** (**Teleutomyrmex** en Europa) (12).

Un fenómeno excepcional representan la hormigas cultivadoras de hongos, que integran las tribus **Attini**, cuyas representantes viven exclusivamente en América.

Cada vez estudiando las formas de vida especializadas se puede encontrar distintas etapas de especialización, lo que permite trazar las direcciones del desarrollo desde las formas primitivas, hasta las muy avanzadas. En este sentido la subfamilia **Myrmicinae** es extremadamente interesante (13).

Las subfamilias **Dolichoderinae** y **Formicinae** difieren mucho de las subfamilias anteriores y al mismo tiempo tienen algunos caracteres comunes, como, por ejemplo, tegumento relativamente fino y flexible, desaparición de aguijón y reducción del aparato venenoso, relacionado con el último. En este sentido las dos subfamilias se alejan más del estado primitivo, representando hormigas más evolucionadas en este sentido. Sin embargo, otros caracteres conservan rasgos de primitivismo, como por ejemplo, las antenas en la mayoría de los géneros y los palpos maxilares y labiales.

Estos últimos datos pueden ser interpretados en el sentido de que el tronco filogenético, que en su desarrollo ulterior divergente ha producido las subfamilias **Dolichoderinae** y **Formicinae** se separó de los antecesores comunes con otras subfamilias ya hace mucho tiempo, de todos modos mucho antes de los principios del período terciario (14).

Los datos referentes a la dispersión latitudinal y altitudinal, así como al desarrollo de las formas de vida especializa-

(12) Wheeler, W.M.- Colony - Founding among ants. 1933.

Kutter, H.- Uber eine neue, extrem parasitische Ameise. Mitt. Schw. Ent. Ges., 1950, 81-94.

Kusnezov, N.- Un caso de evolución eruptiva. **Eriopheidole symbiotica** nov. gen. sp.- Mem. Museo de Entre Ríos, 1951, N° 29, pp. 1-31.

(13) Kusnezov, N.- Las formas de vida especializadas y su desarrollo en diferentes partes del mundo (hormigas). Inédito.

(14) En este sentido no es posible estar de acuerdo con B.D.W. Morley (An outline of the Phylogeny of the **Formicidae**.- Bull. Soc. ent. France, 1938, 43: 190-194), quien atribuye a ambas subfamilias la edad terciaria.

das permiten afirmar, que la subfamilia **Formicinae** ha tenido más éxito en su conquista del espacio vital que **Dolichoderinae**. Por eso podemos considerar **Formicinae** como segundo grupo más avanzado dentro de la familia **Formicidae** al lado de **Myrmicinae**.

Los representantes de la subfamilia **Dolichoderinae** alcanzan alturas de 2000 m. en Asia (Himalaya, **Tapinoma wroughtoni** For.), de 3200 m. en Norte América (Colorado, **Tapinoma sessile** Say), de 2750 m. en Africa (Kilimanjaro, **Engramma ilgi stygium** Sants), y sólo en Sud América sobrepasan 4000 metros (Noroeste de la Argentina, **Dormymyrmex baeri** E. André), mientras los de **Formicinae** alcanzan 4800 m. en Himalaya (**Formica picea lochmatteri** Stårcke), 4300 m. en Colorado, (**Formica fusca** L.) casi 3400 m. en Africa (Natal, — **Camponotus cleobulus** Sants), y por lo menos 4500 metros en la Argentina (**Camponotus bruchi lysistrata** Sants) (15).

Los límites polares de **Formicidae** también alcanzan las latitudes más altas en comparación con **Dolichoderinae**. Las especies de **Formica** se encuentran tanto en el extremo Norte de Noruega (más de 70° lat. N.), como en el extremo sur de Sud América (Tierra del Fuego, **Lasiophanes picinus** Rog).

De las formas de vida especializadas la subfamilia **Dolichoderinae** ha desarrollado dos tipos, es decir, hormigas cazadoras especializadas (**Dormymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius**) y hormigas hipogeas (**Anillidris**, todos los cuatro géneros representados en la fauna de la Argentina), mientras para la subfamilia **Formicinae** son propias las cazadoras aun más evolucionadas en comparación con las de las de la subfamilia anterior (**Cataglyphis**), criadoras de pulgones o cochinillas (**Lasius**, **Rhizomyrma**, en parte **Lasiophanes** y **Braohymymex**), y las hormigas esclavizadoras de tipo agresivo (**Polyergus**), y en fin las hormigas tejedoras (**Oecophylla**).

DIFERENCIACION DE LA FAMILIA FORMICIDAE

EN DIFERENTES PARTES DEL MUNDO

Como se puede ver en el cuadro N° 1 de la pág. 99, distintas regiones zoogeográficas de primer orden son muy distintas en lo que se refiere a la composición de sus faunas. Se puede caracterizar la fauna neotropical como la de mayor diferen-

(15) Weber, l.c., 1943, ver (6).

ciación de las tribus **Ectatommini**, **Pheidolini**, **Solenopsidini**, **Attini** y **Tapinomini**. Para la región paleártica son más de todo típicas las tribus **Leptothoracini** y **Formicini**. En la región etiópica alcanzaron mayor diferenciación las tribus **Ponerini** y **Tetramoriini**, en la oriental manifiestan mayor diferenciación **Pheidologetini**, **Lasini**, **Plagiolepidini** y sobre todo **Camponotini**, en la australiana respectivamente **Myrmeciini**, **Cerapachyini** y **Melophorini**.

Los grupos comunes para distintas regiones zoogeográficas pueden tener gran diferenciación en una parte y siendo poco diferenciados en otras. En unos casos se puede explicar estas diferencias admitiendo, que las regiones de mayor diferenciación representan antiguos centros del desarrollo y otras partes las regiones de la inmigración relativamente reciente. Así, por ejemplo, se puede explicar la presencia de algunos géneros de las tribus **Attini** en la fauna de Norte América. Las atinas norteamericanas conservan parentesco muy cercano con sus parientes neotropicales de modo que tal explicación parece lógica. En otros casos es necesario buscar otras explicaciones, pues un grupo puede ser representado en las regiones de poca diferenciación por las formas bien aisladas. Encontramos las regiones de este tipo, por ejemplo, en el género **Pheidole**, más de todo diferenciado en la región neotropical y representado en el Viejo Mundo tanto por numerosas formas del grupo **megacephala**, como por los subgéneros particulares de relativamente poca diferenciación, **Anisopheidole**, **Stegopheidole** y **Pheidolacanthinus**, pertenecientes a las regiones oriental y australiana. Seguramente el género **Pheidole** tiene las raíces profundas en diferentes partes de su área general y sin embargo los rasgos de su evolución manifiestan claras diferencias regionales. Se podría pensar, basándose sobre el género **Pheidole**, que la región neotropical representa una región más favorable para la diferenciación.

Esta idea está en contradicción con otros datos. En otros grupos de la dispersión geográfica amplia se puede observar gran diferenciación en el Viejo Mundo y relativamente poca en la región neotropical. Uno de los ejemplos representa el género **Crematogaster**, representado por los subgéneros en la región neotropical. Lo mismo, sin embargo en otra forma, tenemos en la tribu **Camponotini** de la subfamilia **Formicini**. La tribu como tal tiene mayor diferenciación en la región oriental, donde al lado de **Camponotus**, que es cosmopolita, son representados en parte como endémicos, los géneros **Calomyrmex**, **Echinopla**, **Forelophilus**, **Hemioptica**, **Myrmopalpella**, **Myrmoplatys**, **Overbeckia** y **Polyrhachis**. Frente a esta abundancia tenemos en la región neotropical

Camponotus, Dendromyrmex y Gigantiops (16).

En lo que se refiere a la diferenciación dentro del género **Camponotus** la región neotropical manifiesta gran paralelismo con las regiones etiópica y oriental, teniendo tanto Sud América como las regiones del Viejo Mundo en su conjunto considerable cantidad de los subgéneros particulares, lo que comprueba el desarrollo independiente de ambos complejos faunísticos, durante mucho tiempo.

La tribu **Tetramoriini** tiene 8 géneros distintos en la región etiópica, y un solo género endémico **Lundella** en la región neotropical. En Africa las **Tetramoriini** son bastante abundantes, mientras **Lundella** en la región neotropical es rara. La tribu **Leptothoracini** alcanza su mayor diferenciación en el sud de la región paleártica, es bastante típica para la fauna de América Central y muy rara en Sud América, siendo, sin embargo, representada además de las especies del género **Leptothorax** por el género **Rogeria**, que tiene un área amplia y discontinua.

Ya hemos mencionado antes el desarrollo acentuado de la tribu **Ponerini** en la región etiópica y de **Ectatommini** en la neotropical. Cada grupo tiene en este sentido sus modalidades individuales, los cuales no pueden ser atribuidos a las influencias del ambiente y sus cambios históricos por que un grupo puede tener gran desarrollo en una región siendo estancado en otra y otro grupo lo contrario, como lo hemos visto en los ejemplos de **Pheidole** y **Crematogaster**. Un efecto diferencial no es posible atribuir a una causa común. Las causas verdaderas hay que buscarlas en los organismos mismos, en los linajes filogenéticos y sus potencialidades intrínsecas, las cuales a su turno no están fijas y constantes, sino se cambian en el transcurso del tiempo. Esto no significa naturalmente, que los factores ambientales no tienen importancia. Todo lo contrario. Un organismo no es imaginable fuera de su ambiente. Un conjunto de organismos forma parte de un complejo natural, cuyos elementos tanto orgánicos, como inorgánicos están relacionados entre sí, representando unidades naturales de orden superior. No se trata de negar o aceptar sin ninguna discusión la importancia del ambiente, sino de definir y precisar su papel en el conjunto de los factores, que determinan, o, vamos a decir, dirigen el proceso de evolución en sus diferentes aspectos.

La desigualdad en el desarrollo de diferentes subdivi-

(16) Los autores separan este último en una tribu distinta lo que solamente acentúa el grado de divergencia, comprobando de esta manera, que el grupo en su totalidad no es un elemento relativamente reciente en la región neotropical.

siones de la familia **Formicidae** en distintas partes del mundo permite suponer, que el factor, que crea nuevos caracteres, nuevas cualidades debe buscarse dentro de los organismos mismos, mientras el ambiente desempeña el papel de un revelador de las potencialidades orgánicas. El proceso de evolución es esencialmente un proceso espontáneo, cuyas formas reales cada vez dependen de la interacción de los factores intrínsecos y extrínsecos, orgánicos y ambientales.

Para dar una ilustración más del fenómeno de la desigualdad ofrecemos el siguiente cuadro, que representa el desarrollo de algunas formas de vida especializadas dentro de distintas subfamilias.

CUADRO N° 1

FORMAS DE VIDA ESPECIALIZADAS	SUBFAMILIAS						
	Ponerinae	Corapachyinae	Dorylinae	Pseudomyrminae	Myrmicinae	Dolichoderinae	Formicinae
1. Cazadoras especializadas	o	?		O	O	O	O
2. Legionarias	O	⊙	O				
3. Granívoras	o				O		o?
4. Criadoras de pulgones y cochinillas	o			?	O	⊙	O
5. Cultivadoras de hongos					O		
6. Tejedoras							O
7. Esclavizadoras					⊙		O
8. Parásitos sociales					O	o	O

Las os minúsculas y las os mayúsculas significan los niveles de especialización, más bajo y más alto respectivamente.

El panorama parece completamente claro. Las cazadoras aparecieron ya en la subf. **Ponerinae**, alcanzando los niveles superiores en las subfamilias **Pseudomyrminae**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae**, cada vez con sus caracteres particulares. Las granívoras son esencialmente y cultivadoras de hongos exclusivamente **Myrmicinae**, mientras las tejedoras son exclusivamente (género **Oecophylla**) y esclavizadoras en su forma más asentuada (género **Polyergus**) **Formicinae**.

En la dispersión geográfica de las formas de vida especializadas también se observan rasgos individuales. Mientras las cazadoras son casi cosmopolitas y parásitos sociales tienen una dispersión amplia, siendo siempre esporádicos y raros, las legionarias son politropicales las tejedoras paleotropicales, cul-

tivadoras de hongos son exclusivamente americanas y las esclavizadoras pertenecen al hemisferio Norte (Norte América y Eurasia).

Tenemos entonces el material para tratar de aclarar el problema de cómo marcha el proceso de evolución en sus formas particulares, cómo las hormigas se adaptan a las condiciones existentes a veces llegando a ser dominantes o en otros casos transformándose en los elementos relictuales, que pueden sobrevivir en los nichos ecológicos aislados o de poca presión de competencia sin tener mejores perspectivas para el futuro. Este problema general tiene sus aspectos particulares y uno de ellos es el de la correlación que existe entre la evolución de las estructuras morfológicas y la del organismo en su totalidad de sus manifestaciones biológicas. Anticipando lo expuesto adelante, tenemos que indicar, que en realidad en casos particulares las estructuras parecidas pueden ser relacionadas con los modos de vida distintos y al revés de modo, que observando sólo las estructuras no siempre es fácil deducir el modo de vida sin observaciones complementarias en el campo. Una correlación existe y sin embargo no es tan simple, como se podría suponer. El organismo es un conjunto, cada vez relacionado con su ambiente y como tal es necesario estudiarlo.

Sería, naturalmente, más interesante estudiar de este punto de vista las hormigas a base de todo el material mundial, lo que no es posible, porque el autor ha podido observarlas bajo las condiciones naturales solamente en Europa, Asia y Sud América sin tener impresiones personales de Africa, Australia, Norte América y de la región oriental. Los trabajos taxonómicos, que se basan sobre los caracteres morfológicos solamente y a veces también en forma deficiente no son suficientes para el trabajo y aún los trabajos biológicos de otros autores no pueden sustituir las observaciones personales.

Por eso este trabajo se dedica a las hormigas de la República Argentina y a los problemas de evolución, que podrían obtener su aclaración a base del material argentino, comparado con los datos referentes al hemisferio Norte, relativamente mejor estudiado. El problema no es nuevo con respecto a hormigas teniendo antecedentes en los trabajos de los autores anteriores, entre los cuales se destacan en primer lugar C. Emery y W. M. Wheeler.

TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Dos tendencias principales caracterizan el proceso de evolución refiriéndose igualmente tanto a las estructuras morfológicas, hábitos y costumbres, como a las comunidades con específicos y conjuntos más amplios hasta llegar a la biota, como unidad biológica de orden superior. Estas dos tendencias son de un lado **integración** de conjuntos y de otro **diferenciación** de sus elementos. Los elementos inorgánicos no son extraños para los organismos, sino representan partes integrales de conjuntos naturales, siendo íntimamente relacionados con plantas y animales. Las relaciones no tienen carácter unilateral, sino son mutuas. No solamente los factores inorgánicos de ambiente ejercen su influencia sobre los organismos, exigiendo ciertas adaptaciones de parte de los últimos, sino, a su turno, los organismos participan en los procesos inorgánicos, tales como, por ejemplo, descomposición de rocas, sedimentación, etc. El suelo en el sentido edafológico representa una función de la interacción entre los sedimentos inorgánicos y los organismos. Sin organismos no existe el suelo.

En estas relaciones mutuas los organismos representan elemento activo a causa de sus peculiaridades intrínsecas, de las cuales sólo mencionaremos la capacidad de asimilación, crecimiento individual y multiplicación. Los biogeoquímicos han llegado a base de sus estudios a la conclusión de que en el transcurso de la evolución más y más elementos químicos, que componen la corteza terrestre entran en las relaciones íntimas con los organismos pasando del estado de los complementos ecológicos, que se encuentran en los organismos sólo cuando los contiene el ambiente sin tener importancia vital para estos organismos al estado de los elementos organógenos absolutos (17).

Los organismos incluyen a los elementos inorgánicos en su cuerpo, los asimilan y el mundo orgánico en su totalidad está marchando hacia la conquista de los recursos inorgánicos, subiendo progresivamente a los niveles superiores y aprovechando en forma más completa y más perfecta las posibilidades vitales, lo que contribuye inevitablemente al aumento de

(17) Vernadski, V. I.- Ensayos biogeoquímicos. 1940, Moscú (en ruso); Polínov, B.B.- Acerca del papel de los elementos de biosfera en la evolución de organismos.- Revista "Pochvovedenie" (Edafología), 1948, Nº 10, pp. 594-607 (en ruso);

Kusnezov, N.- El concepto del origen de la vida desde el punto de vista biogeoquímico.- Dusenya, 1952, 3 (4): 267-274.

la suma de vida (18).

En este proceso de la conquista de los recursos naturales los organismos se cambian evolucionando, adquiriendo nuevos **caracteres**, morfológicos y otros, que se fijan en su complejo hereditario transmitiéndose luego a sus descendientes. El proceso de evolución es esencialmente un **proceso creativo**.

Como una consecuencia lógica e inevitable del **contacto** entre los elementos que forman los conjuntos naturales, los **factores de selección** intervienen en el proceso de evolución; **revelando** las potencialidades orgánicas entonces latentes, **modelando** las formas y **adaptándolas** a las condiciones existentes. En esta forma los factores de selección contribuyen a la **integración** del mundo orgánico. De los choques entre las tendencias intrínsecas y de los factores exteriores surge, también en forma absolutamente necesaria e inevitable la **diferenciación** de las partes de conjuntos, adaptándose cada una de ellas a las funciones particulares dentro de un todo. Y así los fenómenos de **integración** del todo y de la **diferenciación** de sus partes marchan unos al lado de otros como manifestaciones particulares de evolución, de modo, que no es posible imaginar, ni una parte fuera del todo, ni, tampoco un todo en forma abstracta.

La familia **Formicidae** representa una ínfima parte del mundo real y sin embargo, participando las hormigas en el proceso general de la conquista de los recursos naturales, la familia tiene que reflejar siempre en formas particulares los principios generales, que rigen en el todo.

Ya hemos mostrado en el cuadro N^o 1 (ver arriba), que las formas de vida **especializadas** se han desarrollado dentro de las sub-familias superiores, más modernas, siendo aparecido **secundariamente**, como fenómenos **nuevos**, los cuales no han existido antes, así como en otro lugar (ver el capítulo "Composición de la fam. **Formicidae**, pág. 96) hemos, mostrado, que las subfamilias superiores, es decir, **Myrmicinae** y **Formicinae** han extendido sus áreas mucho más que las menos evolucionadas. Entonces, las tendencias generales son las mismas que ya hemos señalado con respecto a la conquista del espacio vital. Tenemos que aclarar en adelante cuáles son las tendencias particulares en lo que se refiere a las estructuras morfológicas, relaciones entre hormigas y su medio ambiente y la dispersión geográfica actual.

(18) Los autores, los cuales admiten la suma de vida invariable se equivocan. Pensar en esta forma significaría negar la realidad misma de evolución.

Darlington, P. J., jr.- The geographical distribution of cold-blooded Vertebrates.- Quart. Review of Biol., 1948. 23: 1-26, 105-123.

LAS TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE LAS ESTRUCTURAS MORFOLOGICAS

Generalidades.— Como otros **Arthropoda** las hormigas tienen el cuerpo segmentado y las extremidades articuladas. Además la mayoría de las formas sexuales de hormigas tienen alas, que son bien visibles y por eso fáciles para estudiar.

Los segmentos del cuerpo forman en hormigas tres conjuntos, bien separados entre sí: cabeza, torax y abdomen, lo que es típico para todos los **Hymenoptera Aculeata**. El carácter propio para la fam. **Formicidae** representa el peciolo, intercalado entre torax y abdomen y compuesto de uno o dos segmentos, que realmente corresponden a segundo o a segundo segmentos abdominales, pues el primer segmento abdominal está fusionado con el tórax, siendo separado por una profunda constricción del segmento siguiente. Por eso el tórax de **Formicidae** así como de todos otros **Hymenoptera Apócrita** se lo denomina con el término especial alitrunk. Los segmentos de la cabeza son fusionados ya en las hormigas más primitivas, variando su forma según la posición sistemática, sexo y, en casos de polimorfismo acentuado según la forma de obreras (soldado y obrera en **Pheidole** por ejemplo, fig. 42 a; hembra y macho de **Labachena**, fig. 52a, lo mismo de **Paranamyrmica**, fig. 52b).

Los segmentos del tórax manifiestan relativamente menor integración, conservándose las suturas, que separan los segmentos en forma distinta de acuerdo con la posición sistemática y el sexo (19).

Los segmentos abdominales son aún más independientes entre sí, siendo articulados móvilmente. En las etapas más avanzadas de la evolución se observa gran desarrollo de los segmentos anteriores del abdomen y cierta reducción de los posteriores. Ordinariamente el proceso de integración está

(19) Tulloch, G. S.- Morphological Studies of the Thorax of the Ant.- 1935, Entomol, Améric. 15 (new series): 93-131; Tulloch, G. S.— The thoracic structure of pseudogynes of **Formica sanguinea** Latr.- Bull. Brooklyn Ent. Soc., 1942, 37:21-23; Tulloch, G. S.- The thoracic structure of worker ants of the genus **Pheidologeton**.- Ibidem, 1946, 41:92-93.

Ross, H.H.- The ancestry and wing venation of the Hymenoptera.- Ann. Ent. Soc. Amer., 1936, 29:99-111.

Reid, J. A.- The thorax of the wingless and short-winged Hymenoptera.- Trans. Ent. Soc. London., 1941, 91: 367-445.

más avanzado en obreras, menos en hembras y aún menos en machos. Muchas veces los machos conservan las suturas entre escleritos, que ya no existen en las hembras con específicas.

En adelante nos limitamos con los caracteres morfológicos, cuyas diferencias es posible expresar en forma numérica o que son en general más fáciles para estudiar y que tienen además el valor filogenético indiscutible, es decir, palpos maxilares y labiales, antenas y alas.

El labrum está presente en algunas **Ponerinae**, habiendo desaparecido casi por completo en otros grupos y por eso no es interesante. Las mandíbulas cada vez se adaptan a sus funciones específicas, siendo más interesantes desde el punto de vista funcional, manifestando casos de convergencia en los grupos distantes y diferencias intra-específicas, correlacionadas con las diferencias biológicas entre hembras, machos, obreras y soldados y por eso no se prestan bien para nuestras finalidades.

Tampoco sirve la morfología de las patas, que conservan el plano general sin grandes modificaciones dentro de la familia.

Palpos maxilares y labiales. (Fig. 1—6).— Las tendencias evolutivas se manifiestan en la reducción de la cantidad de los segmentos, que se puede considerar como una forma de integración de los palpos y, en casos particulares en su diferenciación morfológica. En la forma relativamente primitiva los palpos tienen maxilares 6 y los labiales 4 segmentos.

En los grupos más primitivos hembra, macho y obrera tienen la misma conformación de sus palpos. Otro extremo lo tenemos representado en la fig. 6 (**Dorymyrmex ensifer** Forel). El palpo maxilar de hembra (6-c) se compone de 6 segmentos, es decir, tiene la cantidad máxima, pero los segmentos son muy diferenciados entre sí, siendo dos proximales muy cortos, el tercero muy largo y encurvado, el cuarto un poco menos largo y más grueso de todos y dos últimos finos y bastante cortos. Tenemos entonces la diferenciación en forma extrema sin reducción. El palpo de macho (6-b) se compone de solo 3 artejos, siendo reducidos los apicales. La conformación es muy distinta de la en hembra, lo que significa el dimorfismo sexual, que es un fenómeno secundario en este caso. Los palpos labiales (6-a) son reducidos hasta solo dos artejos sin diferenciación visible.

Aún estos pocos datos permiten concluir, que los fenómenos de reducción y de diferenciación son aparentemente independientes entre sí y que en este sentido cada de dos sexos puede tener sus modales particulares.

En el siguiente cuadro N° 2 son presentados los datos

CUADRO Nº 2.

**CANTIDADES DE LOS SEGMENTOS PALPALES Y ANTENALES EN LAS
HORMIGAS DE LA ARGENTINA**

GENEROS Y ESPECIES	PALPOS			ANTENAS						
	max. lab.	trabajadora lab.	hembra max. lab.	macho max. lab.	trabajadora hembra	macho				
PONERINAE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Platythyre</i> <i>meinerti</i> For.	6	4				6	4	12		13
<i>Discothyrea</i> <i>neotropica</i> Bruch									7	
<i>Acanthoponera</i> <i>mucronata</i> Rog.	6	4						12		
<i>Ectatomma</i> <i>opaciventre</i> Rog.	2	2	2	2	2	2	2	12		
" <i>quadridens</i> F.	2	2	2	2	2	4-5	3	12	12	13
" <i>triangulare</i> Mayr	2	2	2	2	2	5	3	12	12	13
<i>Holcoponera</i> <i>brasiliensis</i> Em.	2	2	2	2	2	2	2	11	11	13
<i>Prionopelta</i> <i>bruchi</i> Sants.	2	2	2	2	2			12		
<i>Paraponera</i> <i>clavata</i> Fabr.	5	3								
<i>Dinoponera</i> <i>australis</i> Em.	4	4				5	3	12		13
<i>Pachycondyla</i> <i>striata</i> F. Sm.	4	4				6	4	12		13
<i>Neoponera</i> <i>villosa</i> Fabr.	4	4						12		13
<i>Termitopone</i> <i>marginata</i> Rog.	4	4						12		13
<i>Ponera</i> sp. (6149,6709)	0?	2	1(0)	2	2	1	2	12	12	13
<i>Odontomachus</i> <i>haematodes</i> L.	4	3				4-5	3	12	12	13
<i>Anochetus</i> <i>altisquamis</i> Mayr.	4	4						12		

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
" fallax Mayr	2	2	(sold.)			2-3	2	12	12	13
<i>Pheidole obscurior</i> For.	2	2	(sold.)					12	12	13
" fimbriata Rog.	3	2	(sold.)					12	12	13
<i>Eriopheidole symbiotica</i> Kusnezov		3	2	3	2	3	2	—	12	13
<i>Gallardomyrma argentina</i> Bruch				2	?			—	10	
<i>Bruchomyrma acutidens</i> Sants.				1	0	1	0	—	9	8-9
<i>Crematogaster corticicola</i> Mayr		5	3					11	11	10-11
" quadriformis Rog.		5	3					11	11	
" víctima F. Sm.		5	3	5	3			11	11	
<i>Paracryptocerus pusillus</i> Kl.		5	3	5	3	5	3	11	11	13
<i>Cephalotes atratus</i> L.		5	3	5	3	5	3	11	11	13
<i>Zacryptocerus clypeatus</i> Fabr.		5	3	5	3	5	3	11	11	13
<i>Wasmannia auropunctata</i> Rog.		3	2	3	2	3	2	11	11	13
<i>Leptothorax echinatinodis</i> Forel		5	3					11	11	
" asper Mayr		5	3					11	11	
<i>Monomorium bidentatum</i> Mayr		2	2					11	11	
" denticulatum Mayr		2	2					12	12	13
<i>Martia inquilina</i> Kusnezov		2	2			3	2	12	12	13
<i>Megalomyrmex brasiliensis</i> Borgm.		3	2			3	2	11	11	
<i>Tranopelta gilva</i> Mayr						4	3	12	11	13
<i>Brownioides argentinus</i> Kusnezov		3	2-3					11	11	13
<i>Cæbarella bicolor</i> Em.				3	2	3	2	11	10	10-11
<i>Oligomyrmex bruchi</i> Sants.		2	2	2	2	2	2	9	9	
<i>Solenopsis clytemnestra</i> Em.				2	2	2	2	10	11	12

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Solenopsis granivora</i> Kusnezov		1	2					10	10	
" <i>interrupta</i> Sants.		1	2			2	2	10	11	12
" <i>angulata</i> Em.		1	2	1	2			10	11	12
" <i>patagónica</i> Em.						3	2	10	11	12
<i>Synsolenopsis egregia</i> Kusnezov		2	2	2	2			10	11	
<i>Bisolenopsis sea</i> Kusnezov		—	—	2	2	1-2	2	—	11	12
<i>Labauchena acuminata</i> Borgm.		—	—	1	2	1	2	—	11	12
<i>Paranamyra solenopsidis</i> Kusnezov		—	—	1	1-2	1	1	—	10	10
<i>Atta vollenweideri</i> For.		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Acromyrmex striatus</i> Rog.		4	2	4	2	4	2	11	11	13
" <i>subterraneus</i> For.		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Trachymyrmex sp.</i> (6055)		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> Spin.		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Mycocarpus sp.</i> (2025)		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Mycetarotes sp.</i> (2640)		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Myrmicocrypta sp.</i> (88)		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Paramyrmecophylax bruchi</i> Sants.		4	2	4	2	4	2	11	11	13
<i>Descolemymra ogloblini</i> Kusnezov		—	—	—	—	4	2	—	—	13
<i>Pseudoatta argentina</i> Gallardo		—	—	3	2	3	2	—	11	11
<i>Apterostigma sp.</i> (4820)		3	2	—	—	3	2	11	11	13
<i>Glamyromyrmex lilleanus</i> Brown		1	1	—	—	—	—	6	—	13
DOLICHODERINAE										
<i>Dolichoderus bispinosus</i> Ol.		6	4	6	4	6?	4?	12	12	13

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Iridomyrmex</i> sp. (2232, 5357, 6731)		6	4	6	4			12	12	13
" sp. (5549)		6	4			6	3	12	12	13
<i>Araucomyrmex richteri</i> For.		6	4	6	4	6	4	12	12	13
" tener Mayr		6	4	6	4	5-6	4	12	12	13
<i>Dorymyrmex baeri</i> E. André		6	4	6	4	6	4	12	12	13
" emmaericaellus Kusnezov		6	4			6	4	12	12	13
" exsanguis For.		6	4	6	4	5	3	12	12	13
" morenoi Bruch		6	4	5	4			12	12	
" planidens Mayr		6	4			4-5	3	12	12	13
" joergenseni Bruch		6	4			3	2	12	12	13
" ensifer Forel		6	4			3	2	12	12	13
<i>Conomyrma pyramica</i> Rog.		6	4	6	4	6	4	12	12	13
" brunnea For.		6	4			6	4	12	12	13
" bitubera Sants.		6	4			6	4	12	12	13
" thoracica Sants.		6	4	6	4	6	4	12	12	13
" wolffhuegeli For.		6	4			6	4	12	12	13
<i>Forelius albiventris</i> For.		6	4	6	4			12	12	13
" chalybaeus Em.		6	4	6	4	4	2	12	12	13
" grandis For.		6	4	6	4			12	12	
" nigriventris For.		6	4			5	2-3	12	12	13
" rufus Gall.		6	4	6	4	4	3	12	12	13
" sp. (5880)		6	4			5	2	12	12	13
" sp. (5713)		6	4	6	4	4-5	2-3	12	12	13
<i>Neoforelius tucumanus</i> Kusnezov		6	4			5	3	12	12	13
<i>Azteca</i> sp. (2197)		5	3					12	12	

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Anilidris bruchi</i> Sants.	2	3	3	3	4	?	?	12	12	13
FORMICINAE										
<i>Lasiophanes nigriventris</i> Spin.	6	4	4	6	4	6	4	12	12	13
<i>Brachymyrmex</i> sp. (4080)	6	4	4	6	4	4-5	2-3	9	9	10
<i>Rhizomyrma</i>	2	3	3					9		
<i>Prenolepis fulva</i> Mayr	6	4	4	6	4	6	4	12	12	13
<i>Myrmelachista vicina</i> Kusnezov	6	4	4	6	4	6	4	10	10	11
<i>Camponotus</i> s g. <i>Myrmomalis</i> sp. (5498)	6	4	4					12		
<i>Camponotus chilensis</i> Spin.	6	4	4			6	4	12	12	13
" <i>leydigi</i> For.	6	4	4					12		
" <i>mus</i> Rog.	6	4	4					12		
" <i>sexguttatus</i> Fabr.	6	4	4	6	4	6	4	12	12	13
" <i>substitutus</i> Em.	6	4	4					12		

referentes a las cantidades de los segmentos palpales y antenales en las hormigas de la fauna Argentina (20).

Las cantidades máximas de los segmentos palpales, iguales en obreras, machos y hembras son 6 y 4, es decir las cantidades consideradas como "normales", no solamente para **Hymenoptera**, sino para muchos otros grupos de insectos. En las hormigas argentinas observamos estas cantidades en algunos representantes de las subfamilias **Ponerinae** y **Pseudomyrminae** y en la mayoría de **Dolichoderinae** y **Formicinae**. Los caracteres primitivos en este sentido son muy persistentes en estas dos últimas subfamilias. Las **Myrmicinae** argentinas no tienen más de 5 y 4 segmentos. Sin embargo, el género holártico **Myrmica** los tiene 6 y 4, es decir, las cantidades máximas.

Dos subfamilias representan una excepción remarkable. Tanto **Acanthostichus**, como **Eciton** tienen 2 segmentos en los palpos maxilares y tres en labiales, manifestando el grado más avanzado de la reducción de los primeros (21).

Se puede deducir a base de estos datos, que cinco subfamilias, es decir, **Ponerinae**, **Pseudomyrminae**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae** han realizado la reducción de sus palpos en forma independiente, empezando con el estado primitivo.

Los resultados extremos de la reducción en lo que se refiere a la fauna de la Argentina son indicados en el cuadro N° 3.

(20) Estrictamente dicho la palabra "segmento no es correcta en este caso; sin embargo se la usa en la bibliografía especial.

De las formas mencionadas **Paraponera clavata** no pertenece a la fauna de la Argentina.

Números en paréntesis significan referencias a la colección del Instituto Miguel Lillo.

(21) Es un argumento complementario en favor de parentesco entre **Cerapachyinae** y **Dorylinae**, lo que defiende **Tulloch** a base de sus estudios del torax (**Tulloch**, 1. c., 1935, p. 112) y no aceptan **Brown and Nutting** (1. c., 1950, p. 125) basándose sobre la nervadura del ala anterior. Hay otros argumentos en favor de parentesco. Ver: **Kusnezov**, N.- La posición sistemática de la subfamilia **Cerapachyinae**. —**Dusenja**, 1952-3(2):115-117.

CUADRO N° 3

CANTIDADES MINIMAS DE LOS SEGMENTOS PAL-
PALES EN LAS HORMIGAS DE LA ARGENTINA

Subfamilias	Cantidades de los segmentos					
	obrero		hembra		macho	
	max. lab.		max. lab.		max. lab.	
Ponerinae	0	2	0	2	1	2
Pseudomyrmacinae	5	4	5	4	5	3
Myrmicinae	1	1	1	1	1	1
	(22)					
Dolichoderinae	2	3	3	4	3	2
	(23)					
Formicinae	6	4	6	4	4	2

Estos datos permiten constatar los casos de la reducción más avanzada en dos subfamilias, **Ponerinae** y **Myrmicinae**. Como se ve en el cuadro N° 5 la reducción más avanzada se ha realizado en el género **Ponera** y un poco menos en las **Ectatommini**, es decir, en los géneros **Ectatomma**, **Holcponera**, y **Prionopelta** cuyos palpos en obrera y hembra tienen sólo 2 y 2 segmentos. Siendo en otros sentidos primitiva, la subfamilia **Ponerinae** avanzó mucho en la evolución de sus palpos. La evolución es un proceso irregular. Mientras unos caracteres manifiestan el desarrollo progresivo, otros pueden permanecer en el estado de cierto estancamiento. Como vamos a ver en adelante las antenas y la nervadura alar en **Ponerinae** conserva bien sus caracteres primitivos, representando cierta excepción solamente la tribu neotropical **Ectatommini**.

En la mayoría de los casos la reducción de los palpos no se acompaña por su diferenciación. Por ejemplo, en la figura 2 (**Cephalotes atratus** L.) se ve, que los palpos maxilares son

(22) Las cantidades en hembra y obrera corresponden al género aberrante **Anillidris**, siendo los palpos de macho desconocidos; para otros géneros de la subfamilia las cantidades mínimas son 5 y 3, tanto en obrera como en hembra.

(23) La obrera de **Rhizomyrma**. —género encontrado en la Argentina una sola vez en las condiciones, que permiten sospechar su importación del Brasil por el Río Paraná, tiene palpos de 2 y 3 segmentos respectivamente.

más largos en comparación con los labiales, siendo los segmentos poco diferentes entre sí o aún casi iguales (lo mismo en *Atta sexdens* L., fig. 1, en *Phedole*, *Letothorax*, *Wasmannia*, *Tranopelta* y en muchos otros géneros). Excepciones en este sentido representan algunos *Solenopsidini* (*Solenopsis granivora* Kusnezov fig. 3, *Carebarella bicolor* Em., fig. 4) y *Tapinomini* (fig. 6, *Dorymyrmex ensifer* Forel).

En *Solenopsis granivora* los palpos maxilares son vestigiales, siendo mucho más reducidos, que los labiales, los cuales tienen las dimensiones y la conformación "normales" para este grupo (comparar con la fig. 5, palpos de *Monomorium* (*Notomyrmex bidentatum* Mayr). En *Carebarella bicolor* los palpos maxilares se componen de tres segmentos, de los cuales el segundo es muy corto, lo que manifiesta cierta diferenciación.

En *Tapinomini* es más que todo interesante el género *Dorymyrmex* (24), así como los géneros vecinos, *Conomyrma* y *Araucomyrmex*.

En *Conomyrma* y *Araucomyrmex* los palpos conservan 6 y 4 segmentos. En *Dorymyrmex baeri* André, que representa forma de transmisión entre *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex* todas tres formas tienen palpos de 6 y 4 segmentos. Recién en *Dorymyrmex exsanguis* Forel aparecen los primeros síntomas de reducción en el macho, que alcanza su forma extrema en *D. joergenseni* Bruch y *D. ensifer* Forel.

Los palpos maxilares en obrera tienen siempre 6 segmentos. Sin embargo los palpos manifiestan tendencia hacia su alargamiento y con ese fenómeno está relacionado el desarrollo diferencial de sus segmentos de modo, que dos primeros quedan muy cortos, como en *Conomyrma* y *Araucomyrmex*, los dos últimos también no se cambian esencialmente y sólo los segmentos se desarrollan en forma acentuada. Las articulaciones del 5º segmento en *D. ensifer* antes del ápice del cuarto segmento (fig. 6 c.) es un fenómeno propio para un grupo de especies estrechamente emparentadas y no se encuentra en otras especies del género, donde el segmento 5º se une con el ápice del 4º.

La diferenciación es acentuada, siendo la reducción nula. Sin embargo, no es posible deducir que en este caso los dos procesos son independientes, por la simple razón de que la tendencia hacia el alargamiento de los palpos es poco compatible con la reducción. Se podría con mayor probabilidad esperar la subdivisión secundaria de los segmentos existentes.

Otro fenómeno, que llama nuestra atención en el caso de

(24) Ver arriba, *Dorymyrmex ensifer*. También: Kusnezov, N.- El estado real del grupo *Dorymyrmex*.- Acta Zool. Lilloana.

Dorymirmex son diferentes modales de evolución en macho de de un lado y en obrera y hembra de otro. En el grupo **D. ensifer** los palpos en macho tienen 3 y 2 segmentos, es decir la mitad de la cantidad normal. En **Dorymirmex planidens** Mayr, que en otros sentidos representa elemento más especializado dentro del género, la reducción no es tan avanzado (4-5 y 3 respectivamente) como en **ensifer**, pero los palpos maxilares manifiestan cierta inestabilidad, que alcanza su extremo cuando en el mismo individuo el palpo puede tener 5 y otro cuatro segmentos, lo que ya tiene aspecto teratológico.

Este fenómeno es muy interesante porque en otros grupos estos caracteres son muy estables. Casi toda la tribus **Attini**, excepto **Pseudoatta** y **Apterostigma** tiene palpos de 4 y 2 segmentos respectivamente sin diferencias entre obrera, hembra y macho. Igualmente tres géneros de la tribus **Cephalotini** (**Cryptocerini**) (**Paracryptocerus**, **Cephalotes**, **Zacryptocerus**) tienen los palpos de 5 y 3 segmentos, sin variaciones (25). De los 6 géneros de la subf. **Formicinae** tienen las mismas cantidades máximas: **Lasiophanes**, **Prenolepis**, **Myrmelachista** y **Camponotus**.

Pues el género **Dorymirmex** representa un fenómeno filogenéticamente secundario (derivado de **Iridomyrmex** a través de **Araucomyrmex**) (26), podemos deducir a base de estos datos, que los caracteres aparentemente fijos en los antecesores pueden inestabilizarse en sus sucesores manifestando variabilidad en forma acentuada (27).

Es interesante mencionar además, que la misma inestabilidad en macho se observa también en el género **Forelius**, que ocupa una posición bastante distante de la de **Dorymirmex**. Tanto obrera como hembra de **Forelius** tienen siempre 6 y 4 segmentos, mientras en macho las cantidades varían de 4 a 5 y de 2 a 3 respectivamente, en casos particulares aún en forma individual dentro de la misma especie (lo último se refiere a **Forelius nigriventris** Forel). Parece que la variabilidad individual de los palpos en macho es un fenómeno bastante difundido dentro del género **Forelius**. Al contrario, otro género, **Conomyrma**, menos distante de **Dorymirmex** tiene las cantidades máximas fijas, por lo menos en todas las cinco especies estudiadas.

Los modales diferenciales de reducción tienen diferentes aspectos en distintas subfamilias, como se ve en el cuadro N^o 4.

(25) El género **Procryptocerus** no ha sido estudiado.

(26) Kusnezov, N.- El estado real del grupo **Dorymirmex** ver arriba (24).

(27) Kusnezov, N.- Un caso de evolución eruptiva, ver arriba.

CUADRO N° 4.

CANTIDADES DE LOS SEGMENTOS PALPALES

Subfamilias	Géneros	obrera resp. hembra		macho	
		max. lab.	lab.	max. lab.	lab.
A. Reducción más avanzada en obrera resp. hembra.					
Ponerinae	<i>Ectatomma</i>	2	2	4—5	3
	<i>Dinoponera</i>	4	4	5	3
	<i>Neoponera</i>	4	4	6	4
Myrmicinae	<i>Monomorium</i>				
	(<i>Notomyrmex</i>)	2	2	3	2
B. Reducción más avanzada en macho.					
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex</i>	6	4	3—6	2—4
	<i>Forelius</i>	6	4	4—5	2—3
	<i>Neoforelius</i>	6	4	5	3
Formicinae	<i>Brachymyrmex</i>	6	4	4—5	2—3

Tomando como punto de referencia las cantidades propias para obreras resp. hembras, las cuales son en general más estables por lo menos dentro de cada género (28), tenemos que constatar, que en macho, ciertos caracteres pueden ser tanto más avanzados, como más atrasados.

La diferencia puede ser atribuida a los factores de selección. Los machos no necesitan adaptaciones para vivir largo tiempo y por eso los caracteres, que no tienen gran importancia vital, **pueden con igual facilidad conservar sus caracteres ancestrales en unos casos y evolucionar aceleradamente en otros** (29).

Encontramos comprobaciones de esta idea en los hechos referentes a la disminución de dimorfismo sexual en casos particulares (30).

Antena.— (Figs. 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, cuadro N° 2, columnas, 8, 9, 10). En casos de mayor primitivismo las antenas tienen 12 segmentos en obrera y hembra y 13 en macho. Las formas de menor diferenciación representan las antenas de macho en la subfamilia *Ponerinae*. Sin embargo, ya en machos de los géneros *Acanthoponera* (fig. 7), *Ectatomma* (fig. 10)

(28) Cierta excepción representa solamente el género *Pseudomyrma* (ver cuadro N° 2), donde las cantidades de los segmentos varían de una especie a otra.

(29) Ver el capítulo "Hormigas como un objeto de estudio."

(30) Ver el capítulo "Polimorfismo".

y **Dinoponera** encontramos primeras manifestaciones de diferenciación, siendo el primer segmento relativamente corto y grueso, el segundo muy corto y fino y los siguientes más o menos iguales entre sí. En las **Myrmicinae** primitivas, como, por ejemplo, **Pogonomyrmex brevibarbis** Em., las antenas de macho son parecidas a las de **Ponerinae**, siendo filiformes de poca diferenciación con el primer segmento tan largo, como el tercero, el segundo muy corto y los siguientes desde el cuarto progresivamente más y más cortos. En las **Myrmicinae** más avanzadas las antenas son filiformes o setiformes, con el primer segmento más grueso y más largo, que en **Ponerinae**, y con el segundo corto y espeso de forma globular, como se lo puede ver en las figuras 8 y 9. (**Pheidole** y **Solenopsis** respectivamente). En fin en los grupos más avanzados de la familia aparecen antenas, que hasta cierto grado hacen recordar las de hembra, teniendo el escapo relativamente largo, como se lo puede ver en machos de la mayoría de **Attini** (excepto los géneros más primitivos de esta tribu) y en algunos parásitos sociales. En la forma incipiente esta tendencia hacia la atenuación de la diferencia sexual se la puede ver en **Paranomyrma solenopsisidis** Kusnezov (31).

Ambos géneros son derivados de **Solenopsis**, representando **Paranomyrma** el nivel más elevado de la evolución. A consecuencia, el macho de **Labachena** tiene antenas de tipo **Solenopsis** (fig. 9), mientras las de **Paranomyrma** macho representan un paso hacia el tipo "femenino".

En muchas **Dolichoderinae** y en la mayoría de las **Formicinae** las antenas de macho son más o menos "feminizadas" en este sentido, teniendo el primer segmento transformado en un escapo más o menos largo.

No existe un proceso continuo en este sentido y aun las **Myrmicinae** primitivas manifiestan ciertas variaciones. Mientras **Pogonomyrmex brevibarbis** (ver arriba) tiene antenas primitivas, las especies patagónicas de subgénero **Ephebo-myrmex**, que según todas las evidencias representa el grupo más antiguo dentro del género **Pogonomyrmex** (32), tienen el artículo basal de antenas transformado en un escapo y el funículo más espeso hacia su ápice, sin embargo sin formar una maza terminal.

Los machos del género holártico **Myrmica** también tie-

(31) Kusnezov, N. *Paranomyrma solenopsisidis* nov. gen. nov. sp. y los problemas relacionados. (Inédito).

(32) Kusnezov, N.- El género **Pogonomyrmex**. Acta Zool. Lilloana. 1951, 11: 227-333.

nen antenas con un escapo, cuyo largo en algunos casos alcanza $\frac{1}{2}$ del largo de funículo (33).

En la tribus **Cephalotini** las antenas en macho de **Cephalotes** son más primitivas, que las en macho de **Paracryptocerus**. Las antenas de **cephalotes** son más parecidas a las del tipo primitivo de **Ponerinae** en comparación con las de **Pheidole** o **Solenopsis**. En la tribus **Attini** tenemos de un lado las antenas de **Descolemyrma**, tan largas como todo el cuerpo y poco diferenciados (34) y de otro, las **Attini** superiores con el escapo bien diferenciado y funículo, que es distintamente más espeso hacia su ápice.

La misma tendencia se repite en distintos grupos en forma independiente.

Las antenas de obrera y hembra son ordinariamente muy semejantes y desde los grupos más primitivos bien diferenciadas en dos partes, formando el primer segmento escapo y los otros funículo antenal.

Las **Ponerinae** caracterizan el estado primitivo. Una de las etapas más avanzadas se puede ver en la fig. 11 (**Oligomyrmex bruchi** Santschi). El escapo no se ha cambiado mucho, mientras los segmentos de funículo manifiestan una diferenciación bien acentuada. El primer segmento de funículo es relativamente largo y muy espeso, los cinco segmentos siguientes finos y cortos (transversales) y los dos apicales forman una espesa maza, siendo el último mucho más largo que el penúltimo. Otros grupos presentan formas de transición entre estos dos extremos.

Ya en la subfamilia **Ponerinae** podemos observar la diferenciación de los segmentos funiculares en forma bastante avanzada, como, por ejemplo, en algunas especies de **Acanthoponera**, donde el funículo se compone de 11 segmentos, siendo el primero bastante largo, los 2º a 8º transversales y los tres últimos gruesos formando una maza, sin embargo separada del resto en forma menos neta que en **Oligomyrmex** (fig. 11). El mismo fenómeno de diferenciación se lo puede ver en **Pricropelta** y **Typhlomyrmex**. Estos datos, así como la reducción hasta 11 segmentos en **Prionopelta**, junto a los referentes a los segmentos palpaes permiten considerar a **Ectatommini** como

(33) Weber, Neal. A. - A Revision of the North American Ants of the Genus *Myrmica* Latr. with a Synopsis of the Palearctic Species, II. - Ann. Ent. Soc. Amer., 1948, 41: 267-308 (lámina VI).

(34) Kusnezov, N. - *Descolemyrma ogloblini* - un género y una especie nueva de la tribus **Attini**. - Acta Zool. Lilloana, 11-459. 465.
las más avanzadas morfológicamente entre las **Ponerinae** de la parte austral de Sud América, lo que a su turno tiene comprobaciones en los datos ecológicos, así como en algunos otros da-

tos morfológicos. Entre los últimos mencionaremos la conformación de la cabeza, particularmente del área clipeal y posición de las aristas frontales, que hacen recordar las hormigas anás evolucionadas.

En la subfamilia **Myrmicinae** al lado de los casos de la diferenciación acentuada encontramos los de poca diferenciación, como, por ejemplo, en la tribus **Attini**. Las antenas se componen de 11 segmentos, y al mismo tiempo el grado de diferenciación es inferior en comparación con **Acanthoponera**.

Los fenómenos de reducción y de la diferenciación son en general paralelos. Las antenas muy diferenciadas de **Dacetini** tienen las cantidades mínimas de sus segmentos (6 en **Glamyromyrmex** y **Strumigenys**). Lo mismo se ve en **Discothyrea**, que como una excepción entre nuestras **Ponerinae** tiene antenas de 7 segmentos muy diferenciados. (35).

Las cantidades máximas de los segmentos antenales se observan en las subfamilias: **Ponerinae**, **Dorylinae**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae**. En **Cerapachyinae** (**Acanthostichus**) y **Pseudomyrminae** todas tres formas, es decir, obreras, hembras y machos tienen antenas de 12 segmentos, estando ya reducida su cantidad en macho. La reducción en las cinco subfamilias mencionadas prosigue luego en forma independiente en **Ponerinae**, **Myrmicinae** y **Formicinae**, conservando **Dorylinae** y **Dolichoderinae** las cantidades máximas en todas sus formas argentinas. En el cuadro N^o 5 son representadas las cantidades mínimas.

CUADRO N^o 5.

LAS CANTIDADES MINIMAS DE LOS SEGMENTOS ANTENALES

Subfamilias	obrero resp. hembra	macho
Ponerinae	7	13
Myrmicinae	6	8-9
Formicinae	9	10

Este cuadro puede dar la impresión de que los machos son siempre más conservativos en lo que se refiere a re-

(35) Bruch, C.- Descripción de una curiosa ponerina de Córdoba. **Discothyrea neotropica**.- *Physis*, 1919, 4:400-403. La especie ha sido encontrada después en la prov. de Tucumán.

ducción. Sin embargo, no es así. En *Crematogaster* (ver cuadro N° 2) los machos pueden tener menor cantidad de segmentos, que sus obreras y la cantidad misma es variable dentro de los límites muy estrechos. Encontramos otra vez con el fenómeno de cierta inestabilidad de las estructuras morfológicas en un sexo, lo que ya hemos podido ver en *Dorymyrmex* considerando la reducción de los segmentos palpales. La misma inestabilidad manifiesta además el macho de *Bruchomyrma acutidens* Sants., donde el fenómeno tiene hasta cierto grado carácter terratólogo, siendo relacionado con la degradación parasitaria (*Bruchomyrma* es un parásito social sin obreras propias).

Las tendencias hacia la reducción y diferenciación de los segmentos antenales, **independientes entre sí** se las puede observar en las tribus **Pheidolini** y **Solenopsidini**. Una idea puede dar el cuadro N° 6.

CUADRO N° 6.

CANTIDADES DE LOS SEGMENTOS ANTENALES

Tribus y géneros	obrero hembra macho		
A. PHEIDOLINI			
Pheidole	12	12	13
Eriopheidole	—	12	13
Gallardomyrma	—	10	—
Bruchomyrma (36)	—	9	8-9
B. SOLENOPSIDINI			
Monomorium	12	12	13
Tranopelta	11	11	13
Solenopsis	10	10-11	12
Labauchena	—	11	12
Paranomyrma	—	10	10
Oligomyrmex	9	9	?

Antenas de macho en **Pheidole** y **Solenopsis** (fig. 8 y 9) son muy semejantes con la diferencia que **Pheidole** tiene un segmento más. En obrera y hembra las diferencias son más grandes. En **Pheidole** obrera y hembra tienen antenas de 12 segmentos, que forman tres conjuntos bien separados, es decir, el primer segmento, que forma escapo, los segmentos de 2° a 9°, que forman la parte proximal del funículo y la maza terminal de 3 segmentos bien separada del resto del funículo.

En **Solenopsis** obrera tiene antenas de los segmentos,

(36) Bruch, C— Notas biológicas y sistemáticas acerca de *Bruchomyrma acutidens* Sants.— Rev. Mus. La Plata, 1932, 33: 31-55.

hembra 11 (rara vez 10, como, por ejemplo en *Solenopsis granivora* Kusnezov y en el subgénero *Diagyne*), la parte proximal del funículo se compone de 7 segmentos (en *Pheidole* 8) y la maza solamente de dos segmentos.

En *Oligomyrmex* la parte proximal del funículo se reduce a solo 6 segmentos, subdividiéndose en dos partes bien diferenciadas, es decir, el segmento basal del funículo, largo y grueso, y 5 segmentos siguientes finos y muy cortos.

Para apreciar la evolución de antenas dentro de la tribu *Solenopsidini* basta comparar *Monomorium* (*Notomyrmex*) con *Oligomyrmex*, los cuales representan la primera y la última etapas del proceso de transformación respectivamente. En *Paranomyrma*, que es un género sin obreras propias, el grado de diferenciación es inferior en comparación con *Solenopsis* y *Labauchena* siendo la maza terminal poco acentuada y la parte proximal del funículo bastante larga, mientras en otros sentidos es un género más avanzado y además secundario con respecto a *Solenopsis*. No es un caso excepcional pues lo mismo observamos en el género *Eriopheidole* comparado con *Pheidole* (37).

El grado de diferenciación en *Eriopheidole* es inferior en comparación con *Pheidole obscurior* Forel. Tenemos casos de lo que se puede llamar la "primitivización secundaria", de un paso hacia atrás en el desarrollo de las estructuras morfológicas, es decir, casos de la reversibilidad parcial.

La disminución de la diferencia sexual es también un fenómeno de gran importancia (ver arriba pág. 116).

Se lo considera ordinariamente como un fenómeno propio para los parásitos sociales. Realmente es muy acentuado en los géneros *Bruchomyrma* (donde el escapo antenal es aún más largo que el funículo) (38), *Anergates* (39), *Anergatides* (40), y en *Teleutomyrmex* (41).

En realidad se observa la disminución secundaria de la diferencia sexual en la conformación de antenas no solamente en los parásitos sociales (42), sino también en muchos otros

(37) Kusnezov, I. c., 12|1951.

(38) Bruch, I. c., 36|.

(39) Emery, C.— Ueber die Abstammung der europäeschen, arbeiterrinenlosen Ameise *Anergates*.— Biol. Zentralbal., 1913, 33: 258.

(40) Wasmann, E.— *Anergatides kohli*, eine neue arbeiterrlose Schmarotzameise vom oberen Kongo. Entom. Mitteilungen, 1915, 4: 285.

(41) Kutter, H.— Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise.— Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 1950, 23: 81-94.

(42) Santschi, F.— Un nouveau genre de fourmi parasite sans ouvrières de l'Argentine.— Rev. Soc. Ent. Arg., 1930, 13: 81-83.

Bruch, C.— Notas preliminares acerca de *Labauchena Daguerrei* Santschi. Ibidem, 1930, 13: 73-80, 2 láminas.

grupos de hormigas.

En **Attini** *Apterostigma* y *Descolemyrma* tienen antenas largas filiformes de tipo primitivas, mientras en otros géneros la diferencia entre macho y hembra se atenúa de modo que en *Trachymyrmex* y *Acromyrmex* ambos sexos tienen antenas del mismo tipo "femenino", con la diferencia que el macho tiene antenas de 13 segmentos y la hembra 11. El único género que carece de obreras propias —*Pseudoatta*— la diferencia sexual se atenúa aún más, y ambos sexos tienen antenas de 11 segmentos.

En **Dolichoderinae** también se observa la tendencia hacia disminución de la diferencia sexual, precisamente en las formas más evolucionadas, como *Dorymyrmex planidens* Mayr, representando entonces fenómeno secundario. En **Formicinae** la diferencia sexual de antenas en forma relativamente acentuada se la observa solamente en *Lasiophanes*, que es el género más primitivo de todos, mientras en *Camponotus*, *Prenolepsis* y en menor grado en *Myrmelachista* y *Brachymyrmex* las obreras de macho son parecidas a las de obrera y hembra.

Este fenómeno surge evidentemente bajo la influencia de los factores intrínsecos fijándose en el complejo hereditario cuando no lo impiden los factores de selección. En los parásitos sociales, donde los factores de selección ejercen casi igual influencia sobre macho y hembra, las posibilidades para la disminución de la diferencia sexual en lo que se refiere a los caracteres sexuales secundarios tienen que ser más grandes en comparación con otros grupos.

En la fig. 13 es representada la antena de macho de *Iridomyrmex*. La conformación es tan particular, que se puede distinguir el género *Iridomyrmex* sin ver otras partes de insecto. No hemos visto nada parecido en otras **Dolichoderinae** argentinas. Parece que solamente la tribu **Tetramorini** manifiesta cierta analogía entre **Myrmicini**. Los machos de *Tetramorium* y *Teleutomyrmex* (43) tienen antenas de los segmentos, siendo los cuatro segmentos proximales (desde el 2º) fusionados.

En *Iridomyrmex* las antenas tienen 13 segmentos, es decir, no se trata de fusión, sino de **alargamiento** del segundo segmento del funículo, lo que representa una desviación del camino "normal" de la evolución de antenas.

Alas

En los insectos más primitivos las alas anteriores y posteriores son aproximadamente iguales entre sí teniendo un sis-

(43) Kutter, 1. c.,

(fig. 14-35).

tema de las nervaduras longitudinales y transversales que forman una red densa y bastante regular. La evolución de alas se manifiesta en el desarrollo desigual de las alas anteriores y posteriores y en la reducción y diferenciación de sus nervaduras.

En **Hymenoptera** las alas anteriores y posteriores tienen igual consistencia, siendo las anteriores más desarrolladas, que las posteriores, teniendo los últimos el tamaño reducido y sus nervaduras simplificadas, lo que se puede interpretar como mayor avance evolutivo. En los **Hymenoptera** primitiva (**Chalastogastra**) el ala anterior tienen la nervadura más complicada con dos celdas radiales perfectamente cerradas, tres o hasta cuatro celdas cubitales y dos discoidales cerradas, cubriendo las nervaduras en forma bastante regular la superficie del ala.

La familia **Formicidae** empezó su camino evolutivo desde una etapa más avanzada, representada en su forma particular por **Platythyrea meinerti** Forel (fig. 23) (44). Se puede ver la celda radial cerrada, dos celdas cubitales y la celda discoidal. Además la parte postero-dorsal del ala tiene las nervaduras relativamente menos abundantes y más finas. Como vamos a ver adelante, la tendencia de traslocación de las nervaduras hacia la base y margen anterior del ala se observa en la fam. **Formicidae** en forma completamente neta (una de las etapas avanzadas ver en la fig. 74, —**Atta sexdens** L.).

Las alas posteriores tienen en **Formicidae** las dimensiones considerablemente inferiores en comparación con las anteriores, quedándose la relación casi constante en casi la totalidad de los géneros argentinos. Una interesante excepción representa la hembra de **Bruchomyrma acutidens** Sants., que es una hormiga díptera pues tiene sólo un par de alas anteriores, siendo las posteriores reducidas por completo. Este fenómeno, así como el apterismo completo de macho de esta especie (solamente vestigios de las alas anteriores), está relacionado con la etapa avanzada de parasitismo social (45).

Otro tipo de apterismo encontramos en **Acanthostichus** y **Eciton**, esta vez en hembras, las cuales son "dictadiformes", es decir, hasta cierto grado parecidas a obreras y con el aparato de reproducción bien desarrollado (46).

Tercer tipo de apterismo se refiere a las hembras anor-

(44) Según Brown and Nutting (l.c. 1950, Pl. VIII, fig. 3) el género *Myrmecia* de Australia tiene la nervadura aún a un poco más primitiva.

(45) Los machos de **Anergatides** y **Anergates** son también ápteros.

(46) Sin embargo, no hay motivos para concluir que el desarrollo excesivo del aparato de reproducción está relacionado con apterismo, porque en otros casos (por ejemplo, **Atta**) la intensidad de reproducción puede ser manifestada por las hembras aladas y en todos sentidos "normales". Tenemos entonces dos distintos caminos, que conducen a la misma finalidad.

males, que forman transiciones hacia el tipo de obrera, ergatoginas o dinergatoginas. Este tipo se encuentra en forma esporádica en distintos géneros argentinos de la subfamilia **Myrmicinae**, donde normalmente las hembras son aladas, como en **Pogonomyrmex (cunicularius** Mayr, **laticeps** Sants.), **Crematogaster** y **Solenopsis granívora** (Kusnezov). En unos casos las ergatoginas aparecen facultativamente al lado de las hembras aladas dentro de la misma especie (**Crematogaster**), mientras en otros las hembras aladas no son conocidas (las tres especies arriba mencionadas).

Los machos ápteros y parecidos a obreras (ergataner) son relativamente raros, siendo conocidos en **Ponera** y algunos géneros de **Myrmicinae**, de lo que se puede deducir, que representan un fenómeno episódico y más o menos accidental, así como las ergatoginas. No se lo conocen todavía en la Argentina.

Por lo general las formas sexuales de hormigas son aladas y las obreras con sus modificaciones siempre ápteras (47).

Reducción y diferenciación de las nervaduras.

El tipo primitivo de la nervadura lo encontramos en distintas subfamilias, **Ponerinae** (fig. 15), **Myrmicinae** (fig. 18), además en el género **Pogonomyrmex**; y en **Dolichoderinae (Iridomyrmex)** y en forma relativamente avanzada, es decir, con la celda radial semiabierta en **Araucomyrmex**, (fig. 23). Este hecho nos da el motivo de concluir, que la reducción de las nervaduras ha progresado en estas tres subfamilias en forma independiente.

El género **Eciton** (dibujo en Brown and Nutting, l. c., 1950, Pl. VIII, fig. 9) tiene la nervadura primitiva de tipo particular, siendo la nervadura transversal cu-a situada **distad** con respecto a la base de Mf. 1, lo que se puede observar en **Chalastogastra** (48), mientras en todos los otros grupos de las hormigas argentinas cu-a está situado aproximado con respecto a Mf 1. Aún en el género **Acanthostichus**, que a base de otros datos puede ser considerado como emparentado con **Eciton**, la nervadura del ala anterior (fig. 14) es esencialmente del mismo tipo, que la de **Ponerinae** primitivas con la diferencia de que la celda

(47) Las dinergatoginas, es decir formas de transición entre hembra y soldado pueden corresponder no a la hembra áptera, sino más bien a un soldado "feminizado" con las funciones de un soldado y con los caracteres morfológicos atenuados de una hembra. Ver: Kusnezov, N.— Dinergatogina en **Oligomyrmex bruchi** Santschi.— Rev. Soc. Ent. Arg., 1151, 15: 177-181.

Wheeler, W. M.— Mosaics and other anomalies among ants. 1937, Harv Univ. Press, pp. 1-95.

(48) Ross, H. H., l. c., 1936, figs. 3 y 30.

radial es abierta y las celdas cubitales no son completamente separadas una de otra. Este fenómeno complica el problema de las relaciones entre nuestras *Cerapachyinae* y *Dorylinae*.

Las tendencias evolutivas en lo que se refiere a la reducción de nervaduras se manifiestan en lo siguiente (tomamos siempre como punto de referencia el tipo primitivo).

Primero. — La celda radial se abre, reduciéndose la parte distal de la nervadura, que la limita (figs. 14, 19, 23, 24).

Segundo.— La segunda celda cubital desaparece (figs. 16, 25, 26). Se puede distinguir tres modos, que conducen al mismo resultado, de un lado la reducción de la nervadura transversal r-m (fig. 25), de otro lado la fusión de las celdas cubitales primera y segunda en una sola a consecuencia de la reducción de una parte de Rsf, lo que en forma esquemática está representado en la fig. 17 (también fig. 16), parece que esto es un fenómeno propio solo para *Ponerinae*, *Ectatomini* y para primitivas *Myrmicini*, *Pogonomymex*) y en fin la fusión de las nervaduras longitudinales Rs y M (fig. 32, 33).

Tercero.— La celda discoidal desaparece (fig. 20, 21, 24, 25, 26, 31, 32, 33). Las causas de su desaparición pueden ser distintas. En el género *Eriopheidole* (fig. 20, 21) tenemos la fusión con la celda cubital a causa de la reducción del trozo proximal de Rs-M; en otros casos se reduce la nervadura transversal m-cu, que ordinariamente limita la celda discoidal distad (fig. 32-35, 24, 25, 31, 32, 33, también, 37, 38, en *Attini*); en *Conomyrma pyramica* Rog. (fig. 26, hembra) desaparece el lugar mismo de la celda discoidal por la fusión de M con Cu distad de la separación de la nervadura basal, que en este caso carece de codo, siempre presenta cuando la celda coidal desaparece por la reducción de m-cu, en fin, en *Camponotus* subgén. *Myrmomalis* hemos encontrado algo parecido a la reducción de Mf 1 y su sustitución por m-cu con el mismo resultado final, es decir la desaparición de la celda discoidal (49).

En *Myrmomalis* la nervadura basal no tiene codo, típico para *Lasiophanes*, *Myrmelachista* y *Prenolepis*, donde esta nervadura dura se compone de la parte anterior, correspondiente a Rs y de la posterior correspondiente a M, en *Phascomymex* el codo poco acentuada tiene el ángulo dirigido hacia la base del ala. Puede ser que la interpretación de Brown and Nutting tenga razón y podría ser aplicada a *Myrmomalis*.

(49) Brown and Nutting, l. c., p. 129, fig. 21, *Phasmomyrmex*. El género *Phasmomyrmex* pertenece según Wheeler a la misma tribu que *Camponotus* (H. Donisthorpe, Ann. Mag. Nat. Hist., 1943, 11 series, 10: 683 lo coloca entre *Dolichoderini* evidentemente por equivocación). Sería interesante estudiar las alas de otras *Camponotini*, en primer lugar *Polyrhachis*. Las especies argentinas de *Camponotus* parecen muy uniformes en lo que se refiere al carácter mencionado.

Camponotus bonariensis Mayr (fig. 33) tiene la nervadura un poco distinta.

En general la reducción de la nervadura prosigue desde el ápice hacia la base del ala o, mejor dicho, desde la parte postero apical hacia la antero-basal. Sin embargo no existe una secuencia bien definida común para todos los grupos. En **Ponerinae** el tipo primitivo se conserva bien, tanto en grandes machos de **Dinoponera**, como en pequeñas **Ponera**, lo que permite afirmar, que no se trata de simple adaptación a las necesidades de vuelo. Solamente en la tribus **Ectatommini** observamos la fusión de las celdas cubitales en una sola. **Dorylinae** y **Pseudomyrminae** son primitivas en este sentido. En **Acanthostichus** el ala tiene la celda radial abierta o semiabierta, celdas cubitales separadas en forma incompleta y solo la discoidal conserva su forma primitiva. En **Myrmicinae** encontramos distintos modales de evolución. Tomando la subfamilia como tal excepto **Attini** tenemos antes la reducción de Rsf 5, que cierra la celda radial y desaparición de la segunda celda cubital, recién después sigue la desaparición de la discoidal. En **Attini** al contrario la radial está cerrada, siendo la discoidal ausente. El plano de la nervadura tiene rasgos particulares, especialmente en el área anal del ala anterior. Mientras en otros grupos la nervadura transversal cu-a forma ángulos casi rectos tanto con MCu como con A (fig. 22a) en casi todas las **Attini** cu-a se presenta en forma presentada en la fig. 22 b. En este sentido como excepciones figuran **Mycetophylax** y **Myrmicocrypta**. Además en **Mycetophylax** la celda radial es abierta, siendo cerrada en el género vecino **Paramycetophylax**.

En **Dolichoderinae** argentina también los modales son distintos en detalles. **Azteca alfaroi** Emery tiene la celda radial cerrada y una celda cubital, mientras **Araucomyrmex** la radial abierta y dos celdas cubitales en forma muy primitiva. En **Formicinae** solamente **Brachymyrmex** tiene la celda radial abierta y solamente **Lasiophanes** la discoidal (fig. 30). En las **Formicinae** ante todo desapareció la segunda cubital, después la discoidal.

Evolución de la nervadura en distintas subfamilias.

Ponerinae.— La mayoría de los géneros conservan el tipo generalizado. Solamente en **Ectatommini** se observan ciertas tendencias evolutivas, manifestadas por la fusión de las celdas cubitales primera y segunda (ver arriba). Es interesante anotar que a base de otras evidencias la tribus **Ectatommini** representa la "capa superior" dentro de la subfamilia.

Myrmicinae.— Los géneros con la nervadura más generalizada son **Pogonomyrmex** y **Elasmopheidole** (fig. 17 y 18). En **Pogonomyrmex** la nervadura es variable en campo cubital, siendo las especies de **Epebomyrmex** más evolucionados en este sentido que algunas especies de **Pogonomyrmex** s. str.

Las etapas consecutivas de la evolución son representadas en la fig. 17, siendo indicados por los números de 1 a 5. Cada especie es más o menos variable y sólo en tres especies de las 15 estudiadas la conformación del campo cubital corresponde a un sólo tipo (50). Al contrario en *Pogonomyrmex breviparbis* Em. es posible encontrar todos los cinco tipos, siendo la variabilidad individual muy acentuada. Los resultados de estudio son presentados en el Cuadro N° 7.

Nervadura en el campo cubital

Especies del género <i>Pogonomyrmex</i>	Tipos de la nervadura (ver figura 17)				
	1	2	3	4	5
s/g. <i>Pogonomyrmex</i>					
<i>angustus</i> Mayr.....				0	
<i>laevigatus</i> Sants.....				0	
<i>odoratus</i> Kusnezov.....				0	0
<i>abdominalis</i> Sants.....			0	0	
<i>naegeli</i> Forel.....			0	0	
s/g. <i>Pogonomyrmex</i> s. str.					
<i>breviparbis</i> Emery.....	0	0	0	0	0
<i>cunicularius</i> Mayr.....	0	0			
<i>carbonarius</i> Mayr.....	0	0			
<i>longiparbis</i> Gallardo.....	0	0			
<i>rastratus</i> Mayr.....	0	0	0		
<i>variabilis</i> Sants.....		0	0		
<i>vermiculatus</i> Emery.....		0			
<i>coarctatus</i> Mayr.....		0	0		
<i>micans</i> Forel.....	0	0	0		
Especies norteamericanas					
<i>Ephebomyrmex</i>					
<i>imberbicus</i> Wheel.....					0
<i>Pogonomyrmex</i>					
<i>badius</i> Latr.....					0
<i>californicus</i> Buckley.....	0	0			
<i>barbatus</i> F. Sm.....					0
<i>desertorum</i> Wheel.....					0
<i>occidentalis</i> Cresson.....	0	0			
<i>occidentalis comanche</i> Wheeler..		0	0		

En el cuadro N° 7 se puede ver que por lo general la variabilidad tiene sus límites, siendo las amplitudes características para distintos grupos. Todas las tres especies de *Ephebomyrmex* del oeste de la Patagonia (*angustus*, *laevigatus*, *adoratus*) pertenecen a los tipos 4 y 5, los del grupo *naegeli-abdominalis* a los 3 y 4, mientras *Pogonomyrmex* s. str. del grupo *rastratus* (desde *carbonarius* hasta *vermiculatus* en el cuadro) caben en los tipos 1-3, así como *cunicularius* (1-2) y dos especies del grupo *coarctatus* (1-3). En este sentido las especies argentinas de *Pogonomyrmex* s. str. son aparentemente menos evolucionadas, mientras otros caracteres, como la dispersión geográfica y adaptaciones al modo de vida bien definido de una hormiga granívora manifiestan los rasgos de la evolución relativamente más avanzada. Este atraso de la evolución del campo cubital es propio solamente para las especies argentinas estudiadas. Las especies norteamericanas de *Pogonomyrmex* s. str. forman dos grupos, uno con los tipos 1-3 (*californicus*, *occidentalis*) y otro con el tipo 5 (*badius*, *barbatus*, *desertorum*).

Una vez más nos enfrentamos con el fenómeno de la desigualdad de la evolución. Además estos datos permiten concluir, que las especies actuales de *Ephebomyrmex* del Oeste de la Patagonia no representan las formas ancestrales para *Pogonomyrmex* s. str., sino más bien pertenecen a una ramificación lateral poco evolucionada en general, del tronco ancestral extinguido.

La nervadura de *Elasmopheidole* (fig. 18) permite separarlo de *Pheidole* en calidad de un género distinto y relativamente menos evolucionado. Los rasgos principales de su primitivismo son primero la celda radial cerrada y segundo la segunda celda cubital larga que alcanza la discoidal, así como *Paltythyrea* y en *Araucomyrmex* (fig. 23). En el género *Pheidole* la celda radial es abierta y la segunda cubital separada de la discoidal por un trozo de M (fig. 24). Los dos caracteres son muy típicos para el género *Pheidole*. Las variaciones del tipo *Pheidole* son insignificantes en comparación con las en *Pogonomyrmex*. A veces se puede observar vestigios de las nervaduras, representadas en las alas de las *Ponerinae* primitivas (como por ejemplo un pequeño trozo correspondiente a 1 r en el ala de *Myrmecia*, observado una vez en *Pheidole auropilosa* (51).

En general, como ya hemos dicho, la nervadura en *Pheidole* es relativamente estable, representando las variacio-

(50) Se refiere a *Pogonomyrmex* s. str.

(51) Fig. 30 a; comparar con la fig. 3 en el trabajo citado de Brown and Nutting, 1950. Otros datos en Kusnezov, N.— Un caso de evolución eruptiva. Memorias del Museo de Entre Ríos, 1951, N° 29.

mes individuales no más de 1-3% del total. En **Eriopheidole** la nervadura varía mucho, siendo dominante el tipo muy distinto del de **Pheidole**. Este género está todavía en el estado de su formación definitiva (52).

Un gran intervalo separa **Eriopheidole** de **Gallardomyrma**. El tamaño de esta es muy pequeño (la única hembra tiene largo total 1,7 mm.) (53) y el ala anterior carece de nervaduras por completo. Por fin llegamos a **Bruchomyrma**, también pequeña y también parásita, donde la hembra tiene sólo un par de alas anteriores, siendo el macho áptero. Estos cinco géneros de **Pheidolini** representan distintas etapas del proceso consecutivo de reducción.

En la tribus **Solenopsidini** ya las formas más primitivas (**Monomorium** subg. **Notomyrmex**) tienen la nervadura de tipo especializado con una sola celda cubital, correspondiente a la primera (diferencia de **Pogonomyrmex** especializadas, donde la única celda cubital corresponde a 1 y 2 fusionadas) y por eso sólo las posibilidades de la reducción ulterior son limitadas. **Solenopsis** tiene la nervadura del tipo **Monomorium**, solamente la celda radial en algunas especies es más abierta que en este último. En este sentido es interesante comparar la evolución de la nervadura con la de antenas (ver arriba). Como ya hemos visto las antenas han pasado entre **Monomorium** y **Solenopsis** un camino bastante largo de reducción y diferenciación. La desigualdad del desarrollo se manifiesta en este caso en forma muy clara.

La etapa siguiente del desarrollo de la nervadura se caracteriza por la reducción de la celda discoidal, primeramente en forma facultativa, como se lo puede ver en **Solenopsis** subg. **Oedaleocerus** y **Labauchena**, donde la presencia o ausencia de la discoidal representa carácter individual, luego en forma definitiva en **Bisolenopsis** Kusnezov (54).

La última etapa la representa **Paranamyrma** donde la celda cubital está semiabierta a causa de la reducción del trozo Rs-M, así como se lo puede observar facultativamente en **Eriopheidole**.

A consecuencia tenemos una línea continua de la reducción desde **Monomorium** hasta **Paranamyrma**. Los géneros **Carebarella**, **Brownidris** y **Oligomyrmex** probablemente representan elementos de otros linajes filogenéticos, cuya colocación dentro de **Solenopsidini** tiene que ser considerada como provisoria. **Brownidris** tiene una nervadura adicional, cuya ho-

(52) Detalles en Mem. Mus. Entre Ríos, 1951, Nº 29 (1.c., 51).

(53) Bruch, C.— Descripción de un género y especie nueva de una hormiga parásita.— Rev. Mus. La Plata, 1932, 33: 271-275.

(54) Kusnezov, N.— **Bisolenopsis sea**— un nuevo género y especie de hormigas y sus relaciones con los géneros vecinos. (Inédito).

mologización es difícil por ahora (ver apéndice) y en *Oligomyrmex* la celda radial es perfectamente cerrada (55).

En **ATTINI**, a pesar de que la tribu en su totalidad tiene un tipo general de nervadura muy particular e inconfundible, las relaciones parecen muy complicadas sin manifestar una secuencia regular de las tendencias progresivas, las cuales podrían ser seguidas a través de toda la tribu. Las tendencias particulares son las siguientes:

Primero, mientras casi todos los géneros tienen la celda radial perfectamente cerrada, en *Mycetophylax* esta celda está abierta, siendo la nervadura en general bastante débil. Segundo, en la mayoría de los géneros la estigma, bien desarrollada en otros grupos, manifiesta tendencias hacia su desaparición. En los géneros con las especies de tamaño individual grande (*Atta*, *Acromyrmex*), la estigma es muy pequeña, siendo reducida por completo o casi por completo en pequeñas *Apterostigma*, *Myrmicocrypta* y *Cyphomyrmex*. Solamente *Mycetophylax* y *Paramycetophylax* con la estigma "normal" representan excepciones en este sentido. Tercero, en general en la fam. **Formicidae** entre las nervaduras longitudinales Cu y A se coloca en la parte basal del ala la transversal cu-a. La última se presenta en forma "normal" (fig. 22a) en *Myrmicocrypta* y *Mycetophylax* uniendo las nervaduras Cu y A, como en otros grupos de las hormigas argentinas. En otros géneros de la tribu **Attini** la parte distal de A se reduce por completo, uniéndose la parte proximal con cu-a formando una nervadura continua con el arco amplio en lugar de su conexión (fig. 22b), lo que da la impresión de que A se pone en contacto inmediato con M.

Estas tres tendencias son aparentemente independientes entre sí y dan a la tribu **Attini** un aspecto bastante heterogéneo a pesar de que tanto las antenas como los palpos permiten considerarla como un grupo homogéneo y natural.

En la subfamilia **Dolichoderinae** las relaciones más primitivas las encontramos en el género *Dolichoderus*, que tiene la celda radial perfectamente cerrada, dos cubitales y la discoidal. Otro género con los caracteres primitivos es *Iridomyrmex*. Sin embargo, en este último encontramos los primeros indicios de un rumbo particular, que tomó el desarrollo de la nerva-

(55) C. Emery (Gen. Ins., 1921, fasc. 174, p. 158) separó *Oligomyrmex* y otros géneros exóticos con la celda radial cerrada en la tribu **Pheidologetini**, motivando que estos géneros no pueden ser derivados de *Monomorium* como elemento más primitivo dentro de la tribu **Solenopsidini**. Con este el problema sistemático no obtuvo todavía su solución adecuada, pues *Oligomyrmex* tiene palpos de tipo **Solenopsidini**, mientras los palpos de *Carebarrella*, *Tranopelta* y *Brownidris*, cuya nervadura cabe en el tipo **Solenopsis**, tienen los palpos de tipo distinto.

dura, es decir, con el **dimorfismo sexual**, siendo la nervadura en macho más reducida en comparación con la de hembra.

Mientras la hembra de *Iridomyrmex* tiene el ala anterior con dos celdas cubitales, en macho hay una sola (56), la cual aparentemente es resultado de la fusión de las celdas primera y segunda.

Estas relaciones son propias para las especies argentinas. La fauna de Australia tiene gran cantidad de las especies de *Iridomyrmex*, las cuales todavía no han sido estudiadas en este sentido, pudiendo presentar ciertos aspectos de importancia.

Otros géneros con los rasgos de primitivismo en lo que se refiere a la nervadura son *Anillidris* (57), *Azteca* (una sóla celda cubital cerrada) y *Araucomyrmex*.

Anillidris tiene la celda radial cerrada, dos celdas cubitales, de las cuales la segunda alcanza hasta la discoidal y la celda discoidal larga (en hembra). Según Santschi las alas de macho son "como las de hembra", entonces sin dimorfismo sexual. El aspecto general de la nervadura hace recordar *Iridomyrmex*. Sin embargo, las antenas de macho así como la conformación particular de los palpos, los cuales son cortos y con las cantidades reducidas aún en hembra (una excepción entre las *Dolichoderinae* de la Argentina) permiten separar este género en forma bien neta. En *Araucomyrmex* el tipo general de la nervadura es primitivo en hembra (fig. 23) con la diferencia de *Iridomyrmex* que la celda radial está *semiabierta*. Lo último representa un paso hacia la reducción ulterior en el género *Dorymyrmex*. En macho la nervadura es muy reducida, sin celdas radial, cubital y discoidal cerradas. El dimorfismo sexual es tan acentuado en este sentido, que observando y comparando solamente alas sería inevitable concluir que se trate de completamente distintos grupos. De *Araucomyrmex* a través de *Dorymyrmex* hasta *Conomyrma* tenemos una línea casi continua de la reducción progresiva en hembra, mientras el macho ya en *Araucomyrmex* alcanza la forma casi definitiva de la nervadura extremadamente reducida (fig. 29; macho de *Araucomyrmex* es muy parecido al de *Conomyrma thoracica*).

En lo que se refiere a la nervadura en hembra observamos entonces las etapas consecutivas de la reducción, repre-

(56) Los dibujos en: Gallardo, A.— Subfamilia Dolichoderinas. An. Mus. Nac. Hist. Nat. B. Aires, 1916, 28: 1-130 (pp. 102, fig. 42 y 104, fig. 44); ambos sexos) y en: Clark, J.— Notes on the Argentine Ant and other exotic Ants introduced into Australia.— Mem. Nat. Mus. Vict., 1941, 12: 59-70 (p. 63, fig. 3).

(57) Santschi, F.— Bull. Soc. Ent. France, 1937, 42: 68-70, fig. 1-12 (ala fig. 8).

sentadas por los géneros **Iridomyrmex**, **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex** y **Conomyrma**. En **Dorymyrmex** (fig. 24) desaparece la celda discoidal (en este sentido **Dorymyrmex baeri** E. André), representa una forma de transición entre **Araucomyrmex** y **Dorymyrmex**), conservando el ala dos celdas cubitales, cuya conformación varía según la especie. En **Conomyrma thoracica** (así como en otras especies del subgénero **Biconomyrma** Kusnezov (58), desaparece también la segunda celda cubital, siendo la radial aún más abierta, que en los géneros anteriores a partir de **Araucomyrmex**.

Al contrario, en macho tenemos un intervalo muy grande entre **Iridomyrmex** y **Araucomyrmex**, que marca el cambio brusco del tipo de la nervadura y luego sigue cierto estancamiento con las diferencias de carácter secundario. La diversidad de los modales de evolución resalta en forma muy acentuada (ver. fig. 34, 35). En los machos de **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex** y **Conomyrma** el trozo de Rs, que ordinariamente cierra la celda radial es muy corto y por eso la celda misma incompleta (fig. 28 y 29), más en **Dorymyrmex planidens** Mayr, que en **Conomyrma thoracica** Sants. La celda cubital es también incompleta debido a la reducción avanzada de las nervaduras correspondientes. En estos sentidos estos tres géneros son casi iguales. Lo que además llama la atención es la conformación de la nervadura basal. Ordinariamente esta nervadura tiene un codo, con el ángulo dirigido hacia afuera, situado según la interpretación de Brown and Nutting (1. c., 1950) en el punto de conexión de Rs y M. Este codo lo tienen las alas de hembras pertenecientes a los géneros **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex** y **Conomyrma** subg. **Biconomyrma**. Sin embargo ya en **Dorymyrmex** el codo se acerca más al margen posterior del ala en comparación con **Araucomyrmex**, manifestando la tendencia hacia su desplazamiento hacia atrás. En **Conomyrma pyramica** (59), el codo ya ha desaparecido representando la nervadura basal una línea casi recta.

En los machos de estos tres géneros se observa lo mismo, siendo la nervadura basal recta o casi recta (fig. 40²b, c.). Interpretamos estos datos en el sentido de que, hablando en términos de Brown and Nutting, en la formación de la nervadura basal participa en este caso solamente la nervadura Rs, siendo la M fusionada con Cu a una distancia **distad** de la nervadura basal. Tenemos un caso particular de la evolución, que

(58) Sobre el sistema del grupo **Dorymyrmex** ver Kusnezov, N.— El estado real del grupo **Dorymyrmex**, 34].

(59) Dibujo en: Gallardo, A.— Notas complementarias sobre las **Dolico-derinas** argentinas.— An. Mus. Nac. Hist. Nat., 1916, 28:257-261 (p. 261, fig. 5).

no se encuentra en otros grupos de hormigas argentinas (60).

El panorama que nos ofrece *Conomyrma pyramica* tiene además importancia particular, manifestando, que la nervadura en hembra sigue en su evolución el mismo camino como la del macho, siendo el macho mucho más avanzado en este sentido.

Los géneros *Forelius* y *Neoforelius* Kusnezov forman una línea filogenética particular, cuyo punto de partida representa una forma ancestral todavía desconocida y emparentada con *Iridomyrmex*. El hiato entre *Iridomyrmex* y *Forelius* es mucho más grande, que entre *Iridomyrmex* y *Araucomyrmex*. Las especies argentinas de *Forelius* carecen de dimorfismo sexual por lo menos en forma acentuada (fig. 40 a), teniendo el ala anterior la celda radial abierta, una o dos celdas cubitales y careciendo de la discoidal (61).

En el género *Neoforelius* son conocidos solamente machos y obreras. La nervadura del ala anterior es muy reducida, representando los caracteres esenciales del tipo *Araucomyrmex-Conomyrma* con la diferencia principal, que la nervadura basal forma un codo bien acentuado, aún en forma más exagerada que en macho de *Forelius*, siendo el codo situado más cerca de Subcosta que de M-Cu. (62).

Neoforelius fué encontrado solamente en el Jardín del Instituto Miguel Lillo en Tucumán. Las obreras salen de vez en cuando a la superficie del suelo pasando la mayor parte del año en el interior de sus nidos subterráneos, tienen las extremidades relativamente cortas y sin embargo corren muy rápidamente. Son parecidas hasta cierto grado a pequeñas *Tapinoma* de color amarillo (63).

En las *Formicinae* la nervadura del ala anterior no ofre-

(60) La diferencia entre *Biconomyrma* y *Conomyrma* s. str. parece tan grande, que permitiría separarlos en calidad de dos géneros distintos.

En la interpretación de *Conomyrma pyramica* seguimos al Dr. Gallardo (l.c., 1916, p. 261), cuyo dibujo no deja ningunas dudas de que los autores norteamericanos se han equivocado considerando como *pyramica* norteamericana, que realmente pertenece a *Biconomyrma* (Creighton, Eull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ. 1950, 104, lámina 47). De todos modos la interpretación de Gallardo tiene la prioridad.

(61) La especie norteamericana *Forelius foetidus*, Buckley tiene también la celda discoidal manifestando en esta forma el nivel relativamente bajo de la reducción (ver Creighton, l.c., 1951, lámina 46).

(62) Detalles en: Kusnezov, N.— Dos nuevos géneros de hormigas de Tucumán.— Acta Zoo. Lilloana. Inédito).

(63) Parece muy probable, que el género *Neoforelius* pertenece a una especie chilena, descrita como *Tapinoma fazi* Santschi (Revue Suisse Zool., 1923, 30: 270), que tiene según la descripción la nervadura incompleta (en este sentido las descripciones de Santschi no son precisas).

ce grandes variaciones (fig. 30-33). Los cinco géneros, típicos para la fauna del país, es decir **Lasiophanes**, **Myrmelachista**, **Brachymyrmex**, **Prenolepis** y **Camponotus** tienen esencialmente el mismo tipo, con la celda radial siempre cerrada (tanto en las especies grandes como en pequeñas), con una sola celda cubital y con (**Lasiophanes**) o sin la discoidal (otros géneros mencionados). La única celda cubital ordinariamente es un resultado de la fusión de las nervaduras Rs. y M, las cuales se separan recién *distad* de r y solamente en caso de **Myrmelachista** está relacionada con la reducción de r-m. (fig. 31; comparar la posición de la ramificación de Rs-M). El panorama general parece muy uniforme en comparación con las subfamilias **Myrmicinae** y **Dolichoderinae**, sin formas tanto muy primitivas, como las muy avanzadas en el sentido de la reducción de las nervaduras.

La subfamilia **Formicinae** tiene el centro principal de su desarrollo en los países tropicales del Viejo Mundo, teniendo la región oriental 26 géneros y la neotropical no más de 10. En la subfamilia **Myrmicinae** observamos lo contrario: región oriental tienen 60 géneros y la neotropical 80. Los datos más detallados ver en el Cuadro N^o 8.

CUADRO N^o 8.

CANTIDADES DE LOS GENEROS DE HORMIGAS EN DISTINTAS REGIONES ZOOGEOGRAFICAS DE PRIMER ORDEN

Subfamilias	Regiones zoogeográficas						
	Ne.	Na.	Pa.	Et.	Or.	Au.	Oc.
Ponerinae	29	12	10	34	28	26	26
Cerapachyinae	3	2	1	3	4	5	3
Dorylinae	3	1	2	3	2	1	2
Leptanillinae	—	—	1	—	4	1	—
Pseudomyrminae	1	1	1	3	1	1	1
Myrmicinae	80	42	46	50	60	42	50
Dolichoderinae	12	7	5	9	7	8	8
Formicinae	10	7	12	12	26	20	13

Para estudiar las tendencias evolutivas en **Formicinae** es necesario tener el material procedente de la región oriental. La fauna de la Argentina no tiene ni tribus autóctonas, ni géneros bien diferenciados, excepto **Camponotus**, donde la nervadura, así como palpos y antenas son muy uniformes. Lo que existe son distintas idioadaptaciones (en el sentido de A. N. Sewertzoff, 1931 (64). a base del mismo nivel evolutivo general.

(64) A. N. Sewertzoff. — Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution, 1931.

Polimorfismo y los fenómenos relacionados.

La presencia de los individuos neutros, que forman la casta obrera representando las hembras modificadas al lado de hembras normales y machos es un carácter esencial de la familia **Formicidae**. En este sentido las hormigas son muy distintas de las avispas solitarias. Sin embargo este carácter no es universal, porque existen géneros, los cuales han perdido sus obreras en el transcurso de su evolución transformándose en los parásitos sociales, donde el polimorfismo queda reducido secundariamente hasta el dimorfismo sexual (ver capítulo: parásitos sociales). Tenemos en parásitos sociales las "cumbres" de evolución porque ellos representan ordinariamente los puntos terminales de los linajes filogenéticos correspondientes, manifestando que el fenómeno de polimorfismo no tiene siempre el desarrollo ascendente hacia mayor diferenciación, pudiendo volver a las etapas morfológicamente primitivas y en realidad secundarias.

Como vamos a ver en adelante, la simplificación secundaria no es un fenómeno propio solamente para los parásitos sociales, sino para otros grupos, con la casta obrera bien desarrollada (tribu **Solenopsidini**). Las tendencias intrínsecas hacia mayor diferenciación controladas por los factores de selección son responsables por la realización de todas las formas de polimorfismo existentes.

Los fenómenos de polimorfismo tienen dos aspectos distintos, los cuales son, de un lado **dimorfismo sexual**, de otro **polimorfismo de obreras**. Tenemos razones biológicas para admitir gran **dimorfismo sexual** en hormigas porque el valor biológico de macho y hembra es muy distinto. Las comunidades de hormigas son esencialmente las comunidades femeninas. Los machos sirven solamente para fecundar las hembras, muriendo después del vuelo nupcial. Las hembras, al contrario, tienen que poner huevos, protegerlos, empezar con la construcción de nidos antes que aparezcan las primeras obreras. No son tan frecuentes los casos cuando una hembra fecundada funda su colonia nueva basándose sobre otra colonia ya existente de la misma u otra especie, como por ejemplo, la hembra de **Monomorium bidentatum** Mayr, que siempre vive en las colonias mixtas junto con **Monomorium denticulatum** Mayr (mientras esta última puede vivir también en las colonias puras).

En realidad las formas de **dimorfismo sexual** son muy distintos en diferentes grupos, siendo la diferencia entre macho y hembra grande en unos casos y pequeña en otros. Como un extremo, donde el dimorfismo sexual alcanza su máximo, se puede mencionar el género **Eciton**, donde el macho es tan distinto de la hembra y de la obrera correspondiente, que muchas especies figuran en colecciones y en los trabajos sistemáticos bajo dis-

tantos nombres, uno para macho y otro para obrera (65).

Otro extremo lo representan *Acanthostichus* y *Pseudomyrma*, donde el polimorfismo es muy atenuado, siendo todas las tres castas relativamente poco distintas entre sí.

El **polimorfismo de obreras** se presenta en formas muy variables. La tendencia general de la evolución de obreras es desde la etapa primitiva, caracterizada por las obreras monomórfas y parecidas a sus hembras a través del polimorfismo amplio con todas las formas de transición entre los extremos hacia la desaparición de estas últimas y diferenciación neta de distintas subcastas hasta el **monomorfismo secundario** con las obreras muy distintas de sus hembras.

Todos estos fenómenos se puede observar en las hormigas argentinas.

Como vamos a ver en adelante, cada grupo tiene sus modales individuales y no existe una tendencia general hacia el desarrollo progresivo de polimorfismo.

Para presentar distintos tipos de polimorfismo en forma más ilustrativa han sido confeccionadas las esquemas figs. 37—55. Cada vez dos ejes de coordenadas, horizontal y vertical forman la base de un esquema, correspondiendo la posición de hembra en casos ordinarios a su intersección. Las distancias hacia arriba sobre la ordenada significan la diferencia entre hembra y macho, que puede variar según el caso. Igualmente las distancias sobre la abscisa hacia la derecha significan diferencias entre hembras y obreras. Cuando las obreras son polimórfas el signo de obrera se repite. Cuando las obreras mayores han obtenido los caracteres particulares se pone en el lugar correspondiente el signo de soldado. En casos particulares, cuando el tamaño de la hembra se ha aumentado filogenéticamente, el signo de hembra se coloca no en la intersección de los ejes de coordenadas, sino sobre la abscisa hacia la izquierda. Cuando la hembra normal está sustituida por la ergatogina (*Dinoponera*) se pone en el lugar correspondiente el signo de la última h/o. En fin, el signo (h/s) de dinergatogina se coloca cuando esta última sustituye al soldado normal (*Oligomyrmex*).

Soldado representa una obrera mayor especializada con el desarrollo particular de ciertas partes de su cuerpo, correlacionado con las funciones biológicas especializadas. Al contrario, la dinergatogina es una hembra "obrerizada", superficialmente parecida a un soldado, que carece de sus funciones en calidad de una hembra. En realidad los límites entre estas dos tipos no son netos en casos particulares. Las hormigas como un

(65) Entre las formas argentinas solamente 7 especies son representadas por lo menos por dos de las tres castas distintas, teniendo otras o solo machos o solo obreras (12 y 13 respectivamente), lo que permite concluir que en realidad hay unos 20-21 especies distintas en el país .

grupo manifiestan amplia gama de las formas de transición entre tres formas básicas, es decir, hembra, obrera macho y cada una de estas ofrece una cantidad de modificaciones, normales o anormales, a veces patológicas (66).

Ponerinae.— En esta subfamilia las obreras son monomorfas o poco variables y además muy parecidas a sus correspondientes hembras. La distancia entre macho y hembra en lo que se refiere a los caracteres sexuales secundarios es variable. En *Paltrythrea*, que es una de las más primitivas ponerinas de la Argentina (fig. 37a) esta distancia es bastante reducida de modo que no es difícil identificar los machos con las obreras específicas. En *Acanthoponera* (fig. 37) la conformación general de cuerpo hace recordar la hembra y solamente la cabeza es muy distinta y especialmente antenas. En *Ectatoma* la diferencia entre macho y hembra no es muy grande siendo acentuada en *Prionopelta*. En *Dinoponera* (fig. 38b) macho y hembra son muy distintos, siendo la última áptera (ergatogina). La diferencia máxima entre hembra y macho la observamos en *Odonotomachus* (fig. 38a) y *Anochetus*, donde los machos tienen un aspecto particular y además el tamaño inferior en comparación con sus hembras.

Cerzopachyinae.— En *Acanthostichus* (fig. 39) el polimorfismo es poco desarrollado, siendo la hembra dictadiforme, obrera monomorfa o poco variable y el macho con los caracteres sexuales secundarios bastante atenuados (67).

Dorylinae. En *Eciton* el polimorfismo alcanza tan alto grado, que no es posible correlacionar todas tres formas entre sí sin encontrarlas juntas (fig. 40). Las hembras son ápteras de tamaño relativamente muy grande, siendo la diferencia entre obrera y hembra acentuada mucho más que en el caso de *Acanthostichus*. Los machos son completamente distintos de los individuos femeninos más bien parecidos a ciertas avispas, siendo buenos voladores.

Por eso solamente los machos de *Eciton* (*E. pertyi* Shuck., *E. D'Orbignyi* Shuck.) han sido encontrados en el norte de la Patagonia así como en la prov. de Mendoza (*E. strobili*

(66) Wheeler, W.-M.— Mosaics and other anomalies among Ants. 1937, Harvard Univ. Press, 1-95.

(67). Ordinariamente las obreras son casi perfectamente monomorfas. Solamente en *Acanthostichus ramosmexiae* Bruch hay obreras mayores y menores, siendo las últimas por aproximadamente 1/3 menos largas que las primeras.

Bruch, C.— Una nueva ponerina *Acanthostichus ramosmexiae* n. spec. Physis, 1924, 7:16-17.

Bruch, C.— Macho, larva y ninfa de *Acanthostichus ramosmexiae* Bruch, Ibidem, 1925, 8:110-114 (1 lámina).

Mayr, *E. sulcatum* Mayr), es decir, fuera del área de este género en la Argentina.

Pseudomyrmacinae. En *Pseudomyrma* todas tres formas son muy parecidas entre sí, siendo al mismo tiempo muy distintas de otras hormigas y sus obreras monomorfas o a lo más poco variables, principalmente de tamaño. El polimorfismo es muy atenuado (fig. 41).

Myrmicinae. En esta subfamilia el grado de polimorfismo es muy variable. En *Pogonomyrmex* la diferencia entre macho y hembra es grande en lo que se refiere a la conformación del cuerpo a causa de distintas funciones biológicas de cada sexo. Los machos son más esbeltos, tienen la cabeza más pequeña y otra conformación del torax. La diferencia entre macho y hembra no es igual en todos los casos. Mientras en las especies argentinas la cabeza de macho es mucho más pequeña en comparación con la de hembra teniendo otra conformación, en dos especies de Norte América se puede observar los machos cuya cabeza es parecida hasta cierto grado a la de obrera (*Pog. barbatus* F. Sm. y *Pog. desertorum* Wheel.). El tamaño del cuerpo es ordinariamente más o menos igual en machos y hembras o los machos son un poco menores. Hay poca diferencia entre hembra y obrera y su identificación no ofrece ningunas dificultades. Las ergatoginas de *Pog. laticeps* Sants. son tan parecidas a las obreras, que es difícil distinguirlas sin una lupa (68).

En el subgénero *Ephedomyrmex* el tamaño de hembra es un poco mayor en comparación con el de macho. Lo mismo se observa en *Pog. coartatus*. La conformación de la cabeza, del peciolo, postpeciolo y abdomen en todos casos es casi la misma.

En la tribu *Pheidolini* el género más primitivo *Elasmopheidole* tiene cuatro formas bien distintas, es decir, hembras, machos, obreras monomorfas de tamaño muy pequeño en comparación con las hembras y soldados, cuya cabeza tiene dimensiones exageradas en comparación con la de hembra y conformación particular. En *Pheidole* también siempre hay hembras, machos, obreras y soldados. La diferencia entre soldado y obrera, así como entre el soldado y hembra varía según especie. En casos del relativo primitivismo (*Pheidole carapunco* Kusnezov, es la especie que vive cerca del límite superior del bosque mesófilo en la provincia de Tucumán y en las regiones colindantes Catamarca y de Salta) la distancia que separa hembra y soldado de un lado y soldado y obrera de otro no es muy grande. En las formas de la especialización avanzada (*Pheidole spininodis* Mayr, *Trachypheidole acapulata* Sants.) los soldados son ordinariamente muy distantes de hembras y obreras, excepto las que son ca-

(68) Aún Dr. Santschi no ha podido distinguir ergatoginas en el material recibido para el estudio del Museo de Buenos Aires (Nº 1418 en la col. del Dr. Bruch). *Pog. laticeps* no tiene hembra alada de tipo normal.

zadoras, donde el soldado carece exageraciones en su morfología (**Pheidole bergi** Mayr, **Ph. wolfringi** Forel etc.) Los machos de **Pheidole** son muy distintos de las hembras (cabeza, antenas, etc.) siendo su tamaño un poco inferior (fig. 42 a).

En **Eriopheidole**, que es un derivado de **Pheidole** no hay obreras, siendo bastante reducida la diferencia sexual (fig. 42 b). En fin encontramos en **Bruchomyrma** el dimorfismo sexual menos acentuado que en **Pheidole** y rasgos morfológicos de carácter degenerativo (69).

En el género **Crematogaster** existen machos, hembras y obreras monomorfas o poco variables (a veces se encuentran en relativa abundancia las formas de transición entre hembra y obrera). Los machos son muy distintos de hembras (tamaño inferior, otra conformación de cuerpo; sin embargo, la nervadura alar, así como en caso de **Pheidole** es del mismo tipo como en hembra). La distancia entre obrera y hembra varía según subgénero; en el subgénero **Neocrema** las hembras tienen el tamaño un poco mayor en comparación con obrera, mientras en **Orthocrema** (fig. 43) la distancia en este sentido es considerable, lo que consideramos como un fenómeno secundario, pues las dimensiones de hembra están en evidente desproporción contando obrera como a macho. En **Wasmannia** al lado de las formas sexuales existen obreras monomorfas de tamaño relativamente muy pequeño, variando los detalles según la especie. En **Wasmannia auropunctata** Rog. (fig. 44) el tamaño del macho es casi igual al de la hembra y más grande que el de las formas sexuales de otras dos especies argentinas, mientras las obreras de **W. auropunctata** son relativa y absolutamente más pequeñas. Por eso la distancia entre obrera y hembra en **W. auropunctata** es mucho más grande que en otras especies.

En la tribu **Solenopsidini** el género más primitivo, **Monomorium** (**Notomyrmex**) (fig. 45) se caracteriza por el polimorfismo relativamente muy atenuado. En los géneros más avanzados el panorama es muy variable. En **Solenopsis saevissima** F. Sm. el dimorfismo sexual es bastante acentuado, las obreras forman una serie de las formas de transición entre máximas y mínimas, siendo las primeras muy parecidas a la hembra (fig. 49).

En **Solenopsis wasmanni** Emery y la cadena de las for-

(69) Bruch, C.— Rev. Mus. La Plata, 1931, 33:31-55 (1. c.). En este caso las antenas son más parecidas a las de una obrera (el género carece de obreras propias) de una hormiga con el escapo largo y funículo relativamente espeso. En hembra, lo que es muy raro, las antenas son más largas y más finas. Además la cabeza de **Bruchomyrma** hembra, parecida a la de **Eriopheidole** hembra (Kusnezov, Mem. Mus. de Entre Ríos, 1951, N° 29, 1. c.) Todo conjunto de los caracteres morfológicos y biológicos representa un fenómeno excepcional.

mas de transición entre las obreras máximas y mínimas ya está interrumpida (fig. 48). Se puede encontrar de un lado soldados, que corresponden a las obreras máximas y cuya cabeza tiene las proporciones exageradas (fig. 21; observar antenas y ojos desproporcionadamente pequeños), de otro obreras, muy pequeñas y poco variables, siendo el intervalo entre los extremos muy ancho. En fin llegamos a la etapa más avanzada, representada por **Solenopsis clytemnestra** Em. (fig. 46) y **S. patagónica** Em. (fig. 47), donde ya no hay ni obreras máximas, ni tampoco soldados, siendo las colonias representadas por los individuos sexuales relativamente grandes y las obreras, que son relativa y absolutamente muy pequeñas. La misma tendencia hacia ensanchamiento de la distancia que separa las formas sexuales de obreras se la observa en otros géneros de Solenopsidini. En **Carebarella** (fig. 50), donde las obreras son de tamaño muy pequeño, las dimensiones relativas de hembra (en comparación con macho) permitan pensar en el aumento filogenético del tamaño de la última, que es un fenómeno para los géneros exóticos **Carebara** y **Erebomyrma**. Algo parecido se observa en **Oligomyrmex** (fig. 51) con la diferencia que en este género encontramos además de hembras, machos y obreras también **dinergatoginas** a primera vista muy parecidas a soldados.

Con todo esto la evolución de polimorfismo no se termina todavía. Su última etapa la encontramos en los géneros **Labauchena** y **Paranamyrma**, dos géneros que carecen de obreras propios, teniendo solamente machos y hembras (fig. 60, 61, 65). Son parásitos sociales, representando **Paranamyrma** rasgos morfológicos de la etapa más avanzada aún en comparación con **Labauchena**. El dimorfismo sexual es en **Paranamyrma** menos acentuado que en **Labauchena** (ver fig. 52 a y b) y en esta última menos que en el género **Solenopsis**.

Tenemos entonces dentro de la tribu **Solenopsidini** dos fenómenos de importancia, es decir, por un lado evolución del polimorfismo de la casta obrera desde monomorfismo primario a través de polimorfismo bien desarrollado y monomorfismo secundario hasta la desaparición completa de la casta obrera, y por otro la evolución del dimorfismo sexual, con las etapas inicial y terminal caracterizadas por el dimorfismo más o menos atenuado y las etapas de transición con el dimorfismo sexual relativamente acentuado.

En la tribu **Cephalotini** tres géneros, es decir, **Procryptocerus**, **Cephalotes** y **Zacryptocerus** tienen obreras monomorfas y solamente el género **Paracryptocerus** manifiesta el grado superior de su diferenciación, la cual alcanza su máximo en el subgénero **Cyathomyrmex** Creighton, donde la cabeza de soldado, bien distinto de obreras normales, tiene el frente en forma de un platillo con la impresión ancha mediana, bordeada por todos lados por una lamella continua y levantada sobre el plano del

frente. El dimorfismo sexual es bastante acentuado en **Cephalotes** y **Paracryptocerus**.

La tribu **Attini** manifiesta los siguientes fenómenos en lo que se refiere a polimorfismo. Primero, el dimorfismo sexual es más acentuado se encuentra solamente en los géneros relativamente primitivos, como **Apterostigma**, **Myrmicocrypta** y **Descolemyrma**, siendo atenuado en los géneros más evolucionados, lo que se manifiesta particularmente en la conformación de las antenas (ver arriba) hasta llegar a su mínimo en el género **Pseudoatta** (fig. 54), donde aún la cantidad de los segmentos antenales es la misma en hembra y en macho (11) es decir, la cantidad normal para hembra y obrera en **Attini**. Segundo, la casta obrera en la mayoría de los géneros es monomorfa o poco variable (fig. 53, **Cyphomyrmex**). Recién en algunas especies del género **Acromyrmex** las obreras son un poco más variables y solamente el género **Atta** tiene las obreras no muy polimorfas, sin embargo con todas las formas de transición entre los extremos (70) (fig. 55).

Entre las hormigas de la Argentina el grado de la diferenciación de la casta obrera en **Atta** es comparable solamente con algunas especies de **Eciton**. El polimorfismo de obreras en **Atta** (fig. 90) está relacionado con la división de trabajo (71).

Las etapas ulteriores del desarrollo del polimorfismo de obreras, comparables con las correspondientes a **Solenopsis wasmanni** o **S. clytemnestra** (ver arriba, fig. 46 y 47) no son conocidos en la tribu **Attini**. En este sentido tenemos un intervalo grande entre **Atta** y **Pseudoatta** (fig. 54 y 55).

Dolichoderinae. En la subfamilia **Dolichoderinae** son bien acentuados tanto el dimorfismo sexual, como la diferencia entre hembra y obrera. No se observan las tendencias hacia la disminución de dimorfismo sexual, teniendo el fenómeno más bien carácter fluctuante (ver arriba fig. 34 y 35). Los machos siempre tienen el tamaño inferior en comparación con las hembras correspondientes, siendo distinta también la conformación del cuerpo. Ya hemos discutido el dimorfismo sexual en lo que se refiere a los palpos, antenas y la nervadura de alas. No hay tendencias progresivas, sino variaciones particulares, cada vez distintas. Las obreras son por lo general monomorfas o poco variables. En otros casos (**Forelius**) la amplitud de las variaciones puede ser bastante amplia y sin embargo no se forman las subcastas en forma más o menos distinta. En este sentido solamente el género **Azteca**, donde las obreras mayores tienen la confor-

(70) Sería interesante estudiar estadísticamente el material abundante referente a este género con el fin de obtener las curvas de variación.

(71) Stahel, G. & Geijskes, D.C.— Ueber den Bau der Nester von **Atta cephalotes** L. und **Atta sexdens** L.— Rev. de Ent., 1939, 10: 27-78 con 26 láminas.

mación particular de su cabeza, representa cierta excepción, sin llegar a los extremos comparables con los de **Dorylinae** o **Myrmicinae**.

Formicinae. El dimorfismo sexual es relativamente poco acentuado, menos, que, por ejemplo, en **Pheidole**, **Solenopsis**, **Odontomachus**, etc. La diferencia de tamaño entre hembra y macho representa un fenómeno fluctuante, sin manifestar las tendencias progresivas. Sin embargo, es menor en **Lasiophanes** que en **Camponotus** y **Myrmelachista** y en estos dos últimos que en **Prenelepis** y **Brachymyrmex**. En oposición a otras subfamilias, las antenas de macho siempre tienen escape más o menos largo. En otras subfamilias solamente algunos géneros de **Myrmicini** tienen el mismo carácter, el cual, entonces, ha aparecido en forma independiente en dos ramas filogenéticas distintas.

Las obreras en la subfamilia **Formicinae** son o monomorfas (**Lasiophanes**, **Brachymyrmex**, **Prenelepis**), o poco variables (**Myrmelachista**) y solamente en **Camponotus** alcanzan relativamente alto grado de su diferenciación, de modo que en ciertos casos se puede hablar de soldados, cuya cabeza es relativamente grande teniendo una conformación particular (72).

Sin embargo, aun en caso de **Camponotus** las formas extremas son unidas por una cadena de las formas de transición de modo que no se ven las discontinuidades, tan típicas para **Pheidole** y algunas especies de **Solenopsis**.

Tanto en **Formicinae** como en **Dolichoderinae** el grado máximo de diferenciación de la casta obrera es mucho inferior en comparación con lo que se observa en los casos extremos en la subfamilia **Myrmicinae**, la cual debe ser considerada consecuencia como más avanzada en este sentido.

LA DIFERENCIA DE TAMAÑO ENTRE HEMBRAS Y MACHOS Y LAS RELACIONES CUANTITATIVAS ENTRE LOS SEXOS

Observada las hormigas tanto dentro de sus nidos como durante el vuelo nupcial o cuando las formas sexuales vuelan atraídas por la luz se puede ver, que las relaciones cuantitativas entre los sexos no son fijas, variando según especies o grupos superiores y aún casos particulares dentro de la misma especie. Lo último hemos podido observar con respecto a **Acromyrmex lundi** Guér. durante sus vuelos nupciales en el Jardín del Instituto Miguel Lillo en los años 1948, 1950 y 1951. Las canti-

(72) Se trata del subgénero **Pseudocolobopsis**, que se encuentra como un elemento relativamente raro en las regiones húmedas del Norte de la Argentina. El subgénero **Colobopsis** no tiene su representación en la fauna argentina.

Kusnezov, N.— El género **Camponotus** en la Argentina— Acta Zool. Lilloana 1951, 12:183-252.

idades contadas de los individuos fueron 311, 2930 y 3508 con el porcentaje de machos de 47%, 57% y 76% respectivamente (73).

Un estudio estadístico necesita mucho material para poder sacar las conclusiones definitivas, porque, como es lógico cuando se trata de los fenómenos de la vida, siempre existen distintas complicaciones que oscurecen el panorama. Entre ellas mencionaremos las siguientes. Primero la reproducción especializada de las formas sexuales, cuando unos nidos producen más individuos de sexo femenino y otros de sexo masculino. En casos particulares es posible encontrar en los nidos o solo machos o solo hembras (74).

La reproducción de las formas sexuales puede tener carácter alternativo, con diferencias en este sentido entre las colonias vecinas de la misma especie, lo que impide o por lo menos dificulta la cópula de los parientes (adelfogamia) con sus consecuencias positivas para la vitalidad de una especie. Este fenómeno se lo observa, por ejemplo, en *Solenopsis saevissima* F. Sm. en el Norte de la Argentina. Segundo, en algunos casos hemos podido constatar el fenómeno de protoginia, cuando antes aparecen las hembras y recién después los machos. En cinco casos, al excavar los nidos de *Solenopsis (Oedaleocerus) angulatus* Emery hemos encontrado al lado de las hembras jóvenes solamente las ninfas de machos. Tercero, se encuentran las variaciones locales y temporarias difíciles para explicar por ahora. Por ejemplo, observando *Myrmelachista* en la misma época del año (invierno) en Formosa en el año 1948 y en la provincias de Entre Ríos en el año 1950 hemos encontrado las proporciones muy distintas de machos y hembras; en Formosa en 8 colonias fueron encontrados 51 hembras y 112 machos y en Entre Ríos 28 hembras y un sólo macho. Evidentemente es necesario disponer de material mucho más abundante para poder aclarar el asunto. Cuarto, en algunos casos no es exclusiva la posibilidad de partenogenesis, por lo menos en forma facultativa. En las colonias de *Wasmannia auropunctata* Rog. (14 colonias) hemos encontrado sólo hembras y ni un sólo macho. Pocos individuos masculinos fueron encontrados volando y solamente en Misiones. En otra especie de este género *Wasmannia sulcaticeps* Emery los machos son comunes.

(73) Detalles en: Kusnezov, N.- Vuelo nupcial en *Acromyrmex lundi* Guér. (inédito). L

(74) Kusnezov, N.- Sobre la reproducción de las formas sexuales en *Solenopsis patagónica* Emery.- Acta Zool. Lilloana, 1949, 8: 281—290.

Marcus, H.- Como las hormigas evitan el incesto. —Folia Universitaria, Cochabamba, 1949, 3: 95—96 y 1950, 4: 78—80.

Consani, M.- Formiche dell 'Africa Orientale.- Boll. Inst. Entom. de la Univ. Bologna, 1951, 18: 167—172 (en este caso se trata de *Aneleus politus* Sants.).

A pesar de todo eso el material reunido en el cuadro N° 9, sugiere ciertas ideas con respecto a la importancia biológica de la diferencia de tamaño entre hembra y macho.

CUADRO N° 9.

RELACIONES CUANTITATIVAS DE LOS SEXOS EN
ALGUNOS GRUPOS DE LAS HORMIGAS
DE LA ARGENTINA (75)

UNIDADES SISTEMATICAS	Cantidad de los casos	N1	N2	N2
		100		
		N1		
<i>Pseudomyrma flavidula</i> F. Sm.	30	313	153	49
<i>Pogonomyrmex</i> distintas especies	61	367	186	51
<i>Crematogaster</i> , dist. esp.	11	572	267	47
<i>Cephalotes atratus</i> L.	1	794	636	80
<i>Monomorium (Notomyrmex)</i> (76)	13	168	84	50
<i>Solenopsis clytemanestra</i> Em.	40	3090	2381	77
» <i>patagónica</i> Em.	44	1144	871	76
» sp. (vuelo) (77)	2	1662	1646	99
<i>Acromyrmex lundii</i> Guér.	3	6649	4405	67
<i>Mycetophylax emeryi</i> For.	9	1046	979	93
<i>Conomyrma</i> distintas especies	24	752	593	78
<i>Lasiophanes</i>	21	110	64	58
<i>Myrmelachista</i>	15	192	113	59
<i>Brachymyrmex</i>	26	869	687	79
<i>Camponotus</i>	56	680	472	69
<i>Prenolepis</i>	16	428	305	71

El material es muy escaso (en total 18.836 ejemplares) y por eso nuestras conclusiones tienen carácter provisorio. A base del cuadro N° 9, es posible decir, que: 1° existen casos cuando ambos sexos son representados por aproximadamente igual cantidad de individuos y otros casos cuando cuantitativamente predomina machos, 2° en casos de la dominancia de machos los últimos tienen el tamaño inferior en comparación con sus respectivas hembras (*Cephalotes*, *Solenopsis*, *Conomyrma*, *Brachymyrmex*), 3° en casos de relativamente poca diferencia de

(75) N1 significa el número total de los individuos, N2 el número de machos.

(76) Se trata de *M. denticulatum* Mayr. En otra especie, *M. bidentatum* Mayr, que es más especializada, la relación es 74% machos y 26% hembras (N1 — 782).

(77) Cada uno de dos casos dió el mismo porcentaje de machos. Son las especies pequeñas del subgénero. *Diplorhoptrum*. En *Solenopsis saevissima* abundan tanto machos como hembras.

tamaño, la dominación de machos es atenuada (**Acromyrmex**, **Camponotus**), 4º en los grupos más primitivos las cantidades son aproximadamente iguales (**Pseudomyrma** (78), **Pogonomyrmex**); siendo la predominancia el fenómeno propio para los grupos más evolucoïnados.

Las razones biológicas del fenómeno pueden ser las siguientes: Para comunidades de hormigas los machos sirven como elementos generativos, portadores de las cualidades hereditarias y sus cambios volitivos. Produciendo mayor número de individuos con los mismos gastos de material una especie puede tener ciertas ventajas en la lucha por su existencia, elaborando con mayor facilidad nuevos y útiles caracteres. La tendencia representa seguramente un fenómeno secundario. No la encontramos, por ejemplo, ni en **Monomorium** (**Notomyrmex**) ni tampoco en **Solenopsis saevissima**, las cuales a base de toda evidencia morfológica debe ser considerada como menos avanzada en comparación con **S. clytemnestra** y **S. patagónica**, donde los machos predominan.

Solenopsis clytemnestra es una especie arborícola, así como especies de **Pseudomyrma**, de modo que es fácil juntar colonias enteras sin dejar escapar a muchos individuos. Por eso y por la relativa abundancia del material juntado el porcentaje elevado de machos en esta especie debe corresponder bien a la realidad.

La tendencia hacia la reproducción de los machos pequeños en mayores cantidades no tienen y no puede tener carácter universal. No la manifiestan, por ejemplo, **Acromyrmex** y **Atta** (se puede afirmar lo último a base de las observaciones visuales sin disponer de material numérico). Es lógico porque existen muchas combinaciones de factores que conducen al éxito en la lucha por la existencia. Cierta primitivismo de unos caracteres puede ser compensado por otros, bien desarrollados. Ya hemos visto en el capítulo dedicado a los caracteres morfológicos, que cada grupo se caracteriza por una combinación de los caracteres tanto primitivos como secundarios. Los modales de evolución son muy distintos.

(78) A pesar de que la cantidad absoluta de individuos es muy limitada en caso de **Pseudomyrmex**, la relación cuantitativa tiene que ser considerada como bastante precisa. Estas hormigas viven en las ramitas huecas y cortando la ramita basta soplar en un extremo y colocar el tubo con alcohol frente del extremo opuesto para obtener en seguida toda la población, adultos y su cría. En este sentido las hormigas terrícolas son más difíciles, especialmente las de tamaño más grande, que escapan con gran facilidad.

LAS HEMBRAS APTERAS

Las hembras ápteras como un fenómeno normal se encuentran esporádicamente en las subfamilias: **Ponerinae (Dinoponera)**, **Cerapachyinae (Acanthostichus)**, **Dorylinae (Eciton)** y **Myrmicinae** (algunas especies de **Pogonomyrmex** y como una excepción en **Solenopsis granívora**. Este último caso es particularmente interesante, porque las obreras de **S. granívora** son muy parecidas a las de **S. nigella** Emery, siendo ambas especies íntimamente emparentadas, encontrándose en las mismas regiones de la Argentina. Sin embargo **S. nigella** tiene la hembra de tipo normal con alas mientras en la hembra de **S. granívora** no se ven ni aún huellas de las inserciones alares y las antenas, como rara excepción en el género **Solenopsis** se componen de solo 10 segmentos. En otros sentidos es una hembra normal, con los ocelos bien desarrollados y no una ergatogina o dinergatogina, donde los ocelos se reducen hasta en casos particulares su desaparición completa (79).

Tenemos probablemente un caso del cambio brusco del rumbo de evolución relacionada con la transformación morfológica de hembra y adaptación de la especie al menos de vida en calidad de una hormiga granívora. Realmente los depósitos de semilla han sido hallados en las cámaras subterráneas de sus nidos (Suncho, prov. de Catamarca).

Ya los hechos arriba mencionados permiten concluir que el apterismo de hembras ha aparecido en distintas partes de la familia en forma independiente.

No siempre el apterismo significa grandes cambios en otras estructuras morfológicas. La hembra de **Dinoponera** (80) representa más bien una obrera feminizada (ginecoide) de una fecundidad muy limitada.

La hembra en el género **Eciton** representa otro extremo, siendo muy distinta de obrera (dimensiones mucho más grandes, otra conformación del peciolo, que se compone de un solo segmento en lugar de dos en obrera, etc.) (81).

En **Acanthostichus** las hembras son hasta el cierto grado parecidas a las de **Eciton**, sin embargo absoluta y relativamente menos grandes, representando la etapa menos avanzada del proceso, cuya etapa más evolucionada representa la hembra de **Eciton**. Es necesario anotar que las hembras tanto de **Acanthostichus** como **Eciton** se difieren por la reducción de sus

(79) La descripción de **S. granívora** será publicada en otro lugar.

(80) Descripción en: Borgmeier, Th.- Arch. Inst. Biol. Veget., Río de Janeiro, 1937, 3: 228—229.

(81) Bruch, C.— Las formas femininas de **Eciton** Descripción y redescrpción de algunas especies de la Argentina.— An. Soc. Cient. Arg., 1934, 38: 113—135, con 3 láminas).

ojos, la cual no tiene analogía en otros grupos de hormigas. En **Acanthostichus laticornis** var. **obscuridens** Sants. la hembra dictadiforme tiene los ojos pequeños y tres depresiones en lugar de los ocelos (82).

Este hecho es muy interesante, porque el subgénero **Ctenopyga** del mismo género **Acanthostichus** con dos especies norteamericanas tiene las hembras normales con alas (83). Probablemente tenemos una analogía con lo que se observa en **Solenopsis nigella** y **S. granívora**. Estos dos hechos indican, que los cambios esenciales en la morfología de la hembra pueden realizarse dentro de un género, produciendo las hembras ápteras al lado de las normales, aladas en género o aún en una especie vecina (caso de **Solenopsis granívora**). Algo parecido observamos en el género **Pogonomyrmex**.

Por lo general las hembras en **Pogonomyrmex** son normales, aladas. Solamente en dos especies argentinas, es decir **Pogonomyrmex cunicularius** Mayr y **P. laticeps** Sants., las hembras normales son sustituidas por ergatoginas (84). Las especies son muy distantes entre sí y seguramente han adquirido las ergatoginas en forma independiente. Ambas especies son muy abundantes dentro de sus áreas, de modo, que evidentemente la falta de las hembras normales no afecta su vitalidad en forma negativa. Basándose sobre **Pogonomyrmex laticeps** se podría suponer también, que la substitución de las hembras normales por ergatoginas contribuye a la restricción de su área. Efectivamente, el área de esta especie es muy limitada, ocupando solo una pequeña parte del territorio de la provincia de Catamarca (valle del río Santa María entre Cafayate y Santa María) y además la especie vive solamente en los lugares con el suelo fino arenoso y no se encuentra en los lugares pedregosos. Sin embargo, **Pogonomyrmex cunicularius**, disponiendo solo de ergatoginas ocupa un área muy extensa, que atraviesa las regiones naturales distintas desde bastante húmedas en Misiones, Corrientes y Entre Ríos, hasta muy áridas en las provincias de Catamarca y La Rioja, siendo la única especie dentro de su género, que es ecológicamente polivalente.

No se sabe todavía nada sobre la existencia de las hembras ápteras en los representantes argentinos de **Dolichoderinae**

(82) Bruch, C.— La hembra dictaforme de **Acanthostichus lobicornis** For. var. **obscuridens** Sants.— Rev. Soc. Ent. Arg., 1934, 7: 3—8, figs.

En **Eciton** las hembras tienen los ojos simples, de una sola faceta (como obreras) o aún carecen de ojos.

(83) Creighton, 1950 (l. c., p. 59) expresa sus dudas con respecto al parentesco cercano de **Acanthostichus** s. str. **Ctenopyga**.

(87) Kusnezov, N.— El género **Pogonomyrmex** Mayr, Acta Zool. Lilloana, 1951, 11: 227—233.

y **Formicinae**. Parece que las **tendencias hacia el apterismo** de hembras son **localizadas** en ciertos grupos, más como un fenómeno facultativo (excepto **Eciton**).

LA CANTIDAD DE INDIVIDUOS EN UNA COLONIA Y POLIMORFISMO DE OBRERAS

Se podría pensar, que el grado de polimorfismo de obreras está directamente relacionado con la cantidad de individuos en una colonia. Sin embargo, no es así.

1. **Cephalotes atratus** L. forma colonias compuestas de millares de individuos, siendo la variabilidad de sus obreras muy atenuada, mientras las especies de **Paracryptocerus**, cuyas colonias no exceden ordinariamente pocos centenares de individuos, se diferencian por el desarrollo acentuado de polimorfismo con separación de soldados, bien distintos de sus obreras (especialmente en el subgénero **Cyathomyrmex** Creighton) (85).

2. Los géneros **Acromyrmex** y **Trachymyrmex** (**Attini**) son vecinos, formando el primero colonias muy numerosas y el último las de poca cantidad de individuos. Sin embargo, las obreras en ambos casos son monomorfas, manifestando las de **Acromyrmex** solo un poco mayor de variabilidad individual.

3. Los géneros **Elasmopheidole** y **Pheidole** se caracterizan por obreras monomorfas y soldados con el desarrollo excesivo de su cabeza cuya conformación y dimensiones son aún más exagerados en **Elasmopheidole** que forma colonias de relativamente pocos individuos, mientras en **Pheidole** las colonias pueden ser muy numerosas.

4. Las colonias de algunas especies de **Acromyrmex** (**A. tundi** Guér., **A. striatus** Rog., **A. lobicornis** Em.) pueden ser tan numerosas, como las de **Atta**, mientras solamente en el género **Atta** encontramos el **polimorfismo** de obreras en forma muy acentuada.

5. **Rhizomyrma paramaribensis** Borgm., especie del norte del continente sudamericano, forma colonias que llegan a 10.000.000 de individuos no manifiesta polimorfismo en forma acentuada.

6. **Oligomyrmex** no forma en la Argentina colonias numerosas teniendo al lado de monomorfas y muy pequeñas obre-

(85) Hemos encontrado una colonia de **Cephalotes atratus** en Loreto, Misiones, situada en un tronco juntando más de 2000 individuos y estimando toda la población en unos 6500 individuos, entre ellos 5000 obreras, 1300 machos y 200 hembras.

(86) Buenzli, G. H.— Untersuchungen ueber coccidophile Ameisen aus den Kaffeefeldern von Surinam.— Mitt. Schw. Ent. Ges., 1935, 16: 453—593.

ras también dinergátoginas, que tienen aspecto de soldados (87).

7. Las colonias numerosas de *Solenopsis clytemnestra* Em. tienen las obreras monomorfas, mientras en las colonias de *Solenopsis granívora* Kusnezov encontramos al lado de las obreras monomorfas también los soldados en una proporción 1 soldado a 14 obreras.

Llegamos a la conclusión, de que el polimorfismo de las obreras no es una función de la cantidad de individuos en una colonia, sino más bien representa una de las manifestaciones de las potencialidades intrínsecas a veces propias para los grupos superiores (géneros, como en caso de *Elasmopheidole* y *Pheidole*), a veces variables según la especie del género *Solenopsis*) sin relación directa con las dimensiones de las colonias individuales.

Lo que es cierto es que el polimorfismo de obreras es un fenómeno propio para las subfamilias superiores, pudiendo ser considerado como una de las adquisiciones ulteriores (88).

“SOLDADOS” EN LAS COLONIAS DE HORMIGAS

Los soldados, es decir, las obreras mayores de tamaño con la conformación particular de su cuerpo, se encuentran en distintas subfamilias, a saber, en *Dorylinae* (por ejemplo, *Eciton dulcius* Forel cuyos soldados tienen mandíbulas en forma de ganchos), *Myrmicinae* (todas las especies de *Elasmopheidole* y *Pheidole*, algunas especies de *Solenopsis*, *Oligomyrmex*, *Paracryptocerus*, *Atta*) y *Formicinae* (algunas especies de *Camponotus*).

Tenemos razones para concluir que soldado como forma particular de obrera ha aparecido en la familia *Formicidae* repetidas veces en forma independiente.

El papel biológico de soldados es distinto en diferentes casos siendo la palabra misma “soldado” poco adecuada. En algunos casos se trata realmente de los soldados, que defienden la colonia de los invasores. Por ejemplo, en Misiones, los soldados de *Atta sexdens* L. ni cortan hojas ni tampoco las acarrear al nido, como lo hacen las obreras, saliendo del interior cuando los nidos están molestados. Están armados de fuertes mandíbulas, las que necesitan el correspondiente desarrollo de su musculatura lo que a su turno tiene que afectar la conformación de la cabeza, desproporcionadamente grande en comparación con el cuerpo.

En otros casos las funciones de soldados pueden desemi-

(87) Kusnezov, N.— Dinergátogina en *Oligomyrmex bruchi* Sants.— Rev. Soc. Ent. Arg., 1951, 15: 177—181.

(88) Sin embargo, en una ponerina del Norte de la Argentina, —*Neoponera crenata* Rog. la variabilidad de tamaño alcanza una amplitud considerable de modo, que ya se puede decir que hay obreras mayores y menores.

peñar las obreras mismas, atacando a los enemigos (**Azteca**, **Solenopsis saevissima**). En **Eciton** todas las obreras son soldados en este sentido especialmente las de **Eciton praedator** F. Em. Los ejércitos que forman las "obreras" de esta especie atacan a cualquier ser vivo, que encuentran en su camino y todas grandes y pequeñas sin distinción atacan a un agresor al ser el nido molestado.

En hormigas granívoras (**Elasmopheidole**, **Pheidole**, **Solenopsis granivora**) los "soldados" sirven más bien como molinos vivos triturando semillas y no como defensores de la colonia, siendo bastante tímidos. Puede ser por eso el porcentaje de soldados en el género **Pheidole** ser distinto en las especies cazadoras y las granívoras como se ve en el cuadro N^o 10.

CUADRO N^o 10.

**OBRRERAS Y SOLDADOS EN DISTINTAS ESPECIES
DE PHEIDOLE**

ESPECIES	a/		N2
	N1	N2	100 N1
A. ESPECIES CAZADORAS			
Pheidole bergi Mayr	1787	469	26,2
» fallax Mayr	3579	662	18,5
» triconstricta For.	2003	562	28,5
» radoszkowskii Mayr	1713	416	24,3
» nitidula Emery	4180	836	20,0
	Promedio		22,2
B. ESPECIES GRANIVORAS			
Pheidole scapulata Sants.	1750	74	4,2
» spininodis Mayr	1653	160	9,7
	Promedio		6,8
C. OTRAS ESPECIES			
Pheidole obtusopilosa Mayr	2753	131	4,7
» cornutula Emery	1684	88	5,2
» fimbriata Rog.	674	106	15,7
» gr. flavens Rog.	1620	257	15,9

En **Elasmopheidole** el porcentaje de soldados es igual a 14,3 %.

Se ve considerable diferencia entre cazadores y granívoras. El porcentaje relativamente reducido en caso de **P. fallax** parece no es una casualidad. Siendo morfológicamente muy parecida a **P. bergi**, esta especie es mucho menos activa en calidad de una cazadora. Aún **Pheidole radoszkowskii**, que es una

especie de tamaño individual mucho más pequeño en comparación con *P. fallax*, es más avanzada en este sentido, a pesar de que sus caracteres morfológicos manifiestan menor especialización (89).

Este hecho representa una de las comprobaciones de que no existe simple correlación entre estructuras morfológicas y el grado de su especialización, por un lado y el modo de vida por el otro, (la discusión ulterior ver en el capítulo "Modos y formas de vida").

EL GRADO DE DESARROLLO DE POLIMORFISMO EN DISTINTAS SUBFAMILIAS

Tomando en consideración la diversidad de las manifestaciones de polimorfismo se puede ordenar las siete subfamilias representadas en la Argentina en forma siguiente.

1. *Pseudomyrmacinae*. El dimorfismo sexual no es muy acentuado. Las obreras monomorfas y muy parecidas a las hembras las cuales son siempre aladas. Es la única subfamilia en la Argentina, donde las obreras tiene ojos grandes tanto como en hembra y además tres ocelos.

2. *Cerapachyinae*. El dimorfismo sexual es atenuado. Las obreras monomorfas o poco variables, mucho menores en comparación con sus hembras, las cuales son ápteras.

3. *Ponerinae*. El dimorfismo sexual en unos casos acentuado en otros atenuado, en general más desarrollado que en dos subfamilias anteriores. Hembras aladas, rara vez ápteras. Obreras monomorfas parecidas a las hembras, rara vez poco variable.

4. *Dorylinae*. El desarrollo extremo del dimorfismo sexual, conservando el último siempre el mismo tipo, es decir, con los machos alados y hembras ápteras. Obreras ordinariamente variables de tamaño a veces transformadas en soldados, siempre muy distintas de sus hembras.

5. *Dolichoderinae*. El desarrollo del dimorfismo sexual variable, hasta llegar en casos particulares al bien acentuado

(89) Una vez hemos juntado individuos de *P. fallax* y *P. radoszkowskii* con aspirador, estando las hormigas dentro del aparato durante pocos minutos. En seguida empezaron a pelear. Los resultados de la pelea eran los siguientes. *Pheidole fallax*, soldados, 4,— todos cortados, obreras 20, de las cuales 10 cortadas y 10 intactas. *P. radoszkowskii*, soldados —23, todos intactos; obreras 1 cortada y 32 intactas. La cantidad más de doble en caso de *radoszkowskii* podría ser compensada por mayor tamaño individual de *fallax*. Sin embargo los resultados no dejan dudas que como un peleador *P. radoszkowskii* es una especie más fuerte, lo que comprueban además los datos referentes a su abundancia en el ambiente correspondiente (es una especie mesófila).

(antenas y especialmente alas). Obreras mono o polimorfas, en el último caso ordinariamente sin separación de subcastas.

6. **Formicinae**. Dimorfismo sexual variable, como en **Dolichoderinae**. Obreras mono— o polimorfas, en casos extremos con la separación neta de soldados.

7. **Myrmicinae**. El desarrollo máximo de polimorfismo en sus diferentes formas.

Las **Pseudomyrminae**, **Cerapachyinae** y **Dorylinae** son bastante homogéneas en general y muy homogéneas en la Argentina (cada vez un solo género).

Por eso solo estas familias no pueden caracterizarse por gran desarrollo de polimorfismo. La subfamilia **Ponerinae**, bastante bien diferenciado en otros sentidos, (90) no nos da ejemplos de gran desarrollo de polimorfismo, excepto dimorfismo sexual.

La evolución de la subfamilia **Ponerinae** tomó su camino propio sin especializaciones particulares, como las tienen **Acanthostichus** y **Pseudomyrma** y sin adquirir la capacidad de una multiplicación intensa, como se lo ve en **Eciton**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae**. Las **Ponerinae** argentinas siempre forman colonias relativamente poco numerosas y excepto pocos casos viven en el ambiente favorable estable manifestando muy limitada adaptabilidad a las condiciones naturales adversas. Cierta progresión de las estructuras morfológicas no ha sido acompañado por el desarrollo de otros caracteres que hacen más fácil la lucha por la existencia.

Dolichoderinae y **Formicinae** no son muy especializados morfológicamente y su dominancia en la Argentina depende de otros factores, uno de los cuales es seguramente la intensidad de su multiplicación, que hasta cierto grado permite contrarrestar la influencia de las adversidades naturales. Solamente la subfamilia **Myrmicinae** logró desarrollar los fenómenos de polimorfismo en forma muy completa, desde las etapas primitivas (en **Pogonomyrmex**) hasta las "cumbres" del desarrollo en este sentido en los parásitos sociales.

DIMORFISMO SEXUAL EN LOS PARASITOS SOCIALES

Los siguientes géneros figuran en la lista de las hormigas de la Argentina como parásitos sociales, que carecen de obre-

(90) Basta recordar la conformación de palpos y antenas. Además en la conformación de la cabeza especialmente en la tribu autóctona **Ectatommi** se puede ver los rasgos de una especialización bastante avanzada. En **Typholomyrmex** se ve tanto la diferenciación avanzada del funículo y la conformación de la parte anterior de la cabeza, más parecida al de los representantes de la subfamilia **Myrmicinae**, que a otras **Ponerinae** así como a **Acanthostichus**, **Eciton** y **Pseudomyrma**.

ras propias y viven en los nidos de otras hormigas: **Eriopheidole**, **Gallardomyrma**, **Bruchomyrma**, **Labauchena**, **Paranamyрма** y **Pseudoatta**.

Los parásitos sociales son emparentados con sus huéspedes.

Eriopheidole symbiotica Kusnezov fué encontrada en una colonia de **Pheidole obscurior** For. (91), **Gallardomyrma argentina** Bruch debajo de una piedra, en medio de una colonia de **Pheidole nitidula** Emery, **Bruchomyrma acutidens** Santschi junto con **Pheidole nitidula strobeli** Santschi, dos especies de de **Labauchena** junto con **Solenopsis saevissima** F. Sm., **Paranamyрма solenopsisidis** Kusnezov en una colonia de **Solenopsis clytemnestra** Emery, que se anida en las ramas huecas de árboles (en este caso en la de "ceibo", **Erythrina, crista galli**), mientras **Pseudoatta** está asociada con **Acromyrmex** (92).

No es una excepción propia para las hormigas de la Argentina, pues lo mismo se observa en otras partes del mundo. Cada vez los parásitos sociales son emparentados con sus huéspedes, representando derivados secundarios de los últimos.

En lo que se refiere al dimorfismo sexual llama la atención el hecho, de que en los parásitos sociales se observa atenuación de las diferencias de los caracteres sexuales secundarios (ver arriba), de modo, que la morfología de macho se acerca hasta cierto grado de la hembra. Observamos el fenómeno de la "feminización" secundaria en macho. Las causas de este fenómeno no están todavía claras. El hecho de que el dimorfismo sexual es relativamente acentuado en los grupos primitivos (**Ponerinae**), siendo más o menos atenuado en las superiores, de modo que cada vez los caracteres sexuales secundarios de macho se acercan a los de hembra y no al revés sugiere la idea de que existe en la familia Formicidae cierta tendencia hacia la reducción de la diferencia de los caracteres sexuales secundarios, que se realiza en forma diferencial en distintos grupos. Ciertamente es también, que el proceso de la atenuación del dimorfismo sexual manifiestan mayor progreso precisamente en los parásitos sociales y no en los grupos "normales" con obreras y con diferenciación de las funciones entre los miembros de una colonia. Como ya hemos dicho antes, en casos normales, las funciones biológicas son bien diferenciadas, desempeñando los machos únicamente el papel generativo sin participar en la vida cotidiana de la colonia,

(91) Kusnezov, N.— 1. c., Mem. Mus. Entre Ríos, 1951, Nº 29.

(92) Bruch, C.— Miscelánea mirmecológica.— An. Mus. Nac. Hist. Nat. Bs. Aires, 1928, 34: 341—360 (**Pseudoatta**, pp. 341—345).

Bruch, C.— Rev. Mus. La Plata, 1931, 33: 31—55 (**Bruchomyrma**).

Bruch, C.— Rev. Soc. Ent. Arg., 1930, Nº 13, pp. 73—80 (**Labauchena daguerrei** Sants.).

Bruch, C.— Rev. Mus. La Plata, 1932, 33: 271—275 (**Gallardomyrma**).

con la consecuencia de que los factores de selección pueden ejercer la influencia diferencial sobre cada uno de los sexos. Por eso los modales de evolución pueden ser muy distintos y el dimorfismo sexual acentuado.

Con la evolución de la vida social las hormigas adquieren mayores posibilidades para atenuar la influencia de los factores ambientales sobre las formas sexuales e igualar la situación de hembras y machos en este sentido. Los parásitos sociales representan un caso extremo porque ambos sexos viven en el mismo ambiente de modo que al lado de la divergencia de los sexos puede realizarse la evolución convergente del dimorfismo sexual sin mayores obstáculos exteriores. Porque en este caso predomina la tendencia hacia la atenuación del dimorfismo sexual no está todavía claro y el problema necesita un estudio ulterior a base de material más abundante y observaciones más precisas. (93)

Ecología

Las formas **ecológicamente primitivas**, por definición, carecen de las adaptaciones especiales, que las permitirían contrarrestar las adversidades del ambiente. Estas formas tienen que vivir en un ambiente **relativamente favorable** y **más o menos constante**, sin bruscos cambios de amplitudes considerables. El ambiente favorable es un ambiente donde los valores de los factores exteriores se acercan más o menos a los valores óptimos y nunca llegan a los extremos. Para las hormigas, como insectos relativamente termófilos, tales condiciones se encuentran en los **países tropicales con la vegetación mesófila, sin exceso de humedad y sin sequía**, y con la reducida amplitud anual de la temperatura.

Naturalmente, no todas las formas, que viven en tal ambiente, son primitivas ecológicamente. En las regiones tropicales encontramos gran diversidad de formas, tanto primitivas, como avanzadas. El ambiente mismo crea las condiciones favorables para gran variedad de los "nichos" ecológicos donde caben las formas con las exigencias biológicas muy diferentes. Por eso las regiones tropicales con la vegetación mesófila (ordinariamente bosque o selva) tienen faunas y floras muy ricas de especies y gran diversidad de las formas de vida, las cuales manifiestan muy distintos niveles de su evolución. Al lado de las formas muy especializadas pueden sobrevivir las formas antiguas con las raíces filogenéticas profundas, a veces como relicto, más o menos raros y con las áreas limitadas, a veces como los elementos subdominantes o aun dominantes.

(93) El caso de *Bruchomyrma* presenta una complicación en este sentido, siendo la diferencia entre macho y hembra bastante grande.

Algunas regiones del Norte de la Argentina (Misiones; parte Este de Formosa y del Chaco, zona boscosa de las provincias del Noreste), así como gran parte del Brasil, de Paraguay, Uruguay y partes de Bolivia son las regiones, donde las condiciones del ambiente son más favorables para los elementos ecológicamente primitivos.

Precisamente para esta zona son más de todo típicas las formas de la subfamilia **Ponerinae**, considerada como una de las más primitivas a base de todos los datos, tanto morfológicos, como bionómicos. Estas hormigas no forman colonias numerosas, no construyen grandes hormigueros y por eso solo son expuestas más a las adversidades naturales, que las hormigas más evolucionadas en este sentido. Entre los 18 géneros de Ponerinae en la Argentina, todos están representados en el ambiente húmedo del Norte y solamente un solo género **Ectatomma** ha podido extender su área afuera de esta zona conquistando exitosamente los terrenos secos. La mayoría de las especies **Ectatomma** son mesófilas. La única especie xerófila es **Ectatomma quadridens** F. Es una hormiga bastante grande (largo del cuerpo 9-10 mm.), de color negro y con los movimientos relativamente rápidos. Es muy común en el Oeste del Chaco, encontrándose además hacia el sur hasta La Rioja y San Luis. Es único representante de su género en la zona árida. Morfológicamente es muy parecida a **Ectatomma opaciventre** Rog., la cual tiene dimensiones un poco mayores y color rojo bastante claro. En otros sentidos ambas especies son muy parecidas de modo que es posible afirmar, que al pasar al otro tipo del ambiente el género (**E. quadridens**) no adquirió ningunos caracteres morfológicos adaptativos.

Las tendencias hacia la conquista de los terrenos áridos las encontramos también en el género **Pseudomyrma**. Las especies argentinas son **arborícolas** y más abundantes en el Norte. De las 15 especies viven en Misiones 8, en Córdoba 5, en Buenos Aires 3, disminuyéndose la cantidad de especies rápidamente hacia el sur. Única excepción entre las especies arborícolas representa **Pseudomyrma denticollis** Em., la cual anida en el suelo y representa una hormiga cazadora, así como **Ectatomma quadridens**. Es común en el Oeste del Chaco y en la zona árida hasta la prov. de La Rioja. El aspecto general de **P. denticollis** es muy parecido a el de **P. mutica** y los caracteres diferenciales carece de valor adaptativo en lo que se refiere al modo de vida terrícola o arborícola. Tenemos entonces una analogía con **Ectatomma** en el sentido de que el género paso al nuevo tipo del ambiente sin adquirir los caracteres morfológicos adaptativos.

En la tribu **Pheidolini** la mayor parte de las especies son mesófilas. Algunas especies del género **Pheidole** han pasado al ambiente árido, desarrollando las formas de vida especia-

lizadas cazadoras o granívoras, cada vez con los caracteres adaptativos (ver en adelante hormigas cazadoras y granívoras). Sin embargo, dentro de la misma forma de vida especializada las diferencias específicas entre las especies del ambiente húmedo o árido pueden carecer de valor adaptativo, como por ejemplo, en el caso de **Pheidole bergi** y **Pheidole fallax**, que son las especies emparentadas, perteneciendo la primera al ambiente relativamente árido y otra al relativamente húmedo.

Las especies cazadoras primitivas de **Pheidole** (grupos **radoszkowskii** y **nitidula**) pertenecen invariablemente al ambiente húmedo, mientras las especializadas viven con preferencia en el ambiente árido (**bergi**, grupo **wofringi** en la Argentina), encontrándose también en el húmedo. Se puede interpretar estos datos en el sentido de que la conquista de los terrenos áridos por las especies de **Pheidole** ha sido acompañado por el desarrollo de las formas de vida especializadas, las cuales únicamente han podido pasar al nuevo tipo del ambiente.

En la tribu **Solenopsidini** el género **Monomorium** (**Notomyrmex**) es más primitivo y al mismo tipo mesófilo. En **Solenopsis**, que es un género más evolucionado hay especies tanto mesófilas, como xerófilas. Las mesófilas viven tanto en el suelo, como en plantas (arborícolas), siendo las xerófilas siempre terrícolas. Tenemos entonces un grupo primitivo, mesófilo, que vive dentro del distrito vegetal, bajo piedras, trozos de madera, en la capa superficial del suelo y dos distintas direcciones de especialización en este sentido, una hacia el modo de vida estrictamente arborícola, y otro hacia el estrictamente terrícola. No existen las diferencias morfológicas entre las especies arborícolas y terrícolas a las cuales se podría atribuir el valor adaptativo. Las obreras pertenecientes a estos dos distintos grupos pueden ser muy parecidas entre sí.

Un caso particular representa el género **Pogonomyrmex**, con sus dos subgéneros, es decir, **Epebomyrmex**, que es más primitivo, y **Pogonomyrmex** s. str., que es más evolucionado. Mientras las especies de **Epebomyrmex** son mesófilas (especialmente las tres especies del Oeste de la Patagonia: **angustus** Mayr, **laevigatus** Sants., **odoratus** Kusnezov), las de **Pogonomyrmex** s. str. son en su mayoría estrictamente xerófilas. Tienen ciertos caracteres adaptativos, que se observan también en otros géneros típicos para el ambiente árido. El más típico es el psamóforo debajo de la cabeza, compuesto de largos pelos setiformes. El mismo fenómeno se lo observa en la Argentina en los géneros **Araucomyrmex** y **Dorymyrmex**, los cuales pertenecen a otra subfamilia. Tenemos entonces uno de los casos de convergencia.

La rama filogenética, representada por el género **Pogonomyrmex**, al pasar al nuevo tipo del ambiente, adquirió los caracteres morfológicos adaptativos.

En la tribus **Attini** todos los géneros excepto los parásitos sociales, son cultivadores de hongos. Los géneros primitivos, como **Apterostigma**, **Myrmicocrypta**, **Mycocepurus**, **Mycetarotes**, etc. son mesófilos, mientras los más avanzados, como **Acromyrmex** y **Atta** viven tanto en el ambiente húmedo como en el árido. Algunas especies son ecológicamente especializadas, otras no. Entre las especializadas se puede mencionar, por ejemplo, **Atta sexdens** L. en Misiones, **Acromyrmex subterraneus** For., **Acr. hispidus** Sants. Las especies no especializadas, es decir, ecológicamente polivalentes, son en la Argentina: **Atta vollenweideri** For. (considerando **saltensis** For. como una subespecie de **vollenweideri**), **Acromyrmex lundii** Guér., **Acr. striarius** Rog. y sobre todo **Acr. lobicornis** Em. Es interesante anotar, que las especies polivalentes son ordinariamente variables, siendo distintas las variaciones relacionadas con distintos tipos del ambiente. Sin embargo las diferencias no tienen adaptativo inmediato, lo que comprueba el hecho de que distintas especies manifiestan distintas tendencias. No se puede decir, que los caracteres se cambian en el mismo sentido en distintas especies. Todo lo contrario, cada una de las especies tiene sus propios modos de microevolución.

Al lado de las especies estrictamente mesófilas, otras especies son tanto mesófilas como xerófilas. Por ejemplo, el mismo **Acromyrmex lobicornis** se encuentra tanto en Misiones como en los alrededores de Zapala en Neuquén o en las partes centrales de la provincia de La Rioja, en un ambiente extremadamente árido. Al mismo tiempo no hay ni una sola especie de **Atta** o **Acromyrmex** que sería exclusivamente xerófila.

Todos estos datos nos dan la idea de la conquista de las áreas áridas por los representantes más evolucionado de la tribu **Attini**.

En realidad no solamente los géneros participan en esta conquista, sino también un grupo particular, perteneciente esencialmente al territorio de la Argentina y representado por **Mycetophylax** y **Paramyctophylax**. Morfológicamente son muy distintos de otros géneros de **Attini**, por tener en el ala anterior la estigma bien desarrollada y la celda radial apenas cerrada o aun abierta. La escultura del cuerpo tiene los caracteres particulares, que no son propios para otras **Attini**. Seguramente es una ramificación lateral del tronco ancestral de **Attini**, cuyas raíces filogenéticas son desconocidas. Mientras **Mycetophylax** es muy común en la zona árida, siendo encontrada también como elemento bastante raro en los lugares abiertos de las regiones húmedas, **Paramyctophylax** se encuentra solamente en la zona árida del Oeste de la Argentina. La abundancia relativa significa que este grupo está bien adaptado a las condiciones del ambiente árido, siendo las formas particulares de la adaptación muy distintas de las de **Atta** y **Acromyrmex**, porque tanto **Myceto-**

phylax, como **Paramycetophylax** carcen de polimorfismo bien acentuado de sus obreras (las obreras del último son casi monomorfas), no forman colonias numerosas y no construyen por eso grandes hormigueros. Las obreras de **Mycetophylax** aguantan bien tanto el calor como la sequía, estando activas también de día durante los meses de verano, acarreando pedacitos vegetales a sus nidos bajo los rayos del sol. La conquista del desierto es para estos dos géneros un hecho realizado ya en los tiempos antiguos, mientras para **Atta** y **Acromyrmex** representa un fenómeno relativamente reciente.

Tenemos entonces dentro de la tribus **Attini** dos distintos modales de adaptación a las condiciones del ambiente árido.

La subfamilia **Dolichoderinae** nos ofrece un panorama bastante complicado. El género **Iridomyrmex** es uno de los más primitivos, tanto en el sentido de su morfología como ecológicamente. Las especies argentinas de esta especie viven en el ambiente relativamente húmedo, siendo estrictamente mesófilas. Los géneros xerófilos: **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius** y **Neoforelius** representan seguramente los derivados del mismo tronco filogénico a que pertenecen, como representantes de una ramificación primitiva las especies argentinas de **Iridomyrmex**. A consecuencia tenemos y en este caso motivos para concluir que en el transcurso de la evolución ha tenido lugar la transición del ambiente relativamente húmedo al árido, acompañada por el desarrollo de los caracteres adaptativos. Como ya hemos mencionado antes, las obreras y hembras en **Araucomyrmex** y **Dorymyrmex** tienen un psamóforo bien desarrollado debajo de la cabeza, así como **Pogonomyrmex** s. str. Además, como hormigas cazadoras, las especies de algunos de estos géneros tienen el cuerpo relativamente muy delgado y las patas largas, lo que facilita sus movimientos rápidos. Sin embargo, aún en este grupo tenemos ciertas diferencias, las cuales permiten concluir, que los caracteres adaptativos, como, por ejemplo, el psamóforo, **no son absolutamente necesarios** para la misma forma de vida, que es en nuestro caso la de la hormiga cazadora. Por ejemplo, las especies de **Conomyrma**, **Forelius** y **Neoforelius** carecen de psamóforo. Las obreras de **Neoforelius** tienen el cuerpo relativamente macizo y patas cortas, corriendo a pesar de eso a una velocidad extraordinaria en comparación con sus dimensiones diminutas. El género **Conomyrma** manifiesta ciertos rasgos morfológicos secundarios en comparación con **Araucomyrmex** y **Dorymyrmex**, especialmente en la nervadura de sus alas, siendo ecológicamente menos xerófilo. Las especies de **Conomyrma** prefieren en la zona árida los lugares relativamente húmedas, donde no viven las especies de **Dorymyrmex**. Su área es mucho más amplia, abarcando la mayor parte de Sud América y hasta una parte de la región neártica, mientras **Araucomyrmex** tiene un área muy limitada en el extremo sur del continente

(Argentina y Chile) y *Dorymyrmex*, bien diferenciado en la Argentina, se encuentra además en el Chaco y en el Altiplano de Bolivia. A base de todos los datos disponibles llegamos a la conclusión de que *Conomyrma* se separó del tronco común con *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex* en una época muy antigua, representando una línea particular del desarrollo, dirigido aparentemente hacia la conquista del ambiente sin extremos acentuados de aridez.

En este sentido tenemos cierta analogía con *Pogonomyrmex* s. str., porque en este último género, al lado de las especies y grupos de especies xerófilas, existen un grupo (el de *P. coarctatus* Mayr), típico para la fauna de la Pampa húmeda (provincias de Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, etc.). Este grupo es casi exclusivamente argentino, con una sola especie (*Pog. marcusi* Kusnezov) en el Altiplano de Bolivia. La diferencia esencial de *Conomyrma* reside en el hecho de que mientras *Conomyrma* esta representado en el sur de Norte América por especies casi idénticas con las argentinas las especies de *Pogonomyrmex* pertenecen en ambas áreas a grupos distintos filogenéticamente.

Nos enfrentamos una vez más con el hecho de que los modales de evolución son distintos y cada género representa sus rasgos particulares.

Una desviación particular entre los derivados del tronco común con *Iridomyrmex* representa en el sentido ecológico el género *Anillidris*, descrito por primera vez a base del material procedente de Misiones y después encontrado en el Brasil. *Anillidris*, como hormiga hipogea (los datos biológicos son, sin embargo, muy escasos), que ocupa un nicho ecológico libre en el mismo ambiente mesófilo donde vive *Iridomyrmex*.

Finalmente, tenemos dos géneros más, *Dolichoderus* y *Azteca*, cuyas especies argentinas son estrictamente arborícolas, sin manifestar ninguna tendencia hacia la conquista de otros tipos del ambiente. Muy probable, que *Azteca* representa así como los géneros arriba mencionados una de las ramificaciones del antiguo tronco parecido a *Iridomyrmex* actual, mientras *Dolichoderus* ocupa en la fauna de la Argentina una posición aislada.

Tenemos entonces para las *Dolichoderinae* argentinas, excepto *Dolichoderus*, distintas direcciones del desarrollo aparentemente adaptativo, las cuales determinaron la conquista de distintos tipos del ambiente, desde muy árido hasta relativamente húmedo, acompañado por la formación de las formas de vida especializadas (ver en adelante).

En la subfamilia *Formicinae* el más interesante desde el punto de vista ecológico es el género *Camponotus*. Se observa

la **mayor diversidad** de subgéneros y especies de **Camponotus** en la parte tropical de Sud América. Muchas especies son mesófilas y por parte arborícolas especializadas. Las especies de este tipo no van lejos hacia el sur en la Argentina y no pasan en las zonas semiárida y árida. Otras especies son muy hábiles en el sentido de su nidificación (**Camponotus punctulatus** Mayr, **C. mus** Rog), pudiendo tanto vivir en las regiones húmedas, en calidad de las especies mesófilas, como penetrar y conquistar el terreno en las regiones áridas. Hay también unas especies estrictamente terrícolas, las cuales a su vez, pueden ser tanto mesófilas (por ejemplo, **Camponotus substitutus** Em.) como ecológicamente polivalentes, representadas tanto en el ambiente húmedo como en el seco (**Camponotus blandus** F. Sm.).

Como es común en general, las especies ecológicamente polivalentes tienen una cantidad de subespecies y variedades. Sin embargo, comparando las poblaciones que viven en distintos tipos de ambiente, no se puede concluir que un tipo determinado del ambiente provoca cierto paralelismo en el desarrollo de los caracteres, a los cuales se podría atribuir el valor adaptativo. Cada especie manifiesta en este sentido sus reacciones particulares. Por ejemplo, se podría suponer, que las formas que viven en el ambiente seco deben tener los colores más claros y pubescencia más densa. En realidad no es así. **Camponotus blandus** tiene la pubescencia densa o más o menos rala en diferentes tipos del ambiente. **C. punctulatus** carece de la pubescencia casi por completo aun en los lugares áridos y de todos modos la pubescencia siempre es tan rala que no puede proteger el insecto contra los rayos del sol. Las formas claras de **C. punctulatus** pueden vivir en el ambiente húmedo, mientras las muy oscuras, negras en el árido. En el Oeste de la Patagonia hay dos especies: **C. distinguendus** Spin. y **C. chilensis** Spin., la primera sin pubescencia, la última con una pubescencia densa, que da un reflejo sedoso al cuerpo de la hormiga. Se podría suponer, que las especies son ecológicamente distintas, siendo más xerófila la última. En realidad todo lo contrario, lo que comprueban los siguientes datos.

En el año 1949 hemos estudiado las hormigas en el Oeste de la Patagonia, encontrando en unos lugares ambas especies, en otros una sola de ellas. En adelante mencionaremos las localidades donde fueron encontradas solo una de estas dos especies.

Campon. distinguendus

Zapala
Las Coloradas
Huechulafquen
Cerro Malo
Bariloche
Esquel

C. chilensis.

Pichi Trafal
El Bolson

El área de **chilensis** es más limitada y la especie no penetra a las alturas más elevadas ni en la zona árida, lo que hace **distinguendus**, que es una especie de la valencia ecológica elevada en comparación con **chilensis**.

Se podría fácilmente aumentar los datos de este tipo. Todos dicen, que no existe correlación exacta entre los caracteres diferenciales y el tipo del ambiente. La variabilidad morfológica y las relaciones ecológicas son los fenómenos independientes. La variabilidad parece ser una condición muy importante para la conquista de distintos tipos del ambiente, pero no siempre. **Camponotus mus** Rog. es bastante constante morfológicamente y vive en distintos tipos del ambiente. Al contrario, **Camponotus bonaeriensis** Mayr es bastante variable y al mismo tiempo estrictamente arborícola y mesófila.

El género **Brachymyrmex** reúne las especies terrícolas, que pueden ser tanto mesófilas como xerófilas, sin rasgos morfológicos de carácter adaptativo.

El género **Prenolepis** es mesófilo y terrícola, sin ninguna tendencia hacia el ensanchamiento de su amplitud ecológica. El género **Myrmelachista** es exclusivamente arborícola.

En **Lasiophanes** tenemos dos grupos ecológicamente bien distintos: arborícola (**L. nigriventris** Spin.) y terrícola (**L. picinus** Rog.).

El panorama general de **Formicinae** es muy distinto del de **Dolichoderinae**, porque los 6 géneros están bien separados uno de otro y no existen los grupos primitivos, los cuales podrían ser considerados como ancestrales por lo menos para una parte de los componentes de la fauna de la Argentina. Las raíces filogenéticas profundas de nuestras **Formicinae** no pertenecen al territorio de la Argentina.

FORMAS DE VIDA ESPECIALIZADAS

Al lado de las formas que viven en el ambiente relativamente húmedo, siendo mesófilas, sin adaptaciones a los modos de vida particulares, existen hormigas, que representan formas de vida especializadas, como hormigas cazadoras, legionarias, granívoras, criadoras de pulgones y cochinillas, cultivadoras de hongos, hipogeas, simbióticas con obreras propias, parásitas sociales sin obreras propias, hormigas esclavizadoras, hormigas tejedoras (**Oecophylla**), arborícolas, etc.

Una clasificación bien elaborada para toda la fauna mundial todavía no existe. La mayoría de las formas de vida especializadas arriba mencionadas son representadas en la fauna de la Argentina. Faltan en la Argentina solamente las hormigas esclavizadoras, propias para el Hemisferio Norte (caso típico es el género **Polyrgus**) y las hormigas tejedoras, que viven exclusivamente en los países paleotropicales. Al contrario

las hormigas cultivadoras de hongos, que representan una de las cumbres de la especialización, son originarias de la región neotropical, siendo completamente ajenas para el Viejo Mundo. Otras formas de vida especializadas se encuentran en diferentes partes del mundo, siendo cada vez representados por los derivados de las ramas filogenéticas correspondientes, las cuales pueden ser distintas en diferentes continentes. Así, por ejemplo, el tipo de la hormiga cazadora se encuentra en diferentes partes del mundo, teniendo cada vez las raíces filogenéticas distintas. En este sentido un caso más interesante representa la analogía entre el género **Dorymyrmex** argentino y el género **Cataglyphis** en el Viejo Mundo. Ambos pertenecen a las regiones áridas y sus obreras tienen el aspecto muy semejante. Sin embargo, pertenecen a distintas subfamilias, **Dolichoderinae** y **Formicinae** respectivamente. Tenemos un caso del desarrollo convergente a causa de la adaptación al mismo modo de vida.

Otro caso de convergencia, sin embargo menos llamativo, porque los fenómenos de la convergencia pertenecen a distintas tribus de la misma subfamilia **Myrmicinae** representan los géneros **Bruchomyrma** (Argentina) y **Anergates** (zona templada del Hemisferio Norte). Ambos son parásitos sociales sin obreras propias y con los rasgos de la degeneración morfológica bien avanzada, especialmente en sus machos.

En otros casos más llaman nuestra atención no tanto los fenómenos de cierta semejanza, como las diferencias de los niveles de especialización, las cuales se manifiestan tanto en la morfología, como en la biología de los grupos correspondientes. Por ejemplo, el tipo de la hormiga granívora es representado en Sud América ante todo por el género **Pogonomyrmex** y en el Viejo Mundo por el género **Messor**. Morfológicamente las obreras de ambos géneros tienen muchos rasgos comunes, de modo que es posible considerar a **Pogonomyrmex** como un análogo de **Messor**. Sin embargo, todo el conjunto de sus caracteres tanto morfológicos como ecológicos y bionómicos permite concluir que el nivel de especialización como una hormiga granívora es en **Messor** superior en comparación con **Pogonomyrmex**.

Como un comprobante decisivo para esta conclusión nos sirve el hecho de que, por ejemplo, en las áreas áridas de Asia Central **Messor** representa uno de los dominantes en el conjunto faunístico, siendo muy abundante en los lugares con el ambiente favorable y estando en evidente armonía con su medio ambiente, mientras en la Argentina las especies de **Pogonomyrmex** nunca llegan a ser tan abundantes, aún en las regiones, donde no hay otras hormigas, las cuales podrían ser consideradas como sus competidores naturales, como por ejemplo, en la parte meridional de la Patagonia. Poca densidad de población

junto con grandes espacios prácticamente despoblados, indican que el género **Pogonomyrmex** en la Argentina no ha podido lograr el éxito comparable con el de **Messor** en el Viejo Mundo. En el mismo tren de ideas es necesario mencionar, que, por ejemplo, en los desiertos de Asia Central, el género **Messor** es el único que representa su forma de vida especializada, es decir, la de hormiga granívora, mientras en la Argentina por lo menos tres distintos géneros, es decir, **Pogonomyrmex**, **Elasmopheidole** y **Pheidole** han tratado y siguen tratando de formarse como una hormiga granívora especializada sin poder llegar hasta el nivel ya alcanzado por el género **Messor** en el Viejo Mundo.

No se puede explicar esta diferencia por las diferencias de edad, suponiendo, que las hormigas granívoras argentinas son relativamente más jóvenes y no han tenido suficiente tiempo para poder llegar al nivel más elevado. En este sentido es muy instructiva la fauna de Norte América, donde el tipo de hormiga granívora es representada por **diferentes géneros con distintos niveles de especialización**, mientras el ambiente y sus cambios son iguales para todos. Y no se trata además de los elementos autóctonos y los inmigrantes más o menos recientes, porque en Norte América todas las hormigas granívoras son autóctonas.

A consecuencia, la única explicación posible es que la diferencia de los **niveles de especialización depende en primer lugar de las peculiaridades individuales de cada línea filogenética**. Unas evolucionan más rápidamente, que otras. Además, las especies argentinas de **Pogonomyrmex**, donde se observan ciertos rasgos de senilidad (anormalidades de hembras, áreas a veces muy restringidas, a veces, también el carácter de variabilidad) parece ya han alcanzado el nivel superior posible de su evolución y ya no están progresando más (un fenómeno análogo se lo observa también en **Dorymyrmex**).

Cada línea filogenética tiene sus propios modales de evolución. En este sentido distintas líneas filogenéticas estrictamente dicho **no son comparables entre sí**.

Contemplando la fauna de la Argentina desde el punto de vista del desarrollo de las formas de vida especializadas, se puede distinguir los siguientes grupos: 1º géneros sin formas de vida especializadas en forma bien acentuada, 2º géneros con la especialización **unilateral**, es decir, hacia la formación de una **sola** forma de vida especializada y 3º géneros con la radiación adaptativa, es decir, con las tendencias hacia la formación de **distintas formas de vida especializadas**. Puede ser, que sería más correcto hablar de distintas **líneas filogenéticas** y sus especializaciones, pero no es fácil, porque, como es lógico, tenemos en la fauna de la Argentina al lado de las líneas filogenéticas autóctonas, gran cantidad de los géneros más o menos "aisla-

dos", los cuales representan tanto las líneas filogenéticas foráneas, como los cuyos parientes cercanos y seguros ya se han extinguido.

Los géneros sin formas de vida especializadas, son casi todos los géneros de la subfamilia **Ponerinae**, excepto **Ectatomma** (ver en adelante), el género **Iridomyrmex** en la subfamilia **Dolichoderinae** y los géneros **Prenolepis** y **Brachymyrmex** en la **Formicinae**. Además como es natural existen especies no especializadas en los géneros que manifiestan ciertas especializaciones, como **Pheidole** o **Camponotus**.

La falta de las formas de vida especializadas no es un obstáculo para lograr el éxito en la lucha por la existencia y muy a menudo, las formas sin especialización acentuada son abundantes y desempeñan el papel de dominantes, como, por ejemplo, **Prenolepis fulva** Mayr, **Camponotus punctulatus** Mayr, **Dinoponera australis** Em. (en Misiones), especies de **Pachycondyla**, **Neoponera**, **Anochetus** en los lugares relativamente húmedos del Norte y muchos otros.

Tenemos en consecuencia dos distintos caminos de la conquista del espacio vital; uno por medio de la especialización más o menos acentuada y otro sin especializaciones aparentes. Los elementos no especializados representan no solamente las fuentes para las especializaciones futuras, sino también, los que pueden adaptarse bien a las condiciones exteriores en la actualidad.

Los géneros de la especialización unilateral son: 1º **Ectatomma**, con la especialización hacia el tipo de hormiga cazadora; 2º **Acanthostichus**, que es esencialmente una hormiga terrícola termitófaga; 3º **Eciton**, que es una hormiga legionaria especializada sin diferencias bien acentuadas entre sus distintas especies en este sentido; 4º **Martia** que es una hormiga simbiótica, la cual vive en los nidos de otras hormigas, teniendo sus obreras propias; 5º hormigas parásitas sociales sin obreras, representadas por los géneros: **Eriopheidole**, **Gallardomyrma**, **Bruchomyrma**, **Lebauchena**, **Paranomyrma**, **Pseudoatta**, **Descolemyrma**; 6º hormigas cultivadoras de hongos, toda la tribu **Attini**, excepto sus derivados, que son parásitos sociales; 7º hormigas cazadoras especializadas de la subfamilia **Dolichoderinae**, es decir, los géneros: **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius**, **Neoforelius**.

En algunos casos se puede observar cierta gradación en el desarrollo de la forma de vida especializada. Por ejemplo, los géneros: **Eriopheidole**, **Gallardomyrma**, **Bruchomyrma** representan una serie con el desarrollo progresivo de los caracteres relacionados con el parasitismo social. Otra línea del mismo tipo la forman los géneros **Lebauchena** y **Paranomyrma**. Al otro tipo pertenece la línea representada por **Araucomyrmex** y **Dorymyrmex**, que representan el tipo de la hormiga cazado-

ra, siendo el nivel de **Dorymyrmex** en este sentido superior en comparación con él de **Araucomyrmex**.

También en la tribu **Attini** se puede distinguir distintos niveles de especialización, siendo el superior representado por los géneros **Atta** y **Acromyrmex**, que son en general muy abundantes dentro de sus áreas respectivas, y, solamente en la zona árida de la Argentina, también **Mycetophylax** y **Paramycetophylax** (ver arriba).

Los géneros **Ecton**, **Acanthostichus**, **Martia** no son todavía conocidos en tal forma, que se podría llegar a determinadas conclusiones con respecto a distintos niveles de su especialización.

El grupo de los géneros con la radiación adaptativa se puede subdividir, basándose en el hecho de que en unos casos la radiación adaptativa tiene carácter incipiente siendo facultativa, en otros ya está bien desarrollada y en fin en un tercer grupo está bien acentuada.

Un ejemplo de la radiación adaptativa incipiente lo representa el género **Pogonomyrmex**. Todas las especies son granívoras, y la mayoría de las **Pogonomyrmex** s. str. exclusivamente granívoras. Solamente **Pogonomyrmex cunicularius** Mayr representa una excepción siendo en forma facultativa tanto la especie granívora como la cazadora. Su posición dentro del género **Pogonomyrmex** es bien aislada y su área de dispersión geográfica tiene rasgos particulares, los cuales no se repiten en otras especies del mismo género. Mientras otras especies son ecológicamente mono o no más de oligovalentes, **Pogonomyrmex cunicularius** es una especie polivalente, que abunda tanto en las regiones relativamente húmedas de las provincias del Litoral, como en el ambiente extremadamente seco de la provincia de La Rioja. En la fauna de la Argentina es la única especie con la especialización doble, en ambos casos bien acentuada.

La radiación adaptativa en la forma bien distinta la observamos, por ejemplo, en los géneros **Pseudomyrma** y **Lasiophanes**.

En **Pseudomyrma** tenemos un ejemplo particular del tipo de hormiga cazadora, con el cuerpo esbelto pero con las patas desproporcionadamente cortas. Todas estas especies, excepto **P. denticollis** (ver arriba) son arborícolas, siendo la última terrícola. La diferencia en este sentido es muy estricta.

En **Lasiophanes** ya están bien separados un grupo terrícola y otro arborícola (ver arriba).

Hay gran diferencia entre **Pseudomyrma** y **Lasiophanes** en el sentido de que todas las especies de **Pseudomyrma**, son hormigas cazadoras, mientras las de **Lasiophanes** no son cazadoras. El ambiente árido ofrece condiciones favorables para hormigas cazadoras y por eso encontramos **P. denticollis** en la zo-

na árida de la Argentina hasta la prov. de La Rioja. La especie terrícola *Lasophanes picinus* Rog. depende de las cochinillas, que viven sobre las raíces de las plantas, estando ligada por eso al ambiente relativamente húmedo con la vegetación mesófila. La hemos encontrado también en los alrededores bastante áridos de Neuquen, pero siempre cerca de las vertientes de agua, donde se mantiene en forma permanente la cubierta vegetal verde.

El género *Pheidole* manifiesta los fenómenos de la radiación adaptativa en forma bien acentuada. Se puede distinguir las siguientes formas de vida especializadas en menor o mayor grado: 1º cazadoras primitivas mesófilas representadas por *Pheidole triconstricta*, For., *P. radosznowskii* Mayr, *P. nitidula*, Em., *P. lemur* For. etc.; 2º cazadoras especializadas por parte xerófilas, como *Pheidole bergi* Mayr, *P. fallax* Mayr, *P. goetschi* Sannts., *P. oxyops* For., *P. obscurior* For., *P. vafra* Sants., *P. wolfringi*; For.; 3º granívoras, representados por *Pheidole spininodis* Mayr como la especie más evolucionada en este sentido; 4º hipogeas. —una sola especie *Pheidole fimbriata* Rog., cuyas obreras rara vez salen a la superficie del suelo; 5º arborícolas, las cuales son: *Pheidole auropilosa* Mayr, *P. gettrudæ* For., *P. guillemi-muelleri* Mayr, *P. ogloblini* Kusnezov, *P. risi* For.; este último grupo es estrictamente mesófila. Todas las formas de vida especializada están representadas en las regiones húmedas del Norte de la Argentina, y solamente dos de ellas se encuentran también en la zona árida: cazadoras especializadas y granívoras. Las etapas iniciales de estas formas de vida especializadas transcurrieron en el ambiente húmedo en el Norte de la Argentina y en los territorios del Paraguay y del Brasil. Las especies más típicas para el ambiente árido argentino son *Pheidole bergi*, *wolfringi* y *spininodis*, siendo la primera y la última especie muy comunes y *wolfringi* relativamente rara y por eso poco conocida todavía.

La presencia de las formas de vida especializadas dentro de los grupos sistemáticos correspondientes pueden servir como uno de los comprobantes de que el grupo respectivo tuvo un desarrollo largo a través del tiempo dentro del área correspondiente al lado de otros comprobantes, como, por ejemplo, la presencia de ciertas líneas progresivas en el desarrollo de los caracteres morfológicos. Naturalmente, cada vez queda la posibilidad, de que algunos elementos autóctonos puedan ser aislados y no tener parientes en un área dado a causa de su extinción, y evidentemente, los inmigrantes relativamente recientes no pueden manifestar una variedad de las formas de vida especializadas, porque su desarrollo como la evolución en general representa, además de todo, una función del tiempo transcurrido.

Por eso tenemos motivos para decir que la tribu *Sole-*

nopsidini es un elemento autóctono en la región neotropical y es relativamente reciente en la zona templada de Eurasia, y que al contrario, la tribu **Leptothoracini** es un grupo muy antiguo en el hemisferio Norte y relativamente reciente en la región neotropical. Sin embargo el estudio de las formas de vida especializadas no es suficiente para afirmarlo, porque el mismo desarrollo muy desigual en diferentes partes del mundo (94), permite afirmar, que la presencia de una línea filogenética en un área dada desde hace tiempos muy remotos no es suficiente para desarrollar las formas de vida especializadas. La línea filogenética con un área general amplia puede ser labil en una región, produciendo las formas de vida especializadas, y al mismo tiempo rígida en otra región. Los cambios hereditarios se producen en forma espontánea, y se extienden ulteriormente en la medida de lo posible, sometién dose además a la selección natural, la cual figura ordinariamente como un "revelador" de las tendencias orgánicas espontáneas. Por eso tenemos las hormigas cultivadoras de hongos solamente en América, las hormigas tejedoras (**Oecophylla**) en los países tropicales del Viejo Mundo y las hormigas esclavizadoras solamente en el hemisferio Norte.

Se podría suponer, que ciertos grupos tienen "pre-disposiciones" fijas para formar los tipos determinados de las formas de vida especializadas. En el cuadro N° 1 (ver arriba p. 88) se puede ver, que, por ejemplo, el tipo de la hormiga legionaria es propia para **Acanthostichus** en forma incipiente y para **Eciton** en forma muy evolucionada, que las cazadoras han aparecido en distintas subfamilias alcanzando distintos niveles de su perfección (una de las formas más perfectas la representa **Cataglyphis** subg. **Machaeromyrma** en el Norte de Africa), que la subfamilia **Myrmicinae** es aparentemente más "predispuesta" para desarrollar el tipo de hormiga granívora, así como la **Formicinae** es más "predispuesta" para formar el tipo de hormiga esclavizadora, y que en fin la mayor cantidad de las formas de vida especializadas las tienen las subfamilias **Myrmicinae** y **Formicinae**. Sin embargo, admitiendo el origen monofilética de la familia **Formicidae** tenemos que aceptar, que las llamadas "predisposiciones" en realidad no son fijas, cambiándose en el transcurso de tiempo y surgiendo en forma independiente y espontánea en un lugar y en un momento determinado.

Naturalmente, cuanto más complicada y por eso cuanto menos probable es una forma de vida especializada, tanto menor es la posibilidad de su realización en dos o más subfamilias en forma independiente. Por eso las cultivadoras de hongos

(94) Kusnezov, N.— Las formas de vida especializadas y su desarrollo en diferentes partes del mundo. 1950. Inédito.

gos están representadas solamente en la subfamilia **Myrmicinae** y las tejedoras (**Oecophylla**) solamente en **Formicinae**. Al mismo tiempo las formas de vida menos complicadas pueden desarrollarse con mayor facilidad surgiendo de distintas raíces filogenéticas. Por eso se puede observar diferentes tipos de hormigas cazadoras especializadas en cuatro subfamilias distintas, es decir, **Pseudomyrminae**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae**, manifestando que los organismos saliendo de distintos puntos de partida, pueden llegar en fin al mismo punto final, con las diferencias de carácter secundario en cada caso particular.

Para terminar este capítulo ofrecemos un resumen referente a distintas formas de vida en las líneas filogenéticas, que a base de otros datos pueden ser considerados como autóctonos de la fauna de la Argentina.

En la tribu **Pheidolini** tenemos especies no especializadas, granívoras y cazadoras de distintos niveles de especialización, parásitos sociales no degradados (**Eropheidole**) parásitos sociales degradados, formas hipogeas y aborícolas. Es un grupo donde la radiación adaptativa se manifiesta en forma más completa.

En la tribu **Solenopsidini** tenemos grupos no especializados (**Monomorium** subg. **Notomyrmex**), arborícolas, terrícolas, mesófilas, xerófilas o ecológicamente polivalentes, simbióticas, con obreras propias y parásitos sociales.

En la tribu **Attini** se observan respectivamente: cultivadoras de hongos primitivos, cultivadoras de hongos avanzados y parásitos sociales sin obreras propias (**Pseudoatta**, **Discolemyrma**).

En la subfamilia **Dolichoderinae**, la cual en su totalidad presenta un panorama bastante amplio de la radiación adaptativa observamos al lado de los grupos primitivos, mesófilos (**Iridomyrmex**), las cazadoras especializadas xerófilas (con la menor especialización en los grupos del ambiente menos árido, por ej. **Conomyrma**), arborícolas especializadas (**Dolichoderus**, **Azteca**) e hipógeas filogenéticamente primitivas (**Anillidris**).

Los parásitos sociales todavía no han sido señalados para la Argentina. En Tucuman a veces vuelan atraídos a la luz los machos de una **Dolichoderinae** desconocida, con mandíbulas muy reducidas y el tipo particular de la nervadura. Puede ser que esta sea el primer parásito social perteneciente a la fauna de la Argentina y a la subfamilia **Dolichoderinae**.

Cada vez los parásitos sociales representan la "cumbre" de la evolución para las líneas filogenéticas correspondientes.

Los parásitos sociales y sus tendencias evolutivas

Los parásitos sociales representan los puntos terminales de los linajes filogenéticos correspondientes manifestando los rasgos de la evolución avanzada en sus caracteres morfológicos

y bionómicos. Todos carecen de obreras propias siendo "avispas secundarias" más que hormigas verdaderas en el sentido común porque por lo general el concepto de hormiga está relacionado con las formas ápteras, que son obreras.

Hay dos grupos de hormigas, que carecen de obreras propias. Un grupo lo componen los parásitos sociales comprobados, y otro las formas, cuyo parasitismo social **definitivo** (ver en adelante) es dudoso. Las hormigas del primer grupo manifiestan los rasgos de extrema especialización hasta llegar a la degeneración morfológica, como se lo observa, por ejemplo, en caso de **Bruchomyrma**. Tales formas están, según la opinión de Kutter (97), frente del triste final de su evolución y de la extinción ulterior inevitable a causa de su especialización exagerada, sin tener caminos de salida de su situación actual. Además de **Bruchomyrma** a este grupo pertenecen los géneros: **Anergatides** en Africa, **Anergates** y **Teleutomyrnex** en la zona templada del hemisferio Norte.

Las formas del segundo grupo carecen de los rasgos morfológicos de la especialización acentuada y de los caracteres degenerativos, pudiendo, a consecuencia de eso, lograr nuevos progresos evolutivos en adelante y estando en los **principios** de su evolución.

Según la idea de **Kutter** (ver arriba) las formas representadas solamente por los individuos sexuales, que viven como simbioses en los nidos de otras hormigas, manifiestan un modo particular de aparición de nuevas unidades sistemáticas, repitiendo lo que una vez, o unas veces ocurrió en la filogenia de la familia **Formicidae**. Entonces, se considera la casta obrera como un **fenómeno filogenéticamente secundario, ulterior**. De este punto de vista la desaparición secundaria de obreras en los parásitos sociales debe ser considerado como un caso de **reversibilidad**.

A este segundo grupo, con el diseño morfológico en todos sentidos normal pertenecen en la fauna de la Argentina los géneros **Eriopheidole** y **Paranamyrma**; en Norte América **Symphoidole** y **Epipheidole**, en la zona templada de Eurasia **Doronomyrnex** y **Eymbiomyrma**.

Cada vez las formas, que carecen de obreras propias, siendo entonces, parásitos sociales **definitivos** (primer grupo) o **provisorios** (segundo grupo) pertenecen a las unidades sistemáticas, que según toda evidencia tienen que ser consideradas como autóctonos, o, por lo menos, como habitantes muy antiguos de las áreas correspondientes.

¿Por qué? Hay dos posibilidades: 1º la aparición de los parásitos sociales es una función de la **duración** del proceso de evolución en una área dada; 2º la aparición de los parásitos so-

(95) Kutter, H.— Mitt. Schw. Ent. Ges., 1950, 23: 347—353.

ciales depende de la **coincidencia casual de muchos factores** y por eso es un fenómeno extremadamente raro y excepcional. Las dos explicaciones son compatibles. Duración del proceso en todos los casos facilita la realización de un fenómeno, que es entonces poco probable.

Sin embargo, no es posible generalizar esta idea en el sentido, de que todos los grupos antiguos, autóctonos, deben tener entre sus representantes los parásitos sociales. No los tienen en la Argentina por ejemplo, **Ponerinae** o **Dolichoderinae**, cuya antigüedad en el país está fuera de duda (96).

Y en general solamente la subfamilia **Myrmicinae** ha producido parásitos sociales en relativamente gran escala (hasta 20 géneros distintos en el mundo), mientras para otras subfamilias este fenómeno representa nada más que una rara excepción (**Formicinae**).

Un fenómeno más que llama la atención en los parásitos sociales es el de la "primitivización secundaria" de ciertas estructuras morfológicas (97).

Este fenómeno comprueba la realidad de la **reversibilidad** en el desarrollo por lo menos de ciertos caracteres, como, por ejemplo, el grado de la diferenciación de los segmentos antenales (ver. fig. 65, macho y hembra de **Paranomyrma**).

Otro fenómeno más fué observado en **Eriopheidole**, donde la cabeza de la hembra es muy parecida a la de obrera de **Pheidole obscurior**, que es su especie-huésped y probablemente antecesor, mientras en **Pheidole obscurior** como en otras especies de este género la hembra tiene la cabeza más parecida a la de soldado.

Las obreras de **Pheidole obscurior** son especializadas, correspondiendo su morfología al tipo de hormiga cazadora, de modo que este caso de convergencia entre hembra de **Eriopheidole** y la obrera de **P. obscurior** no se puede considerar como "primitivización secundaria", siendo el fenómeno distinto. Conviene mencionar, que también en **Bruchomyrma** la cabeza de hembra hace recordar la de **Pheidole** obrera. Entonces no es una casualidad, sino una tendencia bien determinada hacia la "obrerización" de hembra en caso de los parásitos sociales. Sin embargo, no es una tendencia general, porque no se lo observa, por ejemplo, en **Gallardomyrma argentina** Bruch, donde la hembra tiene la cabeza de conformación completamente particu-

(96) Un caso dudoso representa el género nuevo **Amyrmex** (in litt.) que de vez en cuando llega volando a la luz en Tucumán. Son conocidos sólo machos, en cuya morfología se ven los caracteres degenerativos, lo que permite suponer su parasitismo social.

(97) Kusnezov, N.— 1. c., Mem. Museo Entre Ríos, 1951, Nº 29. Kusnezov, N.— Un género nuevo de hormigas (**Paranomyrma solenopsidis**) y los problemas relacionados. (Inédito).

lar. Los modales de evolución son distintos también en estos casos.

La idea de que hay dos grupos de parásitos sociales, uno de los cuales ya está terminando su evolución mientras el otro recién está empezando el desarrollo de una línea filogenética nueva, careciendo todavía de sus propias obreras, no es una idea nueva, siendo sugerida por K. Arnoldi en su trabajo dedicado a *Symbiomyrma karavajevi* (98).

Paromyrma solenopsis Kusnezov tiene alas bien desarrolladas, sin embargo con las nervaduras muy reducidas en comparación con *Solenopsis*, mandíbulas de tipo normal con el margen masticatorio bien distinto, otras partes bucales y el aparato de limpieza tibio-tarsal en todos sentidos normales. En este caso, como en otros semejantes debe tratarse no de las formas parasitarias seniles, sino más bien de las formas recién separadas de sus especies huéspedes, las cuales no han adquirido todavía sus propias obreras.

Según esta idea las obreras pueden representar un fenómeno filogenéticamente secundario, así como la pérdida de la casta obrera por los parásitos sociales obligatorios.

Según toda evidencia, este proceso de separación, manifestado por la transformación de los caracteres, que conducen al distanciamiento de las unidades sistemáticas nuevas, **temporariamente** sin obreras propias, tiene que **progresar muy rápidamente**. Se trata de una clase de "avalancha de mutaciones", de ciertas "reacciones en cadena", las cuales, una vez puestas en movimiento llevarían consigo forzosamente los cambios irreversibles de las propiedades hereditarias en tal forma, que dentro de relativamente pocas generaciones y en un espacio vital limitado resultaría una separación mayor y constante. Esta idea está en contradicción con el concepto que atribuye gran importancia de la **separación geográfica o ecológica** para los procesos de evolución. Precisamente, los parásitos sociales del tipo de *Eriopheidole symbiótica* surgen como consecuencia de los factores intrínsecos en el seno de la especie huésped sin ningún aislamiento en el espacio o en el tiempo. El **aislamiento no es** una condición necesaria en cada caso para la aparición de las unidades sistemáticas nuevas. Los que exageran el valor del aislamiento espacial, generalizándolo como un factor universal no prestan suficiente importancia a los factores intrínsecos, que representan la fuente primaria de los cambios hereditarios.

En este tren de ideas tenemos que atribuir gran importancia a los fenómenos de **reversibilidad**. De las formas especializadas pueden surgir las unidades nuevas, pero, para seguir hacia adelante, la línea filogenética correspondiente nece-

(98) Arnoldi, K.— Zoologischer Anzeiger, 1930, 91: 267—283.

sita antes uno o dos pasos hacia atrás, lo que en realidad observamos en los casos de **Eriopheidole** y **Parasomyrma**, los cuales tienen su analogía, por ejemplo, en **Doromyrmex** estudiado por H. Kutter. **Doromyrmex** es un parásito social sin rasgos de degeneración y derivado de **Leptothorax**.

Dispersión geográfica

La fauna de hormigas en el continente de Sud América es relativamente homogénea. En la fauna de la Argentina están representados aproximadamente 75% de la cantidad total de los géneros y los dominantes (es decir, los elementos, más abundantes cuantitativamente) son esencialmente los mismos con las variaciones regionales de segundo orden. Así, por ejemplo, en las selvas hidrófilas de la cuenca del Amazonas abundan las especies arborícolas de **Camponotus**, **Pseudomyrma**, **Pheidole**, **Crematogaster**, **Cryptocerus**, **Dolichoderus** y **Azteca**. Estos siete géneros integran en su totalidad casi 40% de las especies de la fauna sudamericana. Muchas de estas especies se han adaptado a diferentes modos de vida conquistando grandes espacios en el área continental. Además a la categoría de **dominantes** pertenecen los géneros esencialmente terrícolas, como **Eciton**, **Solenopsis**, **Atta**, **Acromyrmex** y de la subfamilia **Ponerinae** en primer lugar **Ectatomma** y **Neoponera**. (99)

Los 13 géneros arriba mencionados integran más de 50% de especies de la fauna sudamericana.

En este grupo no están incluidos los géneros más típicos para la fauna de la Argentina, como **Pogonomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius**, poco representados en otras partes del continente.

La mayor diferencia faunística se la observa entre las regiones **ecológicamente distintas**, representando los límites eco-

(99) Desgraciadamente hay muy pocos datos en la bibliografía con respecto al valor ecológico de distintos géneros en la zona tropical y ecuatorial del continente manifestado por su abundancia relativa. Tampoco no existen datos referentes a la densidad de población. Se presentan a veces como **dominantes** los géneros que en general no tienen gran importancia, como, por ejemplo, **Rhizomyrma** en Surinam (G. H. Bunzli, —Mitt. Schw. ent. Ges., 1935, 16: 453—593).

La fauna del Brasil está todavía poco conocido. Como promedio tenemos por 1 millón kilóm. cuadrados de la superficie en la Argentina 143 y en el Brasil 96 especies distintas respectivamente. Suponiendo, que el Brasil debe tener 150 especies por un millón km. cuadrados de superficie, llegamos a conclusión de que para alcanzar el nivel de conocimientos comparable con el de la Argentina, los mirmecólogos brasileños tienen que encontrar en su país más de 400 especies nuevas.

lógicos al mismo tiempo los límites de las divisiones faunísticas de primer orden.

Se puede distinguir tres complejos faunísticos principales: 1/ **complejo mesófilo tropical** (brasileño), que es más rico de todos de formas distintas, reuniendo tanto las formas más o menos evolucionadas, como las primitivas; 2/ **complejo xerófilo argentino**, compuesto de las formas adaptadas a las condiciones del ambiente árido y 3/ **complejo mesófilo argentino-chileno** en el Oeste de la Patagonia y en las regiones colindantes del Chile.

Los cambios faunísticos son paulatinos **dentro** del área ocupada por cada uno de estos complejos y más o menos **bruscos** en las zonas limítrofes. Las áreas respectivas forman **zonas casi meridionales**. La zona Oeste húmeda argentino-chilena ocupa el extremo sur-oeste del continente, junto con las islas adyacentes hasta llegar aproximadamente al paralelo 38°-39° S.; su límite este corresponde aproximadamente al intervalo entre los meridianos 70° y 72° W. Después, más al este y más al norte sigue la **zona árida**, la cual ocupa casi toda la Patagonia (excepto el Oeste húmedo), y la mayor parte del interior de la Argentina, todo el Norte de Chile, prolongándose hacia el ecuador a lo largo de la cordillera de los Andes. El límite **este** de la zona árida **no es neto** en el territorio de la Argentina. Más bien tenemos una **zona de transición** paulatina, cuyos caracteres principales se observan en forma bien clara por ejemplo en el Chaco argentino y aun más al norte en el Gran Chaco tropical. Como un elemento extrazonal resaltan en el complejo geográfico los bosques y selvas del tipo mesófilo en el Noroste de la Argentina y más al Norte en los Yungas de Bolivia. Desde el punto de vista faunístico tiene mucho de común con la zona Este húmeda a la cual pertenece el complejo mesófilo brasileño.

A consecuencia la zonalidad geográfica tiene en Sud América un aspecto muy distinto de la zonalidad en Eurasia donde las zonas principales se extienden aproximadamente a lo largo de los paralelos, siendo más **latitudinales**, que **longitudinales**, con relativamente pequeña desviación de todos los límites zonales al norte hacia el este debido a la mayor continentalidad del clima en las regiones alejadas del océano Atlántico. Las causas de esta diferencia no puede ser discutidas en este trabajo por pertenecer al dominio de la geografía física y la geología.

Lo que se puede afirmar a base de los datos biológicos es gran **antigüedad** de los tres complejos faunísticos mencionados. Puede ser que la zona árida existe como tal ya **desde los fines de la era mesozóica** (como en el Viejo Mundo). Un argumento en favor de esta idea representa el grado de **diferenciación** de los elementos de la fauna xerófila argentina, cuyos autóctonos son **Pogonomyrmex**, **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Crematogaster**, **Forelius**. El mismo sentido tiene la **diferenciación** en-

tre dos complejos mesófilos, es decir, brasileño y argentino-chileno. La diferencia es muy grande y a pesar de eso no hay motivos para afirmar, que los dos estaban separados desde los principios de su existencia. En relación al complejo mesófilo brasileño, el argentino-chileno representa un relictos, poco evolucionado y secundariamente empobrecido de la fauna neotropical antigua, la cual fué transformada en su área tropical a causa de muchos factores, entre los que se puede mencionar gran extensión del área misma, lo que tuvo que estimular el intercambio faunístico entre sus distintas partes, las condiciones relativamente favorables del ambiente con su influencia positiva sobre los procesos biológicos, relativamente grande densidad de población. Otros datos biogeográficos y paleontológicos no contradicen con esta idea. Los antecedentes geológicos a su turno permiten afirmar el desarrollo continental continuo desde por lo menos los fines de la era mesozóica. La más grande transgresión terciaria (la transgresión Entrerriana) ocupaba relativamente pequeña parte del territorio actual de la Argentina.

Naturalmente no existen motivos para decir, que los límites de la zona árida eran siempre los mismos como los actuales. La zona árida podría cambiar su posición geográfica, así como su extensión durante el período terciario, siempre separando dos complejos mesófilos arriba mencionados.

En todos casos los elementos más primitivos son mesófilos. Las especies xerófilas de *Pogonomyrmex* s. str. están seguramente derivados del tronco antiguo, cuyos caracteres esenciales representan en la fauna actual las especies mesófilas del subgénero *Ephedomymex*. Las cazadoras especializadas de la subfamilia *Dolichoderinae* son derivados de los antecesores mesófilos, parecidos a las especies actuales del género *Iridomyrmex*. En otros casos los elementos de la zona árida pueden ser específicamente distintos de sus parientes que viven en el ambiente relativamente húmedo. Como un ejemplo, se puede mencionar *Camponotus bruchi* For., que es la especie de la alta Cordillera del Noroeste de la Argentina y del Altiplano de Bolivia, relacionada con las especies argentino-chilena *Camponotus distinguendus* Spin. Otro ejemplo representa *Dorymyrmex baeri* André, la especie de gran altura en el Noroeste de la Argentina, que representa una forma de transición entre *Araucomyrmex* y *Dorymyrmex*. Es un fenómeno muy típico, que las formas o grupos emparentados que ocupan llanuras y lugares de poca altura en las latitudes más elevadas, suben hacia las alturas superiores en la dirección hacia el Norte. *Araucomyrmex richteri* For. baja en el sur de la Patagonia hasta el nivel del mar. *Araucomyrmex* se puede encontrar a una altura de 500-600 metros sobre el nivel del mar en Neuquen y recién a las alturas superiores de 2000 metros en la Cordillera de los Andes al Oeste de la ciudad de Mendoza. Las especies de *Pogonomyrmex*

del grupo **rastratus** ocupan en el sur de la Patagonia lugares bajos, mientras en las provincias Catamarca, Salta y Jujuy, otras especies vecinas, que viven en el mismo tipo de ambiente pertenecen a las alturas superiores de 2000 metros sobre el nivel del mar. **Araucomyrmex** pertenece a la fauna argentino-chilena. Es **relativamente** xerófilo, porque en la zona árida de Neuquén vive cerca del agua, en los alrededores del Puente de Inca al Oeste de Mendoza en los lugares cubiertos de nieve durante los meses de invierno y en el sur de la Patagonia en las regiones sin calor intenso aun en el verano. Teniendo en cuenta, que a base de los datos morfológicos **Araucomyrmex** debe ser considerado como elemento ancestral para **Dorymyrmex**, que representa un elemento mucho mejor adaptado a las condiciones de extrema aridez, se puede trazar las tendencias evolutivas en lo que se refiere a la dispersión geográfica, desde el núcleo antiguo perteneciente a la fauna argentino-chilena hacia el interior de la zona árida. Entonces, se puede decir, que los derivados de esta fauna han participado desde tiempos ya muy remotas en la "conquista del desierto". Un problema particular plantea el hecho de que mientras **Araucomyrmex** está representado en la fauna del Chile, el género **Dorymyrmex** es completamente ajeno para la fauna chilena. Cuál es la causa no es posible decir. Puede ser que **Dorymyrmex** ha existido antes en el territorio chileno siendo extinguido ulteriormente, pues los cambios ambientales en un área limitada y bien aislada como es la del Chile, pueden ser fatales para muchas especies, que podrían sobrevivir en las áreas más extensas, como es la de la Argentina. Puede ser también, que **Dorymyrmex** no ha existido nunca en Chile y la separación de **Dorymyrmex** como una rama filogenética distinta se realizó **después** del aislamiento del territorio chileno. Esta alternativa está en cierta contradicción con la idea de que la Cordillera de los Andes en su forma actual se ha formado durante una época relativamente reciente. La solución del problema pertenece al futuro.

Las tendencias más recientes en la dispersión geográfica de los elementos de la fauna mesófila argentino-chilena manifiestan unas pocas especies, las cuales extienden sus áreas hacia el este en el territorio de Neuquén. En los alrededores de Zapala se puede encontrar llegando del este los primeros representantes de esta fauna: **Camponotus distinguendus** Spin. y **Lasiophanes picinus** Rog. Ambas son terrícolas y viven en el suelo relativamente fresco, cerca de manantiales y pequeñas corrientes de agua. No son propiamente dicho "conquistadores del desierto" pues son ajenos para los habitats secos, donde viven tanto los autóctonos de la zona árida, con las raíces filogenéticas profundas en la fauna mesófila (**Dorymyrmex**, **Forelius**, etc.), como los elementos que conservan los rasgos morfológicos de su parentesco con la fauna mesófila brasileña (**Acro-**

myrmex lobicornis Em., *Camponotus punctulatus* Mayr). La primera especie fué señalada además de la Argentina en el Brasil, Paraguay y Uruguay, la última en Brasil, Paraguay, Uruguay, Bolivia y Perú. Ambas son muy frecuentes en la Argentina. No es posible decir, que estas dos especies llegaron al territorio de la Argentina procedentes del Brasil. Igualmente se puede suponer que son autóctonos de la Argentina con la irradiación secundaria tanto hacia el Sur, como hacia el Norte.

Lo más importante es el hecho de que tanto *Acromyrmex* s. str., como el grupo a la cual pertenece *Camponotus punctulatus* tienen la mayor cantidad de sus especies en el Brasil, siendo pocas las que viven en la Argentina. Por eso los consideramos como elementos de la fauna mesófila brasileña.

No se puede imaginar la "conquista del desierto" por los elementos de este tipo como una corriente continua de las formas, que conservan sus caracteres morfológicos en toda la extensión de su área. Al contrario, ordinariamente, al penetrar al nuevo tipo de ambiente los organismos se transforman en forma hereditaria, adquiriendo nuevos caracteres y presentándose como unidades sistemáticas particulares, cuyo valor taxonómico puede ser diferente según el caso. A consecuencia el proceso prosigue muy lentamente como cualquier otro proceso histórico y para comprobarlo en forma definitiva es necesario tener largas series de observaciones. No hay que confundir este proceso con las **fluctuaciones temporarias**, cuyas amplitudes pueden ser bastante grandes. Las fluctuaciones representan un fenómeno típico para las zonas marginales de áreas siendo siempre reversibles. Cuatro años de observaciones en la prov. Tucumán han mostrado, que estos cambios temporarios de áreas no representan simples reacciones a las fluctuaciones ambientales (climáticas), sino más bien manifiestan las tendencias intrínsecas de las especies correspondientes controladas por las relaciones biocenóticas (100).

El equilibrio biocenótico a su turno depende del ambiente, estamos más susceptibles aún a los pequeños cambios ambientales en las zonas limítrofes entre las regiones con las condiciones ecológicas muy distintas. Por eso la provincia de Tucumán, con gran diversidad de las condiciones ecológicas, representa una región muy adecuada para el estudio de las fluctuaciones faunísticas. En este tren de idea es necesario acotar, que los conjuntos faunísticos tanto en las regiones húmedas en forma permanente (quebradas abrigadas de San Javier por ejemplo) y siempre áridos (como el valle de Santa María al Oeste de Aconquija) tienen los conjuntos faunísticos bien

(100) Mayores detalles ver en: Kusnezov, N.— Algunos datos sobre la dispersión geográfica de hormigas en la República Argentina. An. Soc. Cient. Argent., 1952, 153: 230—242.

equilibrados y estables, muy distintos uno de otro, como se puede ver en el siguiente cuadro, donde están indicadas las especies más típicas.

Quebradas de San Javier

Valle de Santa María

Ectatomma triangulare Mayr.

Pachycondyla striata F. Sm.

Anochetus altisquamis Mayr.

» *emeryi australis* Em.

Pogonomyrmex brevipardis En.

» *laticeps* Sants.

Pheidole silvestrii Em.

Pheidole bergi Mayr

» *nitidula* Em.

» *spininodis* Mayr

Wasmannia auropunctata Rog.

» *sulcaticeps* Em.

Acromyrmex hispidus Sants.

Acromyrmex lobicornis Em.

» *striatus* Rog.

Cyphomyrmex quebradae Kusnezov

Mycetophylax emeryi For.

Irdomyrmex sp.

Dorymyrmex exsanguis For.

» *ensifer* For.

» *planidens* Mayr

» *ebeninus* For.

Prenclepis fulva Mayr

Camponotus punctulatus Mayr *Camponotus punctulatus* Mayr

» *bonarensis* Mayr

Tenemos entonces dos conjuntos faunísticos bien distintos, siendo la única especie común, —*C. punctulatus* representada por sus distintas formas.

Al contrario, grandes espacios de la zona boscosa fuera de las quebradas abrigadas, donde a veces ejerce su influencia la sequía eventual tiene una fauna relativamente pobre y en general muy variable de un año al otro. *Camponotus rufipes* F. y *Conomyrma brunnea* For., fueron comunes en San Javier en los años 1943 y 1949, desaparecieron por completo en el año 1951.

Como se puede ver comparando las listas, en la fauna de las quebradas participan en gran número los representantes de la fauna mesófila neotropical, mientras en el valle de Santa María tienen gran importancia los autóctonos de la fauna xerófila argentina. Otra circunstancia más digna de ser mencionada, es el hecho de que en el valle de Santa María no hay representantes de la subfamilia *Ponerinae*, más ligada al complejo mesófilo brasileño y menos activa en la conquista de otros tipos de terrenos.

En el Noroeste de la Argentina el dominio de la fau-

na mesófila de matiz tropical se termina en el sur de la prov. de Tucumán, siendo el aspecto del paisaje árido más hacia el sur. En el Este del país la zona húmeda, favorable para los elementos mesófilos del origen tropical se extiende más hacia el sur, por lo menos hasta el Delta del Río Paraná.

Tenemos entonces en esta parte de la Argentina (provincias de Buenos Aires, Córdoba, del Litoral, etc.), un escenario donde se desarrollan las tendencias diametralmente opuestas, lo que contribuye a la mayor complejidad de la fauna, cuyos rasgos ecológicos representan una transición entre dos tipos bien distintos, es decir, mesófilo y xerófilo. Esta última idea tiene buena comprobación en el género *Solenopsis*, que tiene según los datos existentes, la mayor diferenciación precisamente en las provincias pampeanas.

Aquí cabe el mayor de las "Interferencias faunísticas..."

Sin embargo el grado del endemismo local no es grande debido a la falta de los límites naturales bien netas. Amplias zonas de transición facilitan la evolución adaptativa y transformación paulatina de las unidades sistemáticas, que pueden por eso enganchar gradualmente sus áreas, transformándose en el transcurso del tiempo, o, en otros casos, alcanzando nuevas "cumbres adaptativas" por intermedio de recombinaciones de sus fondos genéticos (caso de *Camponotus punctulatus*).

La "corriente tropical" no se puede imaginar como una corriente continua y constante, ininterrumpida. Mas bien, puede tratarse en casos particulares de las "olas" aperiódicas, a medida de que el centro tropical produce nuevas formas, agresivas y activas en el sentido del ensanchamiento de sus áreas. En este sentido es muy interesante el género *Wasmannia*. La fauna de la Argentina tiene tres especies: *W. auropunctata* Rog., común en el Noreste de la Argentina como una especie mesófila, *W. sulciceps* Em., también mesófila con un área discontinua en las provincias de Buenos Aires, de Córdoba y en las provincias del Noroeste, es decir en la zona marginal para *W. auropunctata*, y *W. williamsoni* Kusnezov, especie semixerófila en la provincia de La Pampa. Los datos morfológicos permiten concluir, que *W. auropunctata* representa una especie relativamente moderna, más perfeccionada en comparación con otras especies y en consecuencia un competidor más fuerte, que va extendiendo su área hacia Suroeste, relegando a *W. sulciceps* de su área anterior. Tenemos entonces en la Argentina de un lado los restos de la "capa inferior" del género *Wasmannia*, representada por *W. sulciceps* y *W. auropunctata*, que está conquistando nuevos terrenos dentro las condiciones ecológicas correspondientes a sus exigencias, como las de una especie esencialmente mesófila.

Para terminar este capítulo es necesario mencionar un

fenómeno más, que tiene gran importancia biogeográfica. Los elementos con el parentesco mesófilo tropical, tales como **Camponotus punctulatus** y **Acromyrmex lobicornis** ya han atravesado toda la zona árida y ahora están "parado" frente de la Patagonia húmeda en el Oeste de Neuquén. Ambas especies son bastante comunes en los alrededores de Zapala, donde los nidos típicos de **Acromyrmex lobicornis** llaman la atención ya desde lejos, encontrándose hasta Las Coloradas y Catan Lil. Un poco más al Oeste, por ejemplo en el valle del río Aluminé la fauna ya tiene el aspecto patagónico sin estas dos especies. La distancia es insignificante y las alturas en el valle del río Aluminé son aun inferiores en comparación con otros puntos arriba mencionados. Ambas especies son frecuentes en otras partes de sus áreas, **Camponotus punctulatus** en la zona húmeda del Noroeste y **Acromyrmex lobicornis** en las provincias del Litoral. Porque estas especies no han invadido todavía el Oeste de la Patagonia con su ambiente muy húmedo en el invierno y más o menos seco en el verano? Como **especies** son polivalentes, manifestando en otras partes de sus áreas gran adaptabilidad a distintas condiciones del ambiente.

La explicación que parece más probable es la siguiente. Para pasar del ambiente húmedo tropical al ambiente árido, las especies de este tipo tenían que adaptarse a nuevo tipo del ambiente. Realmente, las poblaciones en la zona árida tienen los caracteres distintos en comparación con las que viven en las regiones áridas en lo que se refiere particularmente al color, pilosidad, pubescencia y escultura del cuerpo. Ahora, estando frente de la Patagonia húmeda, estas especies tienen que readaptarse, es decir proseguir su **evolución** esta vez en el sentido inverso. Este proceso necesita tiempo y por eso su invasión en la Patagonia no puede realizarse rápidamente. A primera vista parece extraño, que estas especies que son en general muy adaptables, en este caso todavía no han podido solucionar el problema del ensanchamiento de su área. Se puede eliminar esta contradicción admitiendo, que los sistemas genotípicos se han transformado esencialmente durante la migración a través de la zona árida y que evidentemente no existen las corrientes de genos permanentes y de gran intensidad en toda extensión de sus áreas.

Invasores

Las hormigas invasoras representan un problema particular. Son las especies, que realizan migraciones a través de grandes espacios, con o sin ayuda del hombre, que se radican fácilmente en sus nuevas áreas, relegando las especies indígenas, que son sus competidores naturales. **Monomorium pharaonis**, **M. floricola**, **Tetramorium simillimum**, **T. quineense**, **Tapinoma melanocephalum**, **Pheidole megacephala**, **Plagiolepis longipes**, **Te-**

Conomyrmex albipes, *Prenolepis longicornis*, *Iridomyrmex humilis* son los ejemplos de las especies de este tipo. Llama la atención que no son presentes entre ellas las Ponérrinas, que son las hormigas de poca adaptabilidad relativamente arcaicas.

De las hormigas invasoras unas partes del mundo sufren más que otras. Particularmente las islas oceánicas de poca extensión son muy susceptibles a las intrusiones de invasoras, que forman allí un porcentaje considerable del total de la fauna. J. Clark (101) En Australia viven por lo menos 24 especies de hormigas importadas de otras partes del mundo. Entre ellas una de las más agresivas es la llamada "hormiga argentina", *Iridomyrmex humilis*, realmente originaria del Brasil y de poca difusión en la Argentina, donde vive en el ambiente relativamente húmedo y no molesta a nadie. Muchas especies indígenas desaparecen en las áreas invadidas por *Iridomyrmex humilis* en Australia, entre ellas figuran algunas especies nativas del mismo género *Iridomyrmex*. La *I. humilis* resulta ser un elemento más fuerte de todos. Según Clark *I. humilis* en Australia como la plaga de las viviendas es mucho peor que cualquiera de las especies nativas. La misma especie invadió también Estados Unidos de Norte América, transformándose allí en una plaga.

Otra especie que invadió a Norte América es *Solenopsis saevissima*, que ahora está extendiendo su área en todas direcciones (102), como una plaga.

En la Argentina es una especie nativa, muy común y, sin embargo, completamente neutral desde el punto de vista económico.

La tercera hormiga del origen sudamericano *Pheidole fallax arenicola* var. *obscurithorax Santschi* se ha establecido en los Estados Unidos recién cerca de la bahía frente de Mobile Alabama. La especie se encuentra también en la Argentina sin ser perjudicial. Es interesante anotar, que *Solenopsis saevissima* fué encontrada por primera vez también en los alrededores de Mobile en el año 1925. Parece, que este punto sirve como una de las "puertas de entrada" para los invasores del origen neotropical.

Volviendo al *Iridomyrmex humilis* tenemos que mencionar algunos momentos de gran importancia. Como ya hemos dicho en la Argentina la especie no es perjudicial, excepto en áreas muy limitadas (103).

Al contrario, es muy perjudicial en Australia, Norte

(101) Clark, J.— Mem. Nat. Mus Melbourne, 1941, N° 12, pp. 59—79.

(102) Wilson, E. O.— Variation and adaptation in the imported fire ant.— Evolution, 1951, 5: 68—79.

(103) Una monografía de *Iridomyrmex humilis*, acompañada por copia bibliografía ver en: De Santis, L.— Las principales hormigas de la provincia de Buenos Aires.— La Plata, 1941, pp. 1—18.

América y otros países. En Norte América a menudo invade casas. Se puede encontrar las hormigas en todas partes hasta las camas y aún heladeras. En los lugares en que se halla muy difundida, constituye una plaga de la apicultura, pues no sólo invade las colmenas atraída por la miel, sino que devora las larvas y ninfas de las abejas. En forma **indirecta** las hormigas perjudican a la agricultura manteniendo y protegiendo cochinitas y pulgones. En esta forma las hormigas llegan a ser **muy dañinas** en los Estados Unidos particularmente **en los campos de caña de azúcar y plantaciones de citrus**, es decir, los mismos cultivos, que son muy típicos para la provincia de Tucumán en la Argentina. La especie se encuentra en los alrededores de Tucumán en abundancia regular y no es perjudicial para los cultivos mencionados.

En forma **directa** las hormigas pueden perjudicar a la agricultura removiendo semillas del tamaño pequeño, penetrando dentro de las frutas y yemas de frutales, chupando jugos de árboles, etc. Todas estas actividades no se observan en forma perjudicial en la provincia de Tucumán, mientras tenemos la misma especie y el mismo tipo del ambiente.

¿Donde reside la causa de esta diferencia? Porque las especies "neutrales" en su patria se transforman a veces en elementos perjudiciales en las áreas recientemente conquistadas? La única explicación posible es que en estas últimas **no existen los factores naturales que podrían dificultar o aun impedir** la multiplicación intensa y la dispersión rápida de tales especies. A consecuencia llegamos a las **relaciones biocenóticas** como la causa principal de las diferencias mencionadas. El éxito de los invasores en las áreas nuevas está íntimamente relacionado con la falta de los **competidores naturales**, entre las **especies indígenas**, que podrían frenar la multiplicación de la especie, que se transforma en una plaga.

Ya hemos mencionado, que las faunas isleñas sufren más de los invasores, que las faunas continentales, las cuales son en general más evolucionadas, más resistentes contra las influencias foráneas. En los continentes, los invasores invaden principalmente los lugares cultivados, donde los conjuntos naturales, resistentes por si mismo, son sustituidos por los conjuntos artificiales, relativamente "débiles".

En este sentido es muy interesante, que en la Argentina, aun los lugares cultivados **no tienen las hormigas invasoras**, llegadas de otras partes del mundo. La única especie importada y secundariamente casi cosmopolita es en la Argentina *Monomorium pharaonis*, que se encuentra esporádicamente en Misiones y en los barcos del río Paraná. Excepto esta especie las hormigas invasoras no existen en la Argentina mientras la fauna de Chile, que es muy pobre en comparación con la de la Argentina (la cantidad total de especies corresponde aproximada-

mente a 10% de la Argentina), tiene: **Monomorium pharaonis**, **Tetramorium caespitum**, **Anoplolepis longipes**, **Prenolepis longicornis**, es decir, relativamente casi 40 veces más que en la Argentina.

La falta casi completa de las especies importadas es un rasgo particular de la fauna mirmecológica de la Argentina.

No se puede generalizar esta idea, porque en otros grupos de organismos, particularmente entre las plantas encontramos muchas especies importadas. En este sentido cada grupo, parece, tiene sus modales particulares.

En la Argentina la fauna de hormigas en los lugares cultivados es siempre muy pobre en comparación con la de los lugares sin cultivos, siendo compuesta de pocas especies, la mayoría de las cuales son ecológicamente del ambiente. Todas son las especies nativas, entre las cuales se destacan tales, como **Solenopsis saevissima**, **Camponotus mus**, algunas especies de **Pheidole**, especies terrícolas pequeñas de **Solenopsis**, pequeñas **Dolichoderinae**, como **Conomyrma pyramica** y **C. thorácica** y sobre todo las especies de **Acromyrmex** y **Atta**, los dos géneros que son realmente perjudiciales para la agricultura. En las regiones áridas, donde los cultivos tienen el riego artificial, la fauna de los lugares cultivados es particularmente muy pobre, porque las especies indígenas, bien adaptadas al ambiente árido, no encuentran las condiciones favorables para sí en los terrenos regados. Por eso la agricultura en la provincia de Mendoza sufre mucho de hormigas. Todo lo contrario se observa en la provincia de Buenos Aires, donde la cultivación del suelo no cambia mucho las condiciones ecológicas.

Como me escribió uno de los agricultores de esta provincia:

"... el año pasado en una sola noche calurosa (las hormigas) me liquidaron lo Has de girasol recién nacido, que hubo que resembrar. Solamente podemos plantar árboles que son poco atacados por esta fiera, como ser la higuera y el paraíso, pero jamás sauces ni álamos pues no prenden a causa de la hormiga. Hablar de flores en el jardín es una ironía"...

Sin embargo, en la provincia de Tucumán, el cultivo permanente del suelo unos cuantos veces por año, lo que exige el cultivo de citrus, permite eliminar el daño de hormigas casi por completo.

Lo más interesante es que aun en los terrenos cultivados, cuyo poder de resistencia contra los invasores está debilitado, no se observan en la Argentina las especies de hormigas importadas del extranjero. Excepto del mencionado **Monomorium pharaonis**, la República Argentina no tiene nada de las hormigas invasoras.

CONSIDERACIONES FINALES

A pesar de que el material estudiado no es completo por razones explicadas en la introducción, se puede llegar a algunas conclusiones en parte de carácter más general, en parte particulares.

1. La evolución es esencialmente un proceso creativo. En el transcurso de la evolución siempre aparecen nuevos caracteres, que no han existido antes y nuevas formas, que ocupan los nichos ecológicos antes desocupados debido a su carácter particular, como, por ejemplo: en el caso de los parásitos sociales, cuyos nichos son las especies parasitarias.

Tenemos la comprobación de esta idea en la existencia de las formas de vida especializadas, que representan derivados de los elementos no especializados, pertenecientes a las mismas líneas filogenéticas y que manifiestan cierta gradación, siendo los elementos terminales en la cadena de la especialización creciente los parásitos sociales, que carecen de sus propias obreras y tienen los rasgos de la a-gradación parasitaria.

El mundo orgánico marcha hacia su mayor diferenciación.

2. Los caracteres nuevos surgen del "interior" de los organismos y dependen en primer lugar de los factores intrínsecos. Esta idea la comprueba las formas de vida especializadas, que son distintas en diferentes partes del mundo aun en las regiones con las condiciones ambientales muy semejantes. Tenemos dos categorías de hechos. De un lado son las mismas formas de vida, como, por ejemplo, hormigas cazadoras u hormigas granívoras, las cuales manifiestan distintos niveles de su especialización, a causa de las diferentes raíces filogenéticas, que las produjeron (*Dorymyrmex* y *Cataglyphis*, *Pogonomyrmex* y *Messor*, etc.). De otro lado son las distintas formas de vida especializadas, que son bien desarrolladas en unas partes del mundo y ausentes en otras, como, por ejemplo, hormigas cultivadoras de hongos en América (*Attini*), hormigas tejedoras en los países paleotropicales (*Oecophylla*) u hormigas esclavizadoras en el hemisferio Norte (*Polyergus* y otros).

En este sentido observamos gran desigualdad en el desarrollo de la familia *Formicidae* en diferentes partes del mundo y grandes diferencias regionales, las cuales se puede atribuir solamente a las diferencias intrínsecas, propias para las ramas filogenéticas correspondientes.

3. El ambiente tiene gran importancia en el proceso de evolución como un conjunto de los factores de la selección natural. El ambiente desempeña el papel de un revelador de las potencialidades orgánicas y fijador de los caracteres hereditarios. Sin una base orgánica adecuada el ambiente por sí mismo no puede crear nada nuevo.

En este tren de ideas es necesario mencionar, que algunas de las diferencias arriba mencionadas podrían ser explicadas por la supuesta diferente edad geológica. Así, por ejemplo, se podría pensar, que **Dorymyrmex** y **Pogonomyrmex** como representantes de sus formas de vida especializadas respectivas, son menos evolucionadas en comparación con sus equivalentes en el Viejo Mundo, es decir, los géneros **Cataglyphis** y **Messor** respectivamente a causa de la **menor edad geológica del régimen árido en Sud América**. Sin embargo, en otros sentidos, la fauna de la Argentina, particularmente de sus regiones áridas es más evolucionada, que la del Viejo Mundo, lo que se puede comprobar refiriéndose a las cultivadoras de hongos de los géneros **Atta** y **Aeromyrmex**, los cuales son muy típicos también para las zonas áridas, a pesar de que los hongos, que cultivan estas hormigas son plantas mesófilas. El ambiente queda igual para todos, mientras unos grupos evolucionan más, otros menos en la misma área. No se puede buscar la explicación de las diferencias existentes en un factor que es igual para todos. Seguramente, las causas de las diferencias hay que buscarlas en los factores intrínsecos.

4. La interacción de los factores intrínsecos y ambientales crea y mantiene el estado actual de las cosas en sus diversas formas. Esta idea se refiere tanto a distintas unidades sistemáticas, representantes de sus líneas filogenéticas correspondientes, como de los conjuntos de organismos, desde las biocenosis elementales hasta los complejos faunísticos continentales.

Cada vez las especies se **adaptan** a las condiciones del ambiente, tanto físico como biocenótico, ocupando en un conjunto los nichos ecológicos, más o menos amplios. Las formas de adaptación pueden ser muy distintas. Las formas polivalentes pueden adaptarse a distintos tipos de ambiente sin cambiar sus rasgos morfológicos esenciales mientras otras forman las formas de vida especializadas con sus caracteres morfológicos correspondientes.

5. **No existe correspondencia completa entre la morfología y el modo de vida**. Por ejemplo, el tipo de la hormiga cazadora, es representado en la Argentina por las formas tanto terrícolas, como arborícolas y entre las terrícolas se puede observar los grupos, que son morfológicamente muy distintos, como, por ejemplo, **Dorymyrmex** de un lado y **Pseudomyrma denticollis** de otro. En otros casos esencialmente los mismos caracteres morfológicos pueden ser correlacionados con distintos modos de vida. Por ejemplo, dos especies de **Camponotus**: **bonariensis** y **substitutus** son muy parecidos una a otra, sin ninguna diferencia morfológica de carácter adaptativo, mientras la primera es una especie **arborícola** y otra **terrícola**. Lo mismo en el género **Pseudomyrma** con **denticollis** terrícola y **mutica** arborícola, que son morfológicamente muy semejantes. Los crite-

rics morfológicos no son suficientes para apreciar toda la amplitud de los fenómenos de evolución.

6. Distintos grupos sistemáticos, es decir, distintas líneas filogenéticas, manifiestan distintas tendencias evolutivas, siendo unas especializadas en un sentido y manifestando otras los fenómenos de la radiación adaptativa. Por ejemplo, los géneros: **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius** todos representan la misma forma de vida especializada, la de hormiga cazadora terrícola, mientras en el género **Pheidole** observamos una amplia gama de distintas especializaciones, al lado de los elementos no especializados. Algunos otros géneros ocupan una posición intermedia, siendo la radiación adaptativa poco acentuada (**Solenopsis**, **Pogonomyrmex**). Cada grupo tiene sus propios modales de evolución.

Las **tendencias generales** en este sentido se observan en los fenómenos de la reducción de los elementos morfológicos homónomos (ver en adelante), y en cierta gradación en el desarrollo de las formas de vida especializadas, siendo la cumbre de la evolución en este último sentido —los parásitos sociales sin obreras propias y con los rasgos de la degeneración morfológica. Estos casos se puede considerar como las manifestaciones de **paralelismo**.

7. En lo que se refiere a la evolución de las estructuras morfológicas se observan dos tendencias generales principales, las cuales son independientes una de otra y por eso completamente compatibles, es decir, la **reducción** de la cantidad de los elementos homónomos (artículos antenales, palpos maxilares y labiales) y la **especialización** de las estructuras, que en casos particulares se manifiesta en la **diferenciación** de los elementos homónomos con o sin reducción de su cantidad.

Las cantidades máximas de los artículos antenales son de 12 en obrera y hembra y 13 en macho. Estas cantidades se observan en todas las subfamilias en la Argentina excepto **Cerapachyinae** y **Pseudomyrminae**, donde el macho tiene la misma cantidad de artículos que la hembra. En las subfamilias: **Ponerinae**, **Myrmicinae**, **Dolichoderinae** y **Formicinae** la reducción prosigue en cada caso en forma paralela e independiente.

Los palpos tienen como máximo maxilares 6 y labiales 4 artículos. También en este caso la reducción prosigue en cada subfamilia en forma independiente.

8. Distintos caracteres morfológicos son **aparentemente independientes** y cada vez un organismo representa una combinación particular de los caracteres tanto primitivos, como más o menos evolucionados. Por ejemplo, las antenas son en la subfamilia **Ponerinae**, con pocas excepciones, primitivas, mientras los palpos tanto maxilares como labiales manifiestan una amplia gama de los fenómenos de reducción. En **Myrmicinae** evolucionan tanto antenas, como palpos, sin embargo, en forma aparen-

temente independiente. La subfamilia **Formicinae** tiene en general tanto las antenas como los palpos relativamente primitivos, mientras en otros sentidos es una subfamilia relativamente muy evolucionada.

No es posible establecer una jerarquía general de los niveles de evolución excepto para una parte de las líneas filogenéticas autóctonas. En general más bien debe tratarse de distintos planos de organización, los cuales estrictamente dicho no son comparables entre sí.

Tampoco, no es posible construir un esquema de las relaciones mútuas en forma de un "árbol filogenético", porque el panorama general se acerca más a un esquema de "reticulación" en el sentido Turrill. (W. B. Turrill.- *Evolution*, 1950, 4: 1-6).

9. Aun los sexos dentro de la misma línea filogenética pueden ser independientes en la evolución de sus caracteres morfológicos. Este fenómeno se lo ve en forma completamente clara en la nervadura del ala anterior en el grupo **Iridomyrmex-Dorymyrmex-Conomyrma**. Las figuras 23-26 dan una idea de las diferencias en este sentido.

A consecuencia el dimorfismo sexual tiene carácter **fluctuante**, en el sentido de que, la diferencia entre hembra y macho varía según la posición sistemática.

En lo que se refiere a la nervadura de alas, los machos ordinariamente manifiestan el grado de la reducción más avanzada en comparación con sus hembras correspondientes (naturalmente se trata de los casos cuando hay dimorfismo sexual en este sentido; en muchos casos el tipo de la nervadura es el mismo en ambos sexos).

En lo que se refiere a la reducción de los segmentos de los palpos maxilares y labiales, los machos pueden manifestar tanto la etapa más avanzada de la evolución (**Dolichoderinae, Brachymyrmex**), como la relativamente atrasada (**Ectatomma, Dinoponera, Neoponera, Monomorium** subg. **Notomyrmex**).

Una vez más tenemos la comprobación de la idea; de que los modales de la evolución siempre tienen sus rasgos particulares.

La causa muy probable de las diferencias sexuales reside en el hecho, de que los sexos tienen muy distinto valor biológico. Mientras la vida de una hembra dura mucho y el insecto necesita por eso adaptarse a las variables condiciones del ambiente, los machos mueren después del vuelo nupcial y su contacto con el mundo exterior es muy breve. Por eso los machos no necesitan tantas adaptaciones y pueden tanto evolucionar rápidamente, como, en otros casos, conservar los caracteres primitivos. Los machos dependen del ambiente mucho menos que las hembras y obreras.

10. En los grupos más primitivos, hay poca diferencia

entre hembra y obrera. En los grupos más evolucionados se observa a menudo el **polimorfismo** de obreras. Las formas del polimorfismo son muy diferentes así como la distancia entre los extremos. El esquema general del desarrollo del polimorfismo es el siguiente: 1º obreras monomorfas, poco distintas de sus hembras; 2º obreras variables con poca distancia entre los extremos y con todas las formas de transición; 3º obreras muy variables con gran distancia entre los extremos y todas las formas de obreras separadas por los intervalos netos, a menudo con las modificaciones secundarias de las obreras mayores, las cuales se transforman en "soldados", "dinergatogines", etc., los cuales son aproximadamente del tamaño de una hembra o un poco inferior; 5º obreras poco variables o aun monomorfas de tamaño mucho inferior en comparación con la hembra; 6º formas sin obreras, desaparecidas secundariamente en correlación con el parasitismo sexual temporario o definitivo.

En consecuencia tenemos una curva del polimorfismo con una parte ascendiente, la cual corresponde a diferenciación progresiva del polimorfismo y otra parte, la ulterior, descendiente, que significa la simplificación del polimorfismo hasta las avispas solitarias, las cuales fueron antecesores de hormigas. Este caso se puede interpretar como uno de los casos de la **reversibilidad del desarrollo**, en el sentido de que las etapas posteriores del desarrollo pueden ser hasta cierto grado parecido a los iniciales, perteneciendo sin embargo al nivel evolutivo superior.

11. Los fenómenos de la **reversibilidad parcial** no representan una excepción. En forma particular se puede observar cierta reversibilidad comparando los grupos secundarios con los que les han dado el origen. Así, por ejemplo, el grado de la diferenciación de los artículos antenales es inferior en **Eriopheidole** en comparación con **Pheidole obscurior** y en **Paranomyrma** inferior en comparación con **Selenopsis clytemnestra**. En el primero de estos casos llama la atención un fenómeno más, que acentúa el carácter particular de la evolución. La hembra de **Eriopheidole** tiene la cabeza muy distinta de la de **Pheidole obscurior** y al mismo tiempo hasta cierto grado parecida a la de la obrera de esta última especie. Cada grupo tiene sus propios modales de evolución y las reglas generales se realizan siempre en forma particular.

12. No existen ritmos **periódicos** en la evolución, sino más bien los momentos de los cambios más o menos bruscos y las épocas más o menos largas de la relativa tranquilidad.

Los datos referentes a ciertos caracteres morfológicos permiten comprobar esta idea. Por ejemplo, las cantidades de los segmentos de los palpos maxilares y labiales son muy estables y máximas en (con pocas excepciones) **Iridomyrmex**, **Araucomyrmex** y **Conomyrma**, y variables desde las cantidades

normales máximas hasta una mitad de ellas en el género **Dorymyrmex**. Estos datos se refieren solamente a los machos, siendo las cantidades máximas y estables en hembras y obreras. En el género **Dorymyrmex** tenemos la siguiente gradación.

	Macho	
	Cantidad de los segmentos	
	max.	lab.
Dorymyrmex baeri André	6	4
» exsanguis For.	5	3
» planidens Myar	4-5	3
» ensifer For.	3	2

El carácter que fué estable a lo largo de la línea filogenética se hizo bruscamente inestable en sus ramificaciones más avanzadas y solamente en macho, es decir en forma completamente particular.

Este fenómeno acentúa el carácter explosivo de la evolución discutido más detenidamente en otra oportunidad.

13. No existe una correlación simple entre la variabilidad y el progreso evolutivo. Cierta labilidad de la constitución hereditaria es una condición previa de la evolución caracterizándose los grupos con la constitución rígida por cierto estancamiento evolutivo. Sin embargo gran variabilidad puede ser compatible en casos particulares con poco progreso de evolución. Un ejemplo, nos ofrece el género **Pogonomyrmex** (**Pogonomyrmex** s. str.) con su variabilidad muy acentuada aun de los caracteres, que en otros grupos tienen gran valor taxonómico, como los caracteres relativamente muy estables, que es la nervadura del ala anterior. Aun la variabilidad intraespecífica alcanza amplitudes considerables. En **Pogonomyrmex brevibarbis** Em. se puede observar todas las variedades de la nervadura propias para el género en su totalidad. La variabilidad individual alcanza en este sentido su extremo. Al mismo tiempo es un género muy bien definido e inconfundible, aun con el género más cercano que es **Myrmica**, muy difundido en el hemisferio Norte. Ambos géneros forman un grupo primitivo y seguramente muy antiguo dentro de la subfamilia **Myrmicinae**.

A pesar de gran variabilidad no se observa ninguna evolución progresiva, manteniéndose el género en el mismo nivel evolutivo, sin originar los derivados más avanzados, como se lo puede observar en otras tribus de **Myrmicinae**, como **Pheidolini**, **Solenopsidini** y **Attini**. La variabilidad de **Pogonomyrmex** tiene el carácter de oscilaciones.

14. En las líneas filogenéticas autóctonas no se observan en el área estudiada las formas ancestrales de los elementos más evolucionados. Los elementos relativamente primitivos

dentro de estas líneas siempre representan ramificaciones laterales con sus caracteres particulares que no se encuentran en los elementos avanzados.

Iridomyrmex representa el género más primitivo para el grupo, que contiene los géneros **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, **Conomyrma**, **Forelius**, **Neoforelius**, siendo las antenas del macho especializadas en forma particular de modo, que no es posible derivar los géneros arriba mencionados de las especies nativas actuales del género **Iridomyrmex**. Todos los elementos están evolucionando con la diferencia, que mientras unos conservan el nivel relativamente bajo de su evolución, los otros suben a los niveles superiores. Los modales de la evolución siempre son distintos, particulares.

15. En ciertos grupos se observa el **aumento progresivo del tamaño** (ley de Dollo), que alcanza sus valores superiores en las especies más especializadas. Este fenómeno se lo puede observar en los siguientes grupos: **Iridomyrmex-Dorymyrmex**, **Elasmopheidole**, **Pheidole**, grupo **spininodis**, **Pheidole** grupo **bergi**, tribu **Attini**. En unos casos las especies de mayor tamaño son especializadas ecológicamente hasta el extremo y manifiestan ciertos rasgos morfológicos de su senilidad (**Dorymyrmex planidens**, la especie del tamaño más grande dentro de su género, relacionado ecológicamente con los arenales, con los rasgos teratológicos en la reducción de los palpos).

En otros casos las especies de mayor tamaño son evidentemente bien adaptadas al ambiente y a su modo de vivir, lo que comprueba su frecuencia dentro de las áreas respectivas (otros grupos arriba mencionados). A consecuencia, las áreas áridas tienen las especies de tamaño más grande, que las áreas húmedas (excepto **Attini**, donde no se observa esta tendencia).

16. A consecuencia de lo mencionado en el punto 6. (ver arriba) se puede llegar a conclusión de que distintos grupos se caracterizan por ciertas **predisposiciones** para evolucionar en uno u otro sentido, siendo los tipos de su especialización cada vez distintos. Sin embargo, estas "**predisposiciones**" no representan algo absolutamente fijo, pudiendo variar como otros caracteres morfológicos o biológicos. Una de las manifestaciones de tal variación representa el género **Pogonomyrmex**. Todas las especies de **Pogonomyrmex** s str. son granívoras. En este sentido el género tiene la dirección muy limitada de su evolución. Sin embargo, una especie **Pogonomyrmex cunicularius** Mayr es al mismo tiempo granívora y cazadora. Sus movimientos son más rápidos que los de otras especies y las patas relativamente largas. Tenemos entonces la etapa inicial del tipo particular de la especialización, una desviación del camino adoptado por el género desde los principios de su evolución. También las "**predisposiciones**" pueden cambiarse en el transcurso del tiempo.

En este tren de ideas es necesario mencionar además que las formas de vida de mayor especialización, tales como las hormigas tejedoras, esclavizadoras, parásitas sociales y cultivadoras de hongos pertenecen sólo a tres subfamilias, consideradas ordinariamente como las más evolucionadas dentro de la familia *Formicidae*, es decir: *Myrmicinae*, *Dolichoderinae*, *Formicinae*. Las cazadoras, que representan el nivel inferior de la especialización, son presentes en distintas formas en todas las sub-familias.

17. Se puede aceptar como criterio del progreso biológico la frecuencia de las formas correspondientes. Según este criterio las formas más frecuentes manifiestan mayor progreso biológico. Observando de este punto de vista la fauna de la Argentina llegamos a la conclusión de que existen 2 tipos de los grupos progresivos, siendo unos **especializados** y adaptados a modos de vida bien determinados, como, por ejemplo, muchas especies de *Phaidole*, toda la tribu *Cryptocerini*, *Attini*, grupo *Dorymyrmex*, *Myrmelachista*, y otros **no especializados**, cuyo modo de vida puede variar sin dejar los rasgos correspondientes en sus estructuras morfológicas, como se lo observa, en forma más clara en el género *Camponotus* (ver arriba punto 5.) y en formas menos acentuadas en *Pseudomyrma*, *Solenopsis*, etc.

Dos caminos principales llevan al éxito en la lucha por la existencia, el uno por intermedio de la especialización más o menos estricta y otro por medio de gran adaptabilidad sin especialización acentuada.

Ambos caminos en su conjunto contribuyen en la mayor diversificación de los fenómenos biológicos y a la mayor "suma de vida" en un área dada.

18. Entre los parásitos sociales que carecen de la casta obrera propia, es conveniente distinguir dos grupos, 1º los que tienen los rasgos morfológicos degenerativos, estando en el camino hacia su extinción ulterior (*Bruchomyrma*), y 2º los que no tienen los caracteres degenerativos, pudiendo evolucionar hacia adelante y adquirir con el tiempo sus propias obreras, transformándose en las unidades sistemáticas en todos sentidos normales. Esta última posibilidad necesita estudios y comprobaciones ulteriores.

Para los representantes de este último grupo es típico el fenómeno de la **reversibilidad** en el desarrollo de ciertos caracteres (ver arriba, punto 11.). Para seguir adelante es necesario, en los casos particulares, hacer un paso hacia atrás, lo que permite deshacerse de ciertos caracteres de la especialización exagerada.

19. A base de las ideas expuestas en los puntos 2 y 3 (ver arriba) con respecto al valor de los factores intrínsecos y ambientales en la evolución, llegamos a la conclusión de que los **fac-**

tores más favorables para la evolución de los conjuntos faunísticos son: 1º las condiciones ambientales estables y relativamente favorables para las funciones biológicas del organismo, es decir sin extremos acentuados; 2º densidad de población elevada; 3º grandes posibilidades del intercambio faunístico por medio de migraciones, es decir grandes y continuas áreas sin barreras considerables. Estas son las condiciones, que favorecen el desenvolvimiento de las potencialidades intrínsecas. Al contrario, las regiones con las condiciones ambientales muy variables, inestables, áreas aisladas relativamente poco pobladas son desfavorables para la evolución progresiva de sus conjuntos faunísticos. La comprobación de estas ideas nos ofrecen los tres conjuntos faunísticos, representados en la fauna de la Argentina, es decir; 1º el conjunto mesófilo tropical, más evolucionado, más complejo y más diversificado de todos; 2º el conjunto xerófilo argentino, relativamente pobre de especies, muchas de las cuales manifiestan los rasgos de la especialización bien acentuada y 3º el conjunto mesófilo argentino-chileno, más pobre de todos de especies que son nada o poco especializadas, contrarrestando las influencias adversas del ambiente por medio de su reproducción (multiplicación) intensa. Los géneros más típicos para el conjunto mesófilo argentino-chileno *Lasiophanes* y *Monomorium*, subg. *Notomyrmex* representan los elementos menos evolucionados en la fauna de la Argentina en toda la subfamilia *Formicinae* el primero y en la tribu *Solenopsidini* el último, y todo el conjunto representa un relicto muy empobrecido de la antigua fauna neotropical.

20. La fauna de Sud América es en general relativamente homogénea y sus divisiones secundarias principales corresponden esencialmente a las divisiones ecológicas del territorio continental. A consecuencia se puede distinguir tres zonas principales que son al mismo tiempo ecológicas y faunísticas, corriendo aproximadamente en el sentido meridional: 1º la zona Oeste húmeda al sur del paralelo 38º S. y al oeste del intervalo entre los meridianos 70-72º; 2º la zona intermedia árida, que se extiende desde el extremo sur de la Patagonia hasta el límite ecuatorial del país y aun mucho más hacia el Norte; 3º la zona este húmeda, sin límite neto con la zona anterior, sustituido por una amplia zona de transición muy ancha en el área del Chaco, más angosta en la región de las Sierras de Córdoba y San Luis.

Las raíces filogenéticas más profundas están siempre en las regiones relativamente húmedas con la vegetación mesófila, representando los elementos faunísticos de la zona árida los derivados de sus antecesores mesófilos, lo que manifiestan las relaciones entre: 1º *Iridomyrmex* y grupos *Dorymyrmex* y *Forelius*; 2º *Ephebomyrmex* y *Pogonomyrmex* s. str.; 3º grupos primitivos de *Pheidole* y las formas especializadas, cazadoras y grani-

voras de los grupos *bergi* y *spininodis*; 4º especies arborícolas de *Pseudomyrma* y la especie *P. denticollis*; 5º *Ectatomma opaciventre* y *E. quadridens*, etc.

21. Las tendencias evolutivas en lo que se refiere a la disposición geográfica se manifiestan en las tendencias hacia la **conquista de nuevos terrenos**. El elemento más activo en este sentido lo representa la fauna mesófila tropical, que tiene algunos representantes, relativamente poco modificados en la zona árida (***Camponotus punctulatus*, *Acromyrmex lobicornis***). En otros casos los componentes de la fauna de la zona árida representan distintas especies, ordinariamente especializadas, las que conservan los rasgos de su parentesco con la fauna mesófila tropical (especies de ***Elasmopheidole* y *Pheidole***, ver arriba punto 15).

La fauna mesófila argentino-chilena es mucho menos activa en la conquista de la zona árida, penetrando en sus partes marginales solamente ***Lasiophanes picinus*, *Araucomyrmex* y *Camponotus distinguendus***. La fauna de la zona árida, con las raíces filogenéticas más profundas en el ambiente húmedo, al lado de progresiva adaptación a las condiciones del ambiente árido, manifiesta ciertas tendencias hacia la conquista de los terrenos relativamente húmedos, como un fenómeno secundario. Este fenómeno puede ser observado en las especies del género ***Conomyrma***, algunas especies de ***Forelius***, así como en ciertos grupos de ***Pogonomyrma* s. str. (*coarctatus* en primer lugar y además *cunicularius*)**.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE EVOLUTIVEN TENDENZEN DER AMEISEN DES AUSTRALEN TEIL VON SÜD AMERIKA

Die Arbeit enthaelt die Ergebnisse der morphologischen, bionomischen, oekologischen und zoogeographischen Forschungen ueber die Ameisen Argentiniens.

Die Hauptschulssfolgerungen sind die folgenden.

1. Die Evolution ist grundsatzlich ein System der biologischen Vorgaenge, wobei im Laufe der Entwicklung immer neue Eigenschaften und neue Formen hervortreten. Die allgemeine Tendenz der Entwicklung richtet sich nach der fortschreitenden Integration der Komplexe und Differenziation ihrer Teile.

2. Die Hauptfaktoren der Entwicklung sind erstens im "Innern" der Organismen zu suchen und zwar in den physiologischen und genetischen Vorgaengen, nicht aber in den Einfluessen der Umwelt. Das beweisen u. a. die spezialisierten

Lebensformen und die Eigenschaften ihrer Entwicklung in verschiedenen Erdteilen (Tabelle 2, p. 105).

3. Die Rolle der Umgebung ist grundsätzlich selektiv. Wenn die Organismen keine "Neigung" zur Evolution besitzen, kann die Umgebung allein nichts positives dazu tun. Demzufolge sind die Spezialisierungsniveaux der nach ihrer Ursprung verschiedener Vertreter einer und derselben Lebensform auch verschieden.

4. Das wirkliche Panorama der organischen Welt ist ein Ergebnis der Wechselbeziehungen zwischen den Organismen und ihrer Umwelt, wobei die Organismen eine aktive Rolle spielen. Diese Wechselbeziehungen sind so wie fuer das Erhalten des momentanen Gleichgewichtes der Natur, wie auch fuer ihre fortschreitende Entwicklung verantwortlich.

5. Es gibt keine direkte, allgemein gueltige Korrelation zwischen den morphologischen Eigenschaften und Lebensformen, so dass die Vertreter verschiedener Lebensformen sich voneinander nur durch sekundaere Charaktere adaptiver Natur unterscheiden koennen (z. B., die Jaegerameisen und Samensammler der Gattung **Pheidole**), waehrend die Vertreter einer und derselben Lebensform morphologisch sehr verschieden sein koennen (z. B. Jaegerameisen der Gattungen: **Pseudomyrma**, **Pheidole**, und **Azteca**).

6. Verschiedene phylogenetischen Linien, bzw. systematische Einheiten zeigen verschiedene evolutive Tendenzen. Waehrend einige mehr oder weniger einseitig spezialisiert sind (z. B. **Araucomyrmex**, **Dorymyrmex**, — **Conomyrma** — **Komplex**), ist fuer die anderen die adaptive Radiation sehr typisch (z. B. die Gattung **Pheidole**).

Jede Gruppe hat ihre eigenen Entwicklungsweisen.

7. In der Evolution der morphologischen Strukturen beobachtet man zwei Tendenzen, und zwar, einerseits die **Reduktion** der Anzahl der homonomen Elemente (Antennen — und Tarsenglieder), und andererseits ihre **Differenziation**. Anscheinend sind die beiden voneinander unabhængig, so dass man in speziellen Faellen entweder die Reduktion ohne Differenziation (z. B. Tasterglieder in einigen Gruppen von **Ponerinae** und **Myrmicinae**), oder umgekehrt fortgeschrittene Differenziation ohne Reduktion (die Gattung **Dorymyrmex**) beobachten kann.

8. Jedes Mal stellt ein Organismus eine besondere Kombination der primitiven und sekundaeren Charaktere dar, so dass eine exakte Kategorisation der Evolutionsniveaux unmoeglich scheint. Zum Beispiel sind die Taster in einigen Gruppen von der Unterfamilie **Ponerinae** stark reduziert, waehrend sie in den argentinischen **Formicinae** viel primitivere Zuege aufweisen. In allgemeinen aber sind die **Formicinen**, trotz ihrer verhaeltnismaessig primitiven Strukturen viel mehr fortgeschritten als die Ponerinen. Die Art und Weise der Entwick-

lung ist verschieden je nach der Gruppe und ihrem momentanem Zustand.

9. Sogar die Geschlechter einer und derselben Art koennen zum Teil verschiedene Entwicklungstendenzen aufweisen, so dass sich gewisse Merkmale augenscheinlich unabhaengig entwickeln koennen (siehe Fig. 39, 40, 72; **Iridomyrmex-Dormomyrmex-Conomyrma** Komplex). Deshalb ist der **Sexualdimorphismus** fulktuierend und die Unterschiede der sekundaeren Charaktere sind bald groesser, bald kleiner.

Es gibt eine deutliche Tendenz zur Verminderung des **Sexualdimorphismus** in den hoeheren Gruppen (**Formicinae, Attini**), sowie, und sogar in mehr akzentuierter Form in **Sozialparasiten**, — die Erscheinung, die man in Zusammenhang mit der fortschreitenden Entwicklung des Gesellschaftsleben stellen kann.

10. Der **Polymorphismus** der Arbeiterinnen zeigt nicht nur die Tendenzen zur maximalen Differenziation (z. B. in **Atta**), sondern auch die weiteren Tendenzen zur Vereinfachung durch den sekundaeren **Monomorphismus** der Arbeiterinnen (einige Arten der Gattung **Solenopsis**) bis einschliesslich vollkommenes Verschwinden der Arbeiterinnenkaste in **Sozialparasiten**.

11. Diese **Reversibilitaetsphaenomene** stehen nicht allein. In gewissen **Sozialparasiten** (**Paranomyrma, Eriopheidole**) beobachtet man die sekundaer primitiveren Strukturen, wie z. B. den niedrigeren Differenzierungsgrad der Antennenglieder, was keinesfalls im Zusammenhang mit der parasitaeren Degeneration gestellt werden kann. Die beiden oben genannten Gattungen sind in jedem Sinne normale Ameisen, so, dass sich die Frage aufstellt, ob es nicht in diesem Falle um neu erstandene Gattungen handelt, die ihre eigenen Arbeiterinnen phylogenetisch noch nicht erworben haben.

12. Es gibt keine deutliche **Periodizitaet** in der Evolution, sondern dauernde Perioden relativer Ruhe und Epochen der "explosiven" Entwicklung. Die sonst scheinbar fest stabilisierten Merkmale koennen bisweilen sekundaer instabil werden und grosse Veraenderlichkeit nicht nur innerhalb Gattungen, sondern auch gewisser Arten aufweisen (z. B. **Maxillar** — und **Labialtaster** in einigen **Dorymyrmex** — Arten).

13. Es gibt keine einfache **Korrelation** zwischen der **Variabilitaet** und dem evolutiven Fortschritt. Gewisse **Labilitaet** der morphologischen Konstitution erleichtert die evolutiven Umwandlungen. Nicht immer aber ist diese **Labilitaet** mit dem Fortschritt verbunden (z. B. in der Gattung **Pogonomyrmex**).

14. In den autochtonen phylogenetischen Linien, die in dem erforschten Areal vorhanden sind, wurden die **ancestralen Formen**, **Vorgaenger** der gegenwaertigen spezialisierten **Elemente**, nicht nachgewiesen.

Die verhaeltnismaessig primitiveren Elemente stellen immer seitliche Abzweigungen des gemeinsamen Stammes dar (z. B. **Tapinomini-Komplex**).

15. In gewissen Gruppen beobachtet man einen Zuwachs der individuellen Koerpergrosse, die ihre kulminanten Punkte in mehr spezialisierten Formen erreicht (Dollo'sches Gesetz). Dies Erscheinungen kann man in den Gattungen **Elasmopheidole**, **Pheidole**, in der Tribus **Attini** sowie in dem **Tapinomini-Komplex** beobachten.

In einigen Faellen sind die groesseren Formen als Dominante in entsprechenden faunistischen Komplexen vorhanden. Das bedeutet, dass diese Erscheinung als eine Form der adaptiven Entwicklung betrachtet werden kann und zwar in den ariden Gebieten (Samensammler der Gattung **Elasmopheidole**, und der Gruppe **Pheidole spininodis** Mayr Jaegerameisen der Gruppe **Pheidole bergi** Mayr).

16. Als eine Folge der in dem Punkt 6 erwahnten Tatsachen, koennte man schliessen, dass die evolutiven "Neigungen" (P. 3) etwas festes, vom Anfang an mit bestimmten Gruppen verbundenes darstellen. In der Wirklichkeit ist es nicht so. Diese "Neigungen" sind mehr als Reaktionsnormen zu betrachten, die phylogenetisch entstehen und sich sowohl fortschreitend, wie auch rueckschreitend entwickeln koennen. Das sind spezifische Charaktere, die, wie alle anderen, den Erbkomplex einverleibend, die parallele Entwicklung aehnlicher Erscheinungen unabhaengig in verschiedenen Abzweigungen desselben phylogenetischen Stammes verursachen (z. B. Sozialparasiten in der Unterfamilie **Myrmicinae**).

17. Man kann als Kriterium des biologischen Fortschrittes die Frequenz und den Individuenreichtum entsprechender Elemente annehmen. Von diesem Standpunkt sind die Dominante als mehr fortgeschrittene Elemente anzuerkennen, obgleich mehrmals ihre morphologischen Strukturen verhaeltnismaessig primitiv scheinen koennen (z. B. die Arten der Gattung **Camponotus**). Jede Gruppe hat ihre eigene Entwicklungs- und Anpassungsweise. Die negativen Folgerungen des relativen morphologischen Primitivismus koennen durch die fortgeschrittenen bionomischen und anderen Eigenschaften kompensiert werden, so dass bisweilen die morphologisch primitiven Formen als Dominante hervortreten, waehrend die akzentuierte Spezialisierung oft zur spaeteren Austilgung fuehrt. Trotz alledem sind mehrere hochspezialisierte Elemente der argentinischen Ameisenfauna gegenwaertig vollkommen lebensfaehig und zeigen keine degenerativen Zuege (vielleicht mit einzelnen Ausnahmen in der Gattung **Dorymyrmex**, und zwar in den Artengruppen **ensifer** und **planidens**).

18. Es gibt zwei Gruppen der Sozialparasiten. Die eine Gruppe besteht aus obligatorischen Sozialparasiten mit degene-

rativen morphologischen Zuegen. Die Ameisen dieser Gruppe stehen vermutlich am traurigen Ende einer Entwicklung ohne Ausweg (in Argentinien die Gattung **Bruchomyrma**). Die Sozialparasiten der zweiten Gruppe, die keine nennenswerte spezialisierten Merkmale aufweisen, befinden sich erst am Beginn ihrer weiteren Entwicklung und haben gute Aussicht fuer die Zukunft als Beginner neuer phylogenetischen Linien (**Eriopheidole**, **Paranomyrma**, vielleicht auch **Labouchena** und **Pseudoatta**).

19. Die guenstigen Faktoren der Entwicklung der faunistischen Komplexe sind: 1° bestaendige und fuer das Leben verhaeltnismaessig guenstige Umweltbedingungen; 2° erhoehete Bevoelkerungsdichte; 3° grosse Migratiosmoeglichkeiten.

In diesen Sinne befindet sich unter den guenstigsten Bedingungen die neotropikal mesophyle Ameisenfauna, die die formenreichste ist und sowie aus den mehr oder weniger fortgeschrittenen, wie auch aus den rueckstaendigen Formen, zum Teil Relikten zusammengesetzt ist. Weniger guenstig sind die Verhaeltnisse in der ariden Zone, wo nur die an vorherrschende Trockenheit angepassten spezialisierte Formen leben koennen. Deshalb ist die xerophyle Ameisenfauna verhaeltnismaessig formenarm, obgleich die Individuenzahlen der Dominante sehr hoch sein koennen.

Die mesophyle Fauna Westpatagoniens existiert unter sehr unguenstigen Bedingungen in einem scharf begrenztem Areal. Diese Fauna hat ausserdem in der geologischen Vergangenheit viel von den Ausbruechen der vulkanischen Asche und Vereisungen gelitten. Deshalb ist diese Fauna arm an Formen und Individuen und besteht aus den verhaeltnismaessig primitiven Elementen die in ihrer Gesamtheit einen stark verarmten und sehr wenig fortgeschrittenen Ueberbleibsel der uralten mesophylen neotropikalischen Fauna darstellt.

20. Die Ameisenfauna Sued-Amerikas ist verhaeltnismaessig einfoermig und ihre sekundaeren Unterabteilungen sind nicht nur historisch, sondern **oekologisch** bedigt. In Argentinien entsprechen diesen Unterabteilungen die meridionalen Zonen, und zwar: 1° die westlichste Westpatagonische Zone, die zwischen den Meridianen 70° und 72° liegt; 2° die innerargentinische trockene Zone, die auch nach Nordchile und Bolivien uebergreift; 3° die oestliche feuchte Zone. Mehr oder weniger scharfe Grenzen gibt es nur im Westpatagonien und im Gebirge des Nordwestens, waehrend man in den Niederungen immer mehr oder weniger breite Uebergangszonen mit ensprechender Zusammensetzung der faunistischen Komplexe beobachtet.

Die tieferen phylogenetischen Wurzeln liegen immer in den feuchteren Gebieten, waehrend die eigentliche Fauna der ariden Zone, obgleich unzweifelhaft sehr alt, von den spezialisierten und an die Trockenheit angepassten Nachkommen ihrer

noch aelteren mesophylen Vorahnen zusammengesetzt ist (z. B. **Tapinomini-Komplex**, **Solenopsidini Pheidolini**).

21. Die evolutiven Tendenzen finden mit Bezug auf die geographische Ausbreitung ihren Ausdruck in der Eroberung neuer Lebensraeume.

In diesem Sinne ist die neotropikale mesophyle Fauna die aktivste. Ihre aggressiveren Elemente sind schon nach Patagonien vorgedrungen, sich an die Bedingungen der trockeneren Gelaende anpassend und bisweilen ihre morphologischen Strukturen gruendlich umbauend. Gegenwaertig stehen ihre Vorposten (**Acromyrmex lobicornis**, **Camponotus punctulatus** u. a.) fast an der Grenze des feuchten Westpatagoniens, ohne bis jetzt in diese Zone einzudringen.

Die Anpassungsvorgaenge haben viel zur Entwicklung neuer Artengruppen beigetragen, so dass das argentinische Territorium als ein wichtiges sekundaeres Zentrum der Formenbildung fuer die urspruenglich mesophylen tropikal en Elemente betrachtet werden soll.

Die schon hochspezialisierte Fauna der ariden Zone ist weniger aktiv in der Eroberung von neuen Lebensraeumen. Trotzdem, haben auch die Elemente, die sich in Argentinien, als in ihrem Hauptzentrum, besonders reich entwickelt haben, ihre mehr oder weniger weit abgetrennten Verwandte in dem offenen Gelaende der feuchteren Gebiete, bis einschliesslich in der feuchten tropikalischen Waldzone (B. **Pogonomyrmex**, **Conomyrma**).

Am wenigsten aktiv ist die mesophyle Ameisenfauna Westpatagoniens, die gegenwaertig mehr als ein Relikten-Komplex, ohne ausgesprochene Ausbreitungstendenzen in ihrem oekologisch scharf begrenzten Raum existieren kann.

Die eigentuemlichen klimatischen Verhaeltnisse Westpatagoniens schaffen fuer diese Fauna einen effektiven Schutz gegen die Konkurrenz der urspruenglich mesophylen neotropikal en Elemente, die sich schon sekundaer an die Bedingungen der ariden Zone angepasst haben und jetzt, um Westpatagonien erfolgreich zu erobern, die Richtung ihrer adaptativen Entwicklung wechseln sollen.

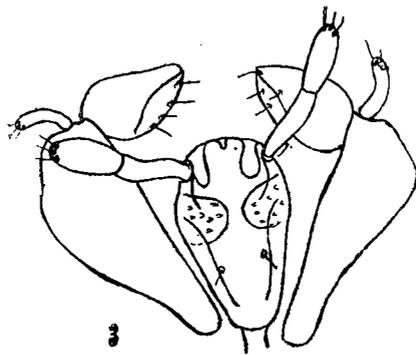
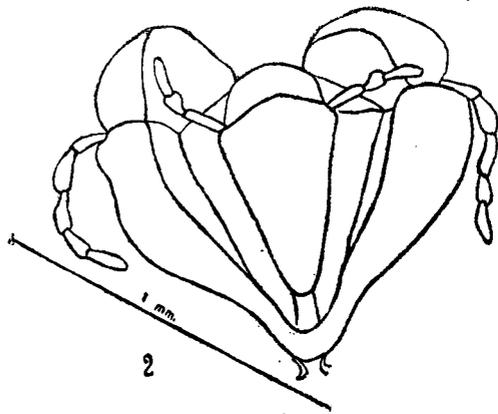
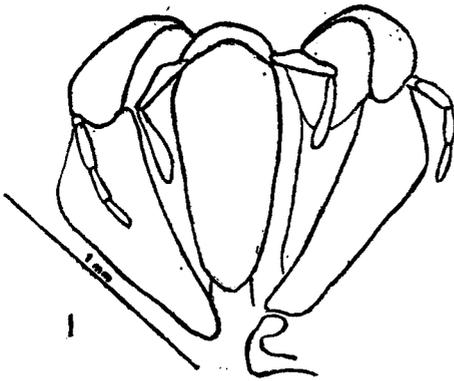
Die gegenwaertige Lage an der Grenze Westpatagoniens beweist, dass es keine ununterbrochenen und die Areale solcher oekologisch polyvalenten Artengruppen durchkreuzenden Gerstroemungen gibt.

DIBUJOS

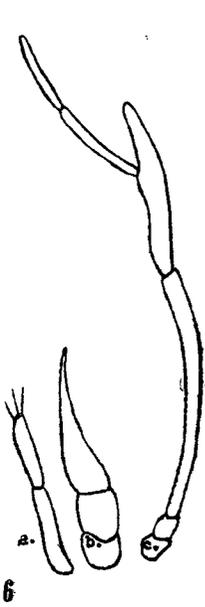
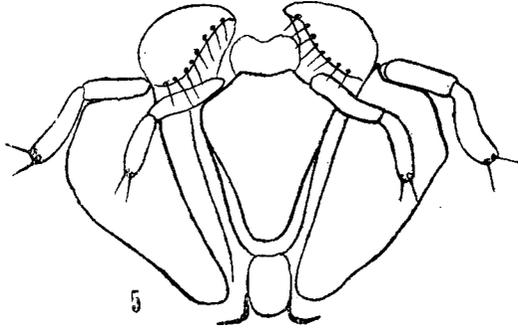
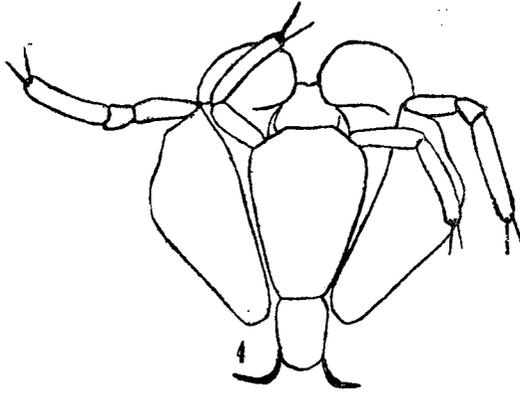
1. Palpos maxilares y labiales. *Atta sexdens* L.
 2. Palpos maxilares y labiales. *Cephalotes atratus* L.
 3. Palpos maxilares y labiales *Solenopsis granivora* Kusnezov
 4. Palpos maxilares y labiales. *Carebarella bicolor* Emery
 5. Palpos maxilares y labiales. *Monomorium bidentatum* Mayr
 6. Palpos maxilares y labiales. *Dorymyrmex ensifer* Forel
 7. Antenas de macho. *Acanthoponera* sp. No. 7090
 8. Antenas de macho. *Pheidole* sp. No. 7089
 9. Antenas de macho. *Solenopsis* sp. No. 7088
 10. Antenas de macho *Ectatomma guardridens* F.
 11. Antenas de obrera. *Oligomyrmex bruchi* Sants.
 12. Cabeza de soldado. *Solenopsis wasmanni* Emery
 13. Antena de macho *Iridomyrmex humilis* Mayr.
 14. Ala anterior. *Acanthostichus* sp. No. 4546
 15. Ala anterior. *Dinoponera australis* Emery
 16. Ala anterior. *Holcoponera striatula* Mayr
 17. *Pogonomyrmex*; evolución de la nervadura en el campo cubital del ala anterior.
 18. Ala anterior, *Elasmopheidole aberrnas* Mayr
 19. Ala anterior, *Pheidole auropilosa* Mayr
 20. Ala anterior, *Elasmopheidole aberrnas* Mayr
 21. Variabilidad individual de la nervadura en *Eriopheidole symbiotica*.
 22. El campo anal del ala anterior en *Mycetophylax* (arriba, tipo común en todas hormigas excepto *Attini* superiores) y *Trachymyrmex* (abajo).
 23. Ala anterior, *Araucomyrmex tener* Mayr (hembra, como en los Nos. 24, 25, 26).
 24. Ala anterior, *Dorymyrmex ensifer* Forel.
 25. Ala anterior *Conomyrma tharacica* Santschi.
 26. Ala anterior *Conomyrma pyramica* Roger.
 27. Ala anterior *Forelius grandis* Forel (macho).
 28. Ala anterior, *Conomyrma thoracica* Santschi (macho).
 29. Ala anterior, *Dorymyrmex planidens* Mayr (macho).
 30. Ala anterior, *Lasiophanes nigriventris* Spinola.
 31. Ala anterior, *Myrmelachista vicina* Kusnezov
 32. Ala anterior, *Prenolepis fulva* Mayr
 33. Ala anterior, *Camponotus bonariensis* Mayr
 34. Reducción de la nervadura del ala anterior en el grupo *Iridomyrmex-Conomyrma*; curvas de reducción en hembra y macho.
 35. Reducción de la nervadura del ala anterior en el grupo *Iridomyrmex-Conomyrma*; diferencia entre la nervadura en macho y hembra.
- En las figuras 34 y 35 la escala es convencional. El aspecto

morfológico de los niveles de reducción 2,3,4 y 5 corresponde a las figuras 23, 24, 25, 26 respectivamente en hembra y fig. 28 y 29 en macho.

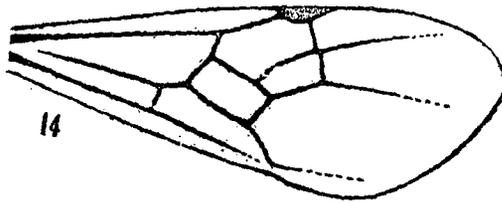
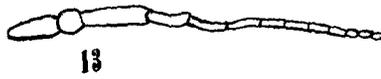
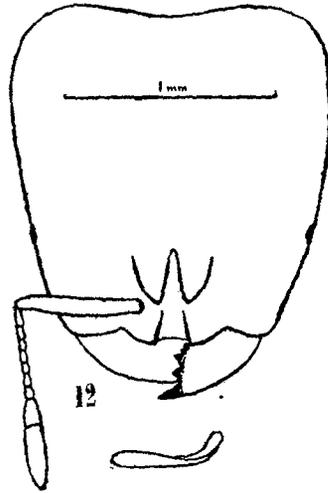
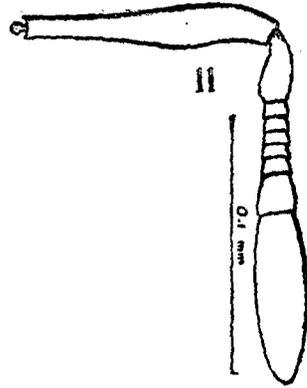
36. Relaciones entre las **Solenopsidini** argentinas.
- 37.a Esquema de polimorfismo, **Platythyrea**
- 37.b Esquema de polimorfismo, **Acanthoponera**
- 38.a Esquema de polimorfismo, **Odontomachus**
- 38.b Esquema de polimorfismo, **Dinoponera**
39. Esquema de polimorfismo **Acanthostichus**
40. Esquema de polimorfismo, **Eciton**
41. Esquema de polimorfismo, **Pseudomyrma**
- 42.a Esquema de polimorfismo, **Pheidole**
- 42.b Esquema de polimorfismo, **Eriopheidole**
43. Esquema de polimorfismo, **Creumatogaster (Orthocrema)**
44. Esquema de polimorfismo, **Wasmannia auropunctata** Rog.
45. Esquema de polimorfismo, **Monomorium (Notomyrmex)**..
46. Esquema de polimorfismo, **Solenopsis clytemnestra** Emery
47. Esquema de polimorfismo, **Solenopsis patagonica** Emery
48. Esquema de polimorfismo, **Solenopsis wasmanni** Emery
49. Esquema de polimorfismo, **Solenopsis saevissima** F. Sm.
50. Esquema de polimorfismo, **Carebarella bicolor** Emery
51. Esquema de polimorfismo, **Oligomyrmex bruchi** Santschi
- 52.a Esquema de polimorfismo, **Labauchena**
- 52.b Esquema de polimorfismo, **Paranamyrmex**
53. Esquema de polimorfismo, **Cyphomyrmex**
54. Esquema de polimorfismo, **Pseudoatta**
55. Esquema de polimorfismo, **Atta**

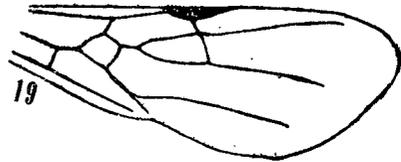
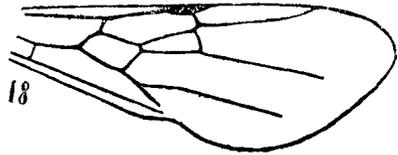
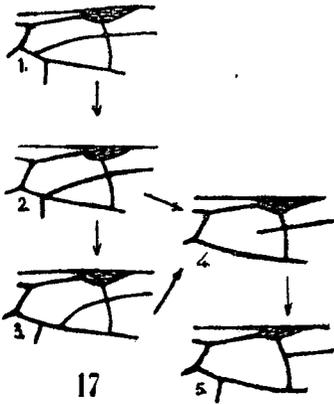
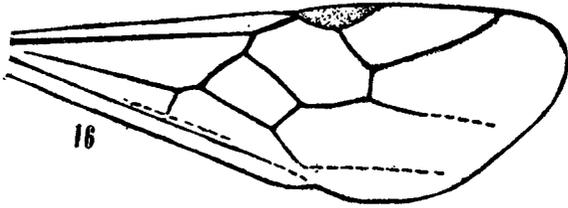
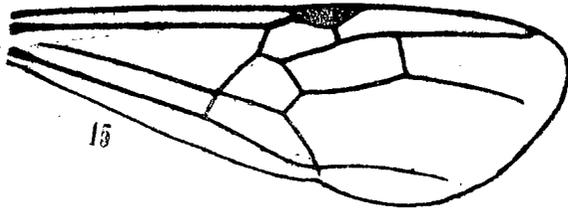


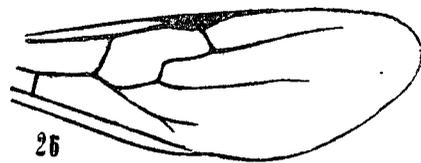
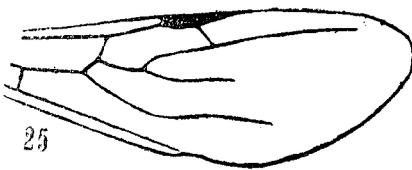
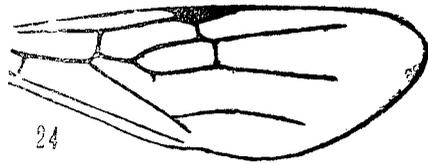
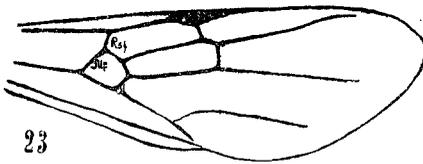
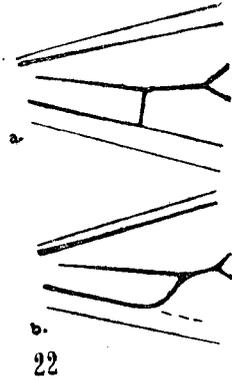
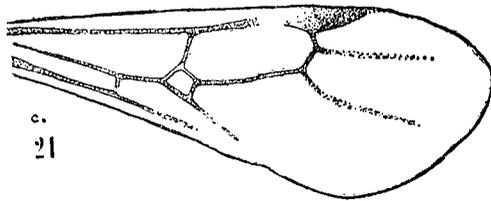
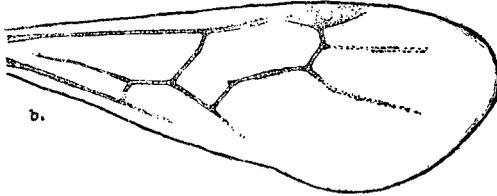
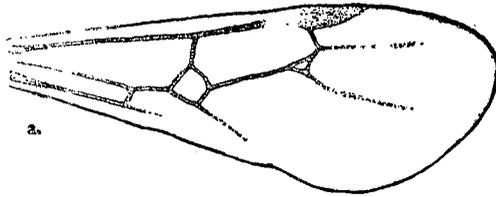
II

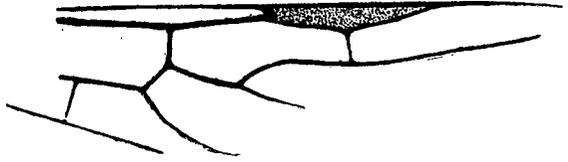


III

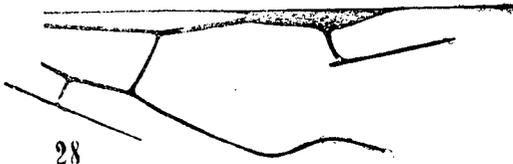




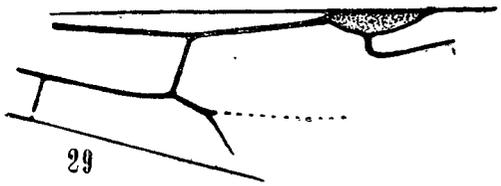




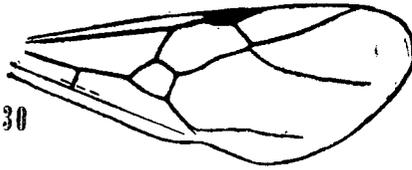
27



28



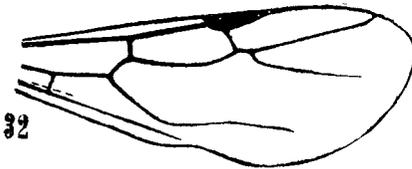
29



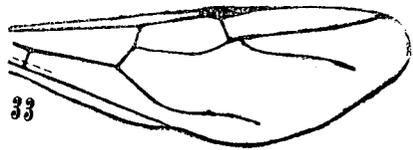
30



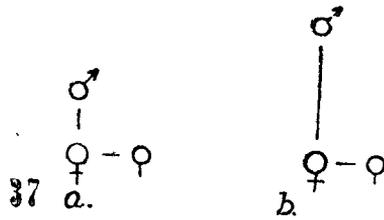
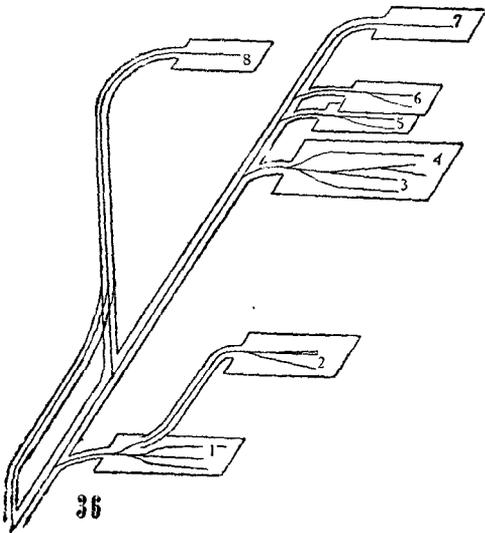
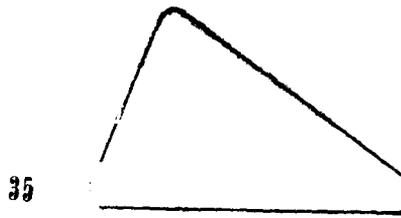
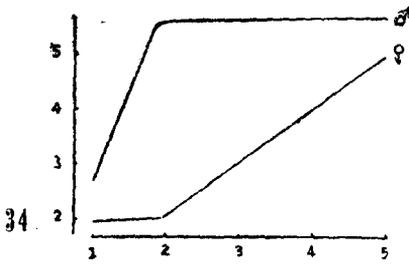
31



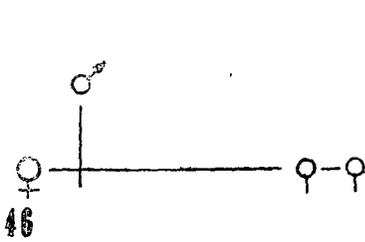
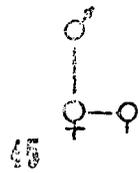
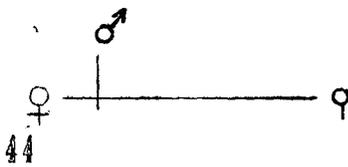
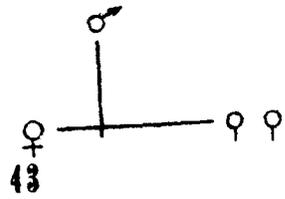
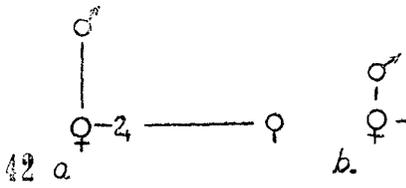
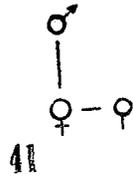
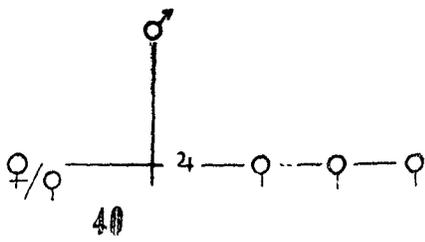
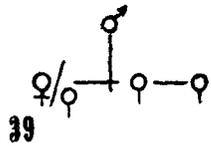
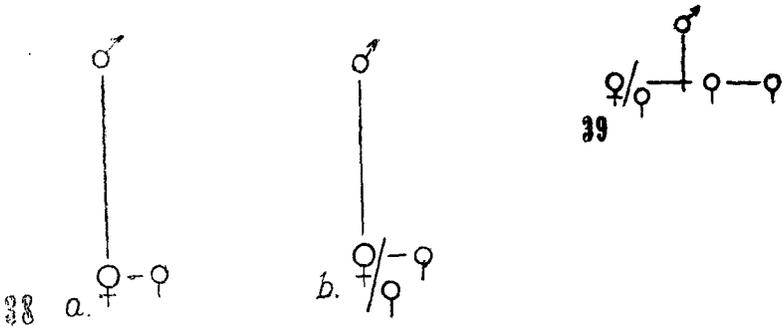
32

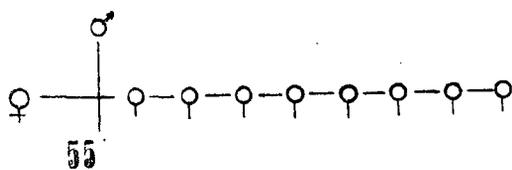
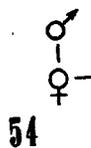
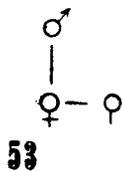
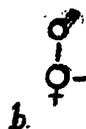
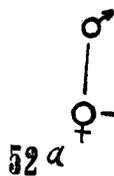
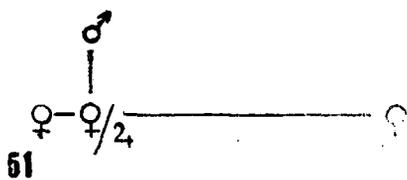
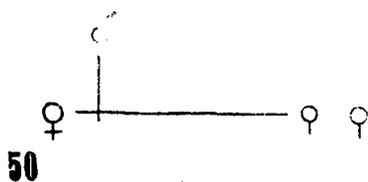
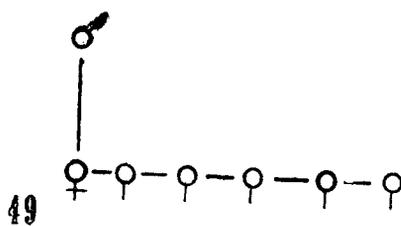
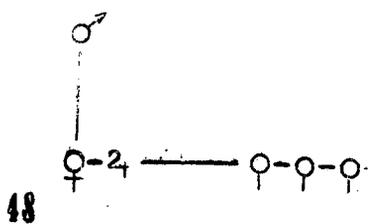


33



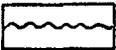
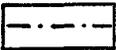
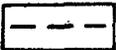
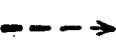
VIII



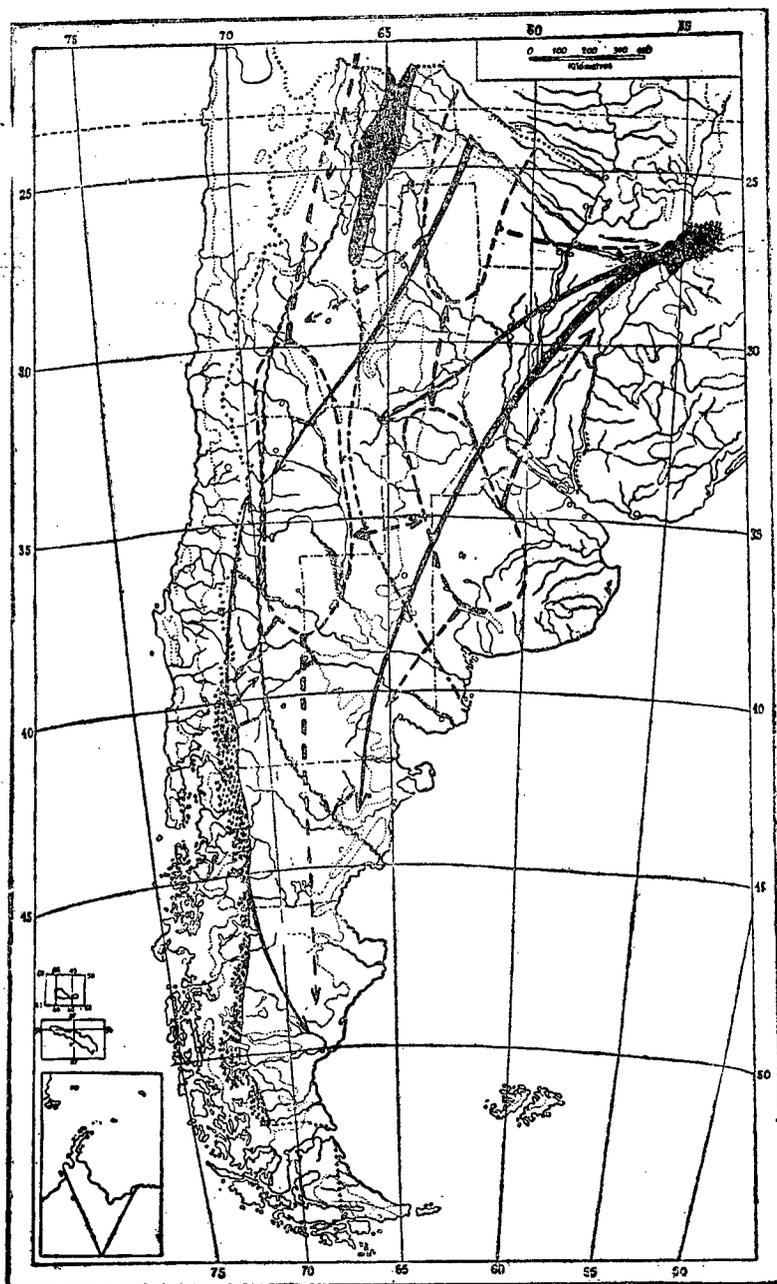


EXPLICACIONES PARA EL MAPA

Interferencias faunísticas en el territorio de la parte austral de Sud América

- | | | |
|---|---|---|
| 1.—Núcleos empobrecidos de la fauna mesófila tropical. |  | 1 |
| 2.—Área de la fauna mesófila patagónica. |  | 2 |
| 3.—Límite suroeste de la zona de la influencia de la fauna mesófila tropical, siendo sus representantes secundariamente transformados al pasar al interior de la Argentina. |  | 3 |
| 4.—Límite este de la zona árida propiamente dicho. |  | 4 |
| 5.—Centro de la formación autóctonas: a.—chaqueño en el norte, b.—pampeano en el sureste y c.—subandino en el oeste. |  | 5 |
| 6.—(Flechas interrumpidas)—direcciones de las acciones e interacciones de los centros autóctonos. |  | 6 |
| 7.—(Flechas no interrumpidas)—lo mismo de las faunas mesófilas: a.—neotropical hacia el sur oeste, b.—patagónica, hacia el norte, sur y este. |  | 7 |

El mapa debe considerarse como una esquema, siendo la realidad mucho más complicada. Los centros chaqueño y pampeano son áridos o semihúmedos. El centro subandino es muy árido, caracterizándose por el desarrollo de las líneas filogenéticas autóctonas, en primer lugar, las representadas por los géneros *Pogonomyrmex* y *Dorymyrmex*. Las influencias de la fauna mesófila brasileña son dirigidas en general hacia el suroeste, las del centro subandino en el sentido meridional es decir hacia el norte y hacia el sur.



Interferencias faunísticas en el territorio de la Argentina.

INDICE

Prefacio	86
Generalidades	87
Diferenciación de la familia Formicidae en diferentes partes del mundo	96
Tendencias evolutivas	101
a) las tendencias evolutivas de las estructuras morfológicas	103
1.— Palpos	104
2.— Antenas	115
3.— Alas	121
b) Polimorfismo y los fenómenos relacionados	134
1.— Diferencia sexual de tamaño y las relaciones cuantitativas entre los sexos	141
2.— Las hembras ápteras	145
3.— Cantidad de individuos en una colonia y polimorfismo de obreras	147
4.— Soldados en las colonias de hormigas	148
5.— Desarrollo de polimorfismo en distintas subfamilias	150
6.— Dimorfismo sexual en los parásitos sociales	151
c) Ecología	153
d) Formas de vida especializadas	160
e) Parásitas sociales y sus tendencias evolutivas	167
f) Dispersión geográfica	171
7.— Invasores	178
Consideraciones finales	182
Resumen en alemán	192
Ilustraciones	197 (I—IX)

LA FAUNA MIRMECOLOGICA DE BOLIVIA

Por el Dr. Nicolás Kusnezov

Instituto Miguel Lillo.—Universidad
Nacional de Tucumán. Argentina.

Las hormigas de Bolivia son todavía poco conocidas. Los estudios del Dr. H. Marcus, que abarcan distintos aspectos de mirmecología, pertenecen a la época actual. Las expediciones anteriores, de las cuales mencionaremos la de Mann en Beni y la de Lizer y Delé-tang en el sureste de Bolivia lograron juntar considerable cantidad de material y relativamente pocos datos ecológicos y biológicos.

El material recogido fué interpretado desde el punto de vista taxonómico por los especialistas europeos (Emery, Forel, Mayr, Santschi) y norteamericanos (Wheeler, Mann, Weber) solamente a base de colecciones, porque ni uno de ellos ha tenido la oportunidad de obtener impresiones personales visitando el país, excepto W. M. Mann, quien describió solamente 10 formas. Algunas especies y aún géneros fueron descriptos a base de material obtenido de la firma Staudinger (*Stegomyrmex*), lo que hace necesario rectificación de sus procedencias.

Los trabajos sistemáticos modernos abarcan solamente dos tribus: *Attini* (Weber, 1938) y *Cephalotini* (Kempf, 1951, 1952) todavía no terminado *Dacetini* (W. L. Brown); los datos referentes a estas dos tribus son más precisos, que todos otros.

Otros grupos necesitan revisiones a base de material suficientemente abundante. Particularmente, son urgentes revisiones del género *Eciton*, tribus Pheidolini, Solenopsidini, los géneros *Crematogaster*, *Azteca* y *Camponotus*.

La siguiente lista fué confeccionada esencialmente a base de los datos bibliográficos. Algunas especies fueron agregados por el autor a base de material recibido del Dr. H. Marcus. Este material en su mayor parte todavía no está identificado. Muchas formas hacen recordar especies de la fauna argentina y sin embargo son distintas, lo que, naturalmente, dificulta la interpretación taxonómica adecuada, la cual tiene que ser postergada hasta que tengamos material complementario, más abundante.

La lista no es completa por estar considerable parte de la bibliografía fuera del alcance del autor.

SUBFAMILIA PONERINAE

Tribus Paraponerini

Paraponera clavata F. 1775—Chapare.

Tribus Thaumatomyrmicini

Thaumatomyrmex manni Weber 1939—Huachi. Beni.

Clave para las especies de *Thaumatomyrmex*: Weber, N. A.—Ann. Ent. Soc. Amer., 32: 98.

Tribus Ectatommini

Acanthoponera dentinodis Mayr 1862—Bolivia (dudosa).

Ectatomma quadridens F. 1793—Mojos, Tuiche, San Luis.

Ectatomma triangulare Mayr 1887—Tarija.

Ectatomma strigosum Emery 1894—Bolivia.

Ectatomma tuberculatum Oliv. 1791—Entre Ibarre y Trinidad, Tuiche.

Ectatomma (Gnamptogenys) contunuum Mayr 1887. San Firmin.

Holcoponera magnifica Santschi 1921—Brasil frontera de Bolivia.

Holcoponera striatula Mayr 1884—Tuiche.

Alfaria minuta Emery 1896—Bolivia.

Typhlomyrmex clavicornis Emery 1905—Mapiri (loc. typ.).

Typhlomyrmex pusillus Emery 1894—Bolivia.

Typhlomyrmex robustus manco Wheeler 1925—Pablo-bamba y Charubamba; además Chaquimayo en Perú.

Tribus Platythyreini

Platythyrea meinerti boliviana Santschi 1921—Carandeti; además en el extremo norte del Chaco argentino.

Probolomyrmex boliviensis Mann 1923.

Rurrenabaque.

1923 Mann, *Psyche*, 30: 16—18.

1952 Brown, *Breviora Mus. Comp. Zool.*, N^o. 6, p.6.

Tribus Ponerini

Ponera distinguenda Emery 1890—San Firmin.

Centromyrmex alfaroi Emery 1890—Bolivia.

Euponera arhuaca Forel 1901—San Firmin.

Termitopone marginata Roger 1861—Mojos.

Termitopone fauveli Emery 1895—Lagunillas; además en el Perú; dudosa en la Argentina (Jujuy).

Neoponera carinulata azteca Forel 1899—Bolivia.

Neoponera oberthuri Emery 1890—Bolivia.

Neoponera villosa F. 1804—Bolivia.

Pachycondyla fuscoatra Roger 1861—Yanalomas, Mojos.

Pachycondyla fuscoatra inca Emery 1901—Bolivia y Perú.

Pachycondyla harpax var. *concinna* Wheeler 1925. San Firmin; además en el Brasil.

Pachycondyla striata var. *nitidiventris* Santschi 1921—Brasil, frontera de Bolivia.

Tribus Odontomachini

Anochetus bispinosus F. Sm. 1858—Bolivia.

Anochetus mayri neglectus. Emery Cochabamba.

Anochetus targionii Emery 1894—Bolivia.

Odontomachus chelifer Latr. 1802 Mojos.

Odontomachus haematodes pubescens Roger 1861. Pablo-bamba.

Odontomachus haematodes laticeps Roger 1861—San Firmin.

Odontomachus hastatus. Forel—Chimoré.

SUBFAMILIA CERAPACHYINAE

Acanthostichus fuscipennis Emery (syn. *A. quadratus* Emery 1895).—Bolivia; además Brasil.

SUBFAMILIA DORYLINAE

Leptanilloides biconstricta Mann 1923—Bolivia.

Eciton burchelli Westwood 1842—Mojos.

- » *coecum* Latr. 1802—Mojos.
- » *bohlsi* Emery 1896—Bolivia.
- » *ferox* Santschi 1921—Río Ibares entre Los Tojabos y Los Cusis.
- » *halidayi* Schuck Chapare
- » *hamatum* F.
- » *hopei* Schuck Chapare.
- » *legionis* Smith Chapare.
- » *lieselae* Forel—Bolivia.
- » *praedator* F. Smith 1858—Charubamba
- » *pseudops* Forel Chapare.
- » *punctaticeps* Emery Chapare. (el macho—E. spinolai).
- » *walkeri* Westw. Chapare.
- » *strobelsi* Mayr 1868 (syn. nitens Mayr). Queara.

SUBFAMILIA PSEUDOMYRMICINAE

Pseudomyrmex acanthobius Emery 1896—San Firmin.

Pseudomyrmex arboris—sanctae Emery 1894—Bolivia.
Chapare.

Pseudomyrmex decipiens Forel 1899—Mojos.

Pseudomyrmex denticollis Emery 1890—Tarija, Cochabamba.

Pseudomyrmex elegans F. Smith 1855—Mojos.

Pseudomyrmex flavidulus lizeri Santschi 1922—Río Guapay y Cuatro Ojos.

Pseudomyrmex gracilis F. 1804—Bolivia.

Pseudomyrmex gracilis mexivanus var. *guayaquilensis*
Forel 1907—Mojos.

Pseudomyrmex künckeli Emery 1890—Bolivia.

Pseudomyrmex pictus var. *heterogyna* Wheeler and Mann
1942—Cavinas.

Pseudomyrmex tenuis nigriceps F. Smith 1855—Camino de Arroyo Negro a Trinidad.

Pseudomyrmex triplaridis var. *rurrenabaqueosis* Wheeler and Mann 1942 Rurrenabaque.

SUBFAMILIA MYRMICINAE

Tribus Myrmicini

Pogonomyrmex cunicularius Mayr 1887—Tarija.

- » *marcusi* Kusnezov 1951—Cochabamba.
- » *naegelii* Forel 1886—Bolivia.

Tribus Pheidolini

- Pheidole aequiseta* Santschi 1923—San José, camino a Corumba (Lizer y Delétang).
- » *balzani* Emery 1894—Bolivia.
 - » *biconstricta hybrida* Emery 1894—Bolivia.
 - » *dimidiata schmalzi* Emery 1894—San Firmin.
 - » *fabricator* var. *nigella* Emery 1894—Bolivia.
 - » *fabricator* var. *polita* Emery 1894—Bolivia.
 - » *flavens asperithorax* Emery 1894—Bolivia.
 - » *holmgreni* Wheeler 1925—Mojos.
 - » *holmgreni festata* Wheeler 1925—Mojos; además Perú.
 - » *quiaccana* Wheeler 1925—Quiacca, Queara.
 - » *radoszkowskii acuta* Wheeler 1925—Mojos.
 - » *fallax* Mayr 1870—Cochabamba, Chaco.
 - » *fallax emiliae* Forel 1901—Bolivia.
 - » *triconstricta* Forel 1886—Bolivia.
 - » *vafella* Wheeler 1925—Yanalomas, Mojos, San Firmin.

Elasmopheidole cf. *aberrans* Mayr 1868—Cochabamba.

Tribus Crematogasterini

- Crematogaster brevispinosa russata* Wheeler 1925. Mojos, San Firmin.
- Crematogaster longispina* var. *boliviana* Wheeler 1925—Mojos.
- Crematogaster nigropilosa* Mayr 1870—Mojos.
- Crematogaster victima* F. San. 1858—Bolivia.
- Crematogaster quadriformis* Roger 1863—Bolivia.
- Crematogaster hyperphyes* n. sp. Chaparé.

// n. sp!

Descripción

Pertenece al subgénero *Orthocrema* y se diferiere a primera vista por su tamaño relativamente muy grande. Largo total obrera 5—6,5 mm, hembra 11—12 mm., macho cuerpo aproximadamente 5 mm, ala anterior 6 mm.

Obrera. Cabeza y abdomen de color pardo oscuro, tórax pardo amarillento, patas amarillo sucio. Cabeza

semilustrosa, con puntos pilíferos esparcidos, surco longitudinal mediano imprimido y estrias finas casi longitudinales, que dejan libre y casi lisa una franja mediana desde el margen anterior del clipeo hasta el margen occipital de la cabeza. Promesonoto con estrias semicirculares bastante gruesas e irregulares. Epinoto, cara basal, con estrias longitudinales anastomozadas. Pilosidad erecta de color claro bastante abundante sobre todo el cuerpo. Cabeza además con una pubescencia apretada rala.

Cabeza subcuadrada, con los costados muy poco convergentes hacia adelante, ángulos occipitales bien redondeados y margen occipital anchamente escotado en forma regular. Escapos relativamente cortos, no alcanzan el margen occipital de la cabeza. Funiculo con una maza de 3--4 segmentos.

Noto del tórax con la sutura promesonotal distinta, y la constricción mesoepinotal profunda. Cara basal del epinoto más corta que la declive. Espinas epinotales relativamente cortas, aproximadamente tan largas que $1/2$ de su intervalo, muy poco divergentes y dirigidas más hacia arriba, que hacia atrás.

Peciolo rectangular, con dos tubérculos obtusos postero—dorsale. Postpeciolo oval, tan ancho como el peciolo, sin impresión longitudinal mediana.

Patas relativamente cortas y fuertes.

Hembra. Color y pilosidad como en la obrera. Cabeza trapezoidal más ancha detrás de los ojos, con los costados muy poco convergentes hacia adelante. Margen occipital de la cabeza con una escotadura ancha regular. Ojos muy convexos, colocados en la mitad de los costados, ocupan cada aproximadamente $1/3$ o más de un costado. Ocelos relativamente grandes y muy aproximados entre sí, siendo los posteriores separados cada del anterior por un espacio menor de $1/2$ de diámetro mayor de cada ocelo.

Escapos no alcanzan mucho el margen posterior de la cabeza.

Los segmentos del funiculo se ensanchan paulatinamente hacia el ápice a partir del segundo, de modo que la maza terminal no está bien separada del resto, componiéndose de 3 o 4 segmentos y dos últimos son mucho más gruesos que los anteriores.

Tórax apenas tan ancho como la cabeza. Espinas epinotales más distanciadas y menos largas que en la obrera.

Aia anterior con la celda discoidal trapezoidal, de modo que el trozo RsM es casi tan largo como 1/2 del trozo CuA, que la limitan. Peciolo como en la obrera. Postpeciolo oval, apenas más ancho que el peciolo.

Macho. Cabeza relativamente muy pequeña, con los ojos y ocelos desproporcionadamente grandes. Antenas de 11 segmentos, con el escapo muy corto, primer segmento del funículo subglobular tan ancho como el escapo, que es más largo que otros segmentos del funículo (sin embargo menos largo que dos siguientes juntos); el último segmento es más fino de todos (antenas setiformes) y más largo que el segundo.

Mandíbulas débiles, son el margen interior corto, armado de dos dientes.

Epinoto redondeado sin dientes ni espinas.

Palpos maxilares de 3 segmentos, de los cuales el último es más largo que otros (fusión?); son relativamente cortos (aproximadamente como 1/2 de máxima). Palpos labiales de sólo 2 segmentos, finos, un poco más largos, que dos primeros segmentos de los palpos maxilares. En la hembra los palpos son de 5 segmentos maxilares y de 3 labiales. la conformación de los tres últimos segmentos de los palpos maxilares, que son casi iguales entre sí y muy cortos, respalda la idea de que el último segmento (tercer) en macho representa resultado de la fusión de los tres segmentos apicales. Lo mismo se puede decir con respecto al segundo segmento de los palpos labiales de macho: es resultado de la fusión de los segmentos 2 y 3, separados en la hembra. En este sentido el macho es más evolucionado en comparación con la hembra.

Crematogaster hyperphyes pertenece al mismo grupo como *Crematogaster brevispinosa* Mayr y *C. elvira* Kusnezov.

Procedencia: Chapare.

Tribus Solenopsidini

Allomerus decemarticulatus novemarticulatus Wheeler and Mann 1942—Bolivia, río Madidi; en *Tococa*.

Allomerus decemarticulatus octoarticulatus Mayr 1877—
Río Negro, Tumupasa, Riberalta; en *Cordia hispidissima* (in the cauline swellings).

Allomerus decemarticulatus octoarticulatus var. *angulatus*
Wheeler and Mann 1942—Río Madidi inferior; en
Cordia hispidissima.

Allomerus decemarticulatus octoarticulatus var. *exsanguis*
Wheeler and Mann, 1942—Esperanza, en *Cordia hispidissima*.

Allomerus decemarticulatus octoarticulatus var. *melanoticus*
Wheeler and Mann, 1942—Tumupasa (loc. typ.,
Ixiamas)

El género *Allomerus* es muy interesante: 1) es un género exclusivamente tropical; 2) sus formas son exclusivamente arborícolas, 3) la morfología de sus antenas manifiesta cierta inestabilidad en lo que se refiere a la cantidad de segmentos (diferencias subespecíficas de 7 a 10). En otras *Solenopsis* más evolucionadas la cantidad de segmentos antenales es estable, de 10 a 11 segmentos. La inestabilidad en este sentido en *Allomerus* representa seguramente un fenómeno secundario. Entonces, un carácter aparentemente estabilizado puede inestabilizarse de nuevo, siguiendo su evolución hacia mayor reducción de segmentos.

Gran diferencia de tamaño entre obrera y hembra (en var. *melanoticus* la obrera mide 1,6—1,8 mm, la hembra respectivamente 6 mm) a su turno manifiesta una etapa avanzada de la evolución.

Martia mandibularis Emery 1913—Bolivia (clave para las especies de *Martia*: Borgmeier, Arch. Mus. Nac. Río de Janeiro, 1927, 29: 65).

Megalomyrmex balzani Emery 1894—Mapiri.

Megalomyrmex sjostedti Wheeler 1925—San Firmin; además Perú.

Clave para las especies de *Megalomyrmex*: Wheeler, 1925, Ark. for Zoology, 17A, n°8: 32—34.

Tranopeltoides bolivianus Wheeler 1922—San Firmin.

Es un género más evolucionado en comparación con *Tranopelta* (Wheeler, Amer. Mus. Nov., 1922, N° 48: 10).

Solenopsis novemaculata Wheeler 1925—Mojos.

Es una especie muy pequeña (obrero largo 1.2 mm)-

de color amarillo pálido con manchas oscuras: dos sobre los ángulos posteriores de la cabeza, de dos laterales en los tergitos abdominales 1, 2 y 3, y una mediana sobre el tergito abdominal cuarto.

Solenopsis picea Emery 1896—Ixiamas; en *Cordia gerascanthus*.

Solenopsis tenuis Mayr 1877—Ixiamas en *Cordia hispiddissima*.

Solenopsis wasmanni Emery 1894—Chaco, Cochabamba.

Solenopsis saevissima F. Smith 1855—Chaco y probablemente en muchas otras partes de Bolivia. especialmente *var. richteri*. Cochabamba.

Tribus Ochotomyrmecini

Wasmannia auropunctata var. *laevifrons* Emery 1894—Bolivia.

Wasmannia sulcaticeps Emery 1894—Pozos Bermejo (frontera argentino—boliviana).

Tribus Basilecerotini

Rhopalothrix balzani Emery 1894—Bolivia.

Tribus Dacetini

Strumigesys louisianae var. *longicornis* Emery 1894—Bolivia.

Tingimymex mirabilis Mann 1926—Bolivia.

Tribus Cephalotini

Todas las especies son arborícolas.

Cephalotes atratus L. 1758—Cavinas, Cachueta—Esperanza, Río Colorado, Ixiamas, Reyes, Rosario (L. Roncagua), Tuiche, Rurrenabaque.

Procryptocerus balzani Emery 1894—Coroico y Chulumani—Yungas, Canamina.

» *geoldii hylaeus* Kempf 1951.

Encryptocerus abdominalis Santschi. Rurrenabaque.

Zacryptocerus clypeatus F. 1804—Rurrenabaque Cavinas, Ivon, Yaguacua, Río Guaporé.

Paracryptocerus cordatus F. Sm. 1853—Butura, Río Guapay, Cavinas.

Paracryptocerus denticulatus Emery 1894.

Paracryptocerus eduarduli Forel 1920—Bolivia sin indicación de localidad (Kempf 1951).

- Paracryptocerus foliaceus* Emery 1905—Rosario (L. Roncagua). Además ha sido encontrado en Perú y Colombia.
- Paracryptocerus grandinosus* F. Smith 1860—Reyes y Rurrenabaque.
- Paracryptocerus maculatus* F. Smith 1876—Abuná; La Paz, provincia Huachi.
- Paracryptocerus minutus* F. 1804—Covendo, Reyes, Riteralta, Río Negro, Rurrenabaque.
- Paracryptocerus pusillus* Kl. 1824—Canamina, Cavinás, Espia, Huachi, Ixiamas, Rosario (L. Roncagua), San Gregorio, Rurrenabaque.
- Paracryptocerus complanatus* Guérin 1845—Cavinás, Ixiamas. Además Puna (Wheeler 1925).
- Paracryptocerus cordiae* Stitz 1913—C. Esperanza, Rurrenabaque.
- Paracryptocerus spinosus* Mayr 1862—Tipuani, La Paz, Tumupasa, Cerro de Bala, Rurrenabaque.

Tribus Attini

- Apterostigma billi* Weber 1938—C. Esperanza, Beni
- Apterostigma bolivianus* Weber 1938—Tumupasa.
- Apterostigma gibbum* Weber 1938—C. Esperanza, Beni
- Apterostigma fusinodum* Weber 1938—Tumupasa, C. Esperanza, Beni, Santa Helena, Covendo.
- Apterostigma madidiense* Weber 1938—Río Madidi inferior, Ivon Beni.
- Apterostigma manni* Weber 1938—Tumupasa.
- Apterostigma mayri* Forel 1893—Espia, Río Bopi, Blancflor, Ivon Beni, Covendo, Huachi Beni, Santa Helena, Río Madidi inferior, Tumupasa, Río Negro, Canamina.
- Apterostigma mayri zip* Weber 1938—C. Esperanza, Beni, Río Colorado.
- Apterostigma robustum constrictum* Weber, 1938. Cavinás Beni, Tumupasa, C. Esperanza, Covendo.
- Apterostigma wasmanni petiolatum* Weber 1938—Ivon Beni, Huachi Beni.
- Apterostigma urichi* Forel 1893—Ivon Beni.
- Myrmicocrypta foreli surianensis* Wheeler 1925—Suriani, Bolivia.
- » *occipitalis* Weber 1938—Tumupasa.

- » *tub. reulata* Weber 1938 Ixiamas.
 - » *rudiscapus* Emery; 1913—Mapiri; hembra.
 - » sp. Emery 1913—Mariri; macho (probablemente pertenece a la especie anterior).
- Myrmicocrypta boliviana* Weber 1938—Rurrenabaque.
- Sericomyrmex beniensis* Weber 1938—Huachi Beni.
- Cyphomyrmex bigibbosus* Emery 1894—Covendo, Huachi Beni, Río Madidi inferior, Cachuela Esperanza, Ivon Beni, Riberalta.
- Cyphomyrmex bigibbosus petiolatus* Weber 1938. Río Madidi inferior, Cavinás.
- Cyphomyrmex rimosus* Spinola 1851—Churubamba, Mojos. Hornigas pertenecientes a esta especie fueron coleccionadas por W. M. Mann en Canamina, C. Esperanza, Santa Helena, Tumupasa, Ivon Beni, Huachi Beni, Espía río Bopi, Rosario (L. Rocagua), Río Negro, San Antonio, Ixiamas, Rurrenabaque. C. Esperanza, Beni.
- Cyphomyrmex* (subg., *Cyphomania* Weber) *laevigatus* Weber 1938—Río Madidi inferior.
- Myocepurus reconditus* Borgm. 1937 syn.—*M. bolivianus* Weber 1938; nueva sinonimia).
Rurrenabaque, Beni (además se encuentra en el sud del Brasil y en el norte de la Argentina).
- Myocepurus manni* Weber 1938—San Gregorio (hembra).
- Mycetaphylax emeryi* Forel 1907—Especie esencialmente argentina, cuya área se extiende hasta Formosa y norte de Salta, de modo que está segura su presencia por lo menos en Tarija.
- Trachymyrmex echinus* Weber 1928—Rosario (L. Rocagua).
- » *holmgreni* Wheeler 1925—Mojos.
- Trachymyrmex levis* Weher 1938—Cachuela.—Esperanza, Beni.
- Trachymyrmex mandibularis* Weber 1938—Blancaflor, Beni, Rurrenabaque.
- Acromyrmex* (*Moellerius*) *balzani multituber* Santschi 1922—Camino de Arroyo Negro (Lizer).
- Acromyrmex* (*Moellerius*), *balzani pampanus* Weber 1938—Rosario (L. Roncagua), Reyes.
- Acromyrmex* (*Moellerius*) *striatus* Roger 1863—Cochabamba sinónimo *silvestrii* (Emery).

Acromyrmex (Moellerius) lobicornis. Cochabamba, Liriuni.

Acromyrmex (s. str.) *aspersus* F. Smith. 1858—Rosario (L. Roncagua), Tumupasa, Espía Río Bopi.

Según Weber (1938) en el material coleccionado por W. M. Mann se halla más de una sola forma.

Acromyrmex (s. str.) *hispidus* Santschi 1925—Conradite- (Lizer y Delétang).

Acromyrmex (s. str.) *coronatus* F. 1804—Río Madidi inferior, Rurrenabaque, Blancaflor, Beni, Espía Río Bopi, Huachi Beni, Tumupasa, Reyes.

Acromyrmex (s. str.) *coronatus andicola* Emery. Río Colorado, Santa Helena.

Acromyrmex (s. str.) *lundi boliviensis* Emery 1905 Cajuata, Suri; además Bolivia sin indicación de localidad (loc. typ.).

Acromyrmex (s. str.) *laticeps* Emery 1905—Bolivia.

Acromyrmex (s. str.) *laticeps nigrosetosus* Forel 1908—Chaco boliviano, Iziamas.

Acromyrmex (s. str.) *subterraneus* Forel 1893—Bolivia.

Acromyrmex (s. str.) *subterraneus* v. *purensis* Forel 1912—Bolivia.

Atta cephalotes L. 1758—Huachi Beni, Ivon Beni, Tumupasa.

» *cephalotes* var. *opaca* Forel.—Bolivia.

» *polita* Emery 1905—Mapiri.

» *polita* var. *lizeri* Santschi 1922—Santa Cruz de la Sierra (loc. typ.).

» *columbica* Guér. Bolivia (Emery 1913).

» *sexdens rubropilosa* Forel 1908—Bolivia. Rurrenabaque, Cavinás Beni.

» *sexdens fuscata* Santschi 1922—Guarayos, entre Arroyo Negro y Trinidad (Lizer y Delétang).

» *vollenweideri* Forel 1893—Charubamba.

(Esta especie es muy difundida en el norte de la Argentina excepto Misiones, donde la sustituye *Atta sexdens*).

» *laevigata* F. Smith 1858—Reyes. (identificada por W. M. Wheeler).

Géneros cuya posición no está segura.

Rogeria curvipubens Emery 1912—Bolivia.

Stegomyrmex connectens Emery 1912—Mapiri (macho; la hembra procede de V. Vilcanota, Perú).

El género *Stegommex* tiene gran importancia teórica como supuesto eslabón de conexión entre *Dacetini* y *Attini* Emery, Ann. Soc. Ent. Belg., 1912, 56: 100-.

SUBFAMILIA DOLICHODRRINAE

Tribus Dolichoderini

Dolichoderus abruptus F. Smith 1858—Llanuras este de Bolivia (así como las especies siguientes de este género).

- » *decollatus* F. Sm. 1858—Chimore.
- » *germaini leviusculus* Emery 1905—Bolivia.
- » *gibbosus analis* Emery 1894.
- » *lamellosus* Mayr 1870.
- » *lugens* Emery 1894.

Tribus Tapinomini

Azteca brevicornis var. *boliviana* Wheeler 1925.—Huachi Beni; en los tallos huecos de una especie de *Triplaris*. (palo santo).

- » *fasciata* Emery 1893—Bolivia.
- » *lynchi* Bréthes 1914—Chaco boliviano.
- » *longiceps cordinicola* Forel 1920—Ivon Beni y Huachi Beni; en *Cordia alliodora*.
- » *longiceps juruensis* Forel 1904—Ivon Beni; en *Cordia alliodora* var. *boliviana*.
- » *traihi tococae* Forel 1904—Tumupasa, en *Tococa* sp.
- » *ulei* var. *cordiae* Forel 1904—Río Negro, Tumupasa; en *Cordia hispidissima*.
- » *ulei* var. *gagatina* Wheeler and Mann 1942—Kurrenabaque; en *Cordia hispidissima*.
- » *ulei* var. *gibbifera* Forel 1908—Tumupasa; en *Cordia hispidissima*.
- » *xanthochroa australis* Wheeler 1942—Songo; también Callanga, Perú, (es esencialmente una especie de América Central).

Conomyrma pyramica Roger 1863—Cochabamba, Tarija.

- » *thoracica* Santschi 1912—Chaco boliviano.

Dorymyrmex emmaericaellus Kusnezov 1951—Cochabamba.

- » *exsanguis* Forel 1912—Chaco boliviano.

- » *Forelius rufus* Gallardo Altiplano. Cochabamba.
 - » *nigriventris* Forel 1912—Chaco boliviano.
 - » *brasiliensis* Forel 1908—Chaco boliviano.
- Iridomyrmex humilis* Mayr 1868—Cochabamba.

SUBFAMILIA FORMICINAE

Tribus Dimorphomyrmecini

Brachymyrmex constrictus Santschi 1923—Mapiri.

- » *heeri* Forel 1874—Bolivia.

Tribus Myrmelachistini

Myrmelachista schunanni Emery 1890—Bolivia.

- » *schumanni* var. *cordinicola* Wheeler and Mann 1942—Osunto; en *Cordia hispidissima*.

Tribus Gigantiopini

Gigantiops destructor F. 1804—Yungas.

Es un género exclusivamente tropical. Las hormigas pueden saltar hacia adelante y forman colonias poco numerosas en troncos podridos o bajo piedras (Wheeler, Biol., 1922, 42: 185—201).

Tribus Camponotini

Dendromyrmex traili rufogaster Mann 1916 (syn.: *D. graciliceps* Viehmeier 1916).

Bolivia (otras especies del mismo género viven en la zona tropical de Sud América y en América Central).

Camponotus albocinctus Mayr *blandus* F. Smith. 1858.

Tarija, Chaco boliviano. Cochabamba.

- » *blandus crispulus* Santschi 1929—Bolivia.
- » *blandus denudatus* Emery 1905—Bolivia.
- » *leydtigi* Forel 1886—Tarija.
- » *kraepelini* Forel 1901—Bolivia.
- » (*Myrmepomis*) *sericeiventris* Guerin Chapare.
- » (*Myrmepomis*) *sericeiventris* var. *holmgreni* Wheeler 1931—Bolivia.
- » (*Myrmobrachys*) *cameranoi* Emery 1894—Bolivia.
- » » *canescens* var. *antennata* Sants. 1920—Río Ibare.

Camponotus dimorphus Emery 1894—Bolivia.

- » » *mus* Roger 1893—Santa Cruz de la Sierra, Tarija.
- » » *mus mustela* Emery 1920—Bolivia.
- » » *pachylepis* Emery 1920—Bolivia; además Perú.
- » (*Myrmocladoecus*) *callistus* Emery Mapiiri.
- » » *hippocrepis* Emery Beni.
- » » *latangulus* Roger 1863—Bolivia.
- » » *sanctae fidei leonhardi* Forel 1901—Bolivia.
- » (*Myrmosphincta*) *sexguttatus* F. 1804—Bolivia.
- » » *sexguttatus* var. *biguttata* Emery 1894. Bolivia.
- » (*Myrmosphincta*) *sexguttatus* var. *decorus* F. Smith 1858—Bolivia.
- » » *sexguttatus* var. *ornatus* Emery 1894. Bolivia.
- » (*Myrmomalis*) *obtritatus* Emery 1911—Bolivia.
- » (*Myrmothrix*) *abdominalis* F. 1804—Bolivia.
- » » *cingulatus brunneiventris* Santschi 1922 Santa Cruz de la Sierra.
- » (*Neomyrmamblys*) *fastigatus* var. *barbiculus* Santschi 1922—Bolivia.
- » (*Pseudocolobopsis*) *alboannulatus montanus* Emery 1894—Bolivia.
- » » *orthocephalus* Emery 1894—Bolivia.
- » (*Myrmeturba*) *balzani* Emery 1894—Bolivia
- » » *bonariensis* Mayr 1868—Tarija
- » » *borellii* Emery 1894—Tarija.
- » » *bruchi* Forel 1912 (syn.: *C. distinguendus* Altiplano *bolivianus* Stitz 1933;—nueva sinonimia).
- » » *melanoticus* Emery 1894—Bolivia, Ilanuras este.
- » » *picipes jason* Forel 1912—Bolivia: Longa.
- » » *punctulatus* Mayr 1868—Chaco, Altiplano.

Es una especie muy variable de gran adaptabilidad a las condiciones del ambiente, que vive tanto en las zonas áridas como en las húmedas y alcanza alturas de hasta por lo menos 4000 metros sobre el nivel del mar.

- » » *punctulatus* var. *brevibarbis* Santschi 1939—Santa Cruz de la Sierra.
- » » *punctulatus andigenus* Emery 1903—Bolivia, alturas superiores de 3000 metros.
- Camponotus (Myrmoturba) punctulatus imberbis* var. *lizeri* Santschi 1939—Bolivia: Río Iturbe.
- » » *substitutus* Emery 1894—Chaco boliviano, Tarija.
- » (*Myrmothrix*) *renggeri* Emery 1894—Tarija.
- » » *rufipes* F. 1775—Tarija, Yungas.
- « (*Tanaemyrmex bocki* Forel 1907—Bolivia.
- » » *delétangi* Santschi 1922—Pozo del Tigre (Chiquitos).
- « » *distinguendus Spinola* var. *morosus* F. Smith.
- » » *conspicuus* F. Smith Cochabamba.

La lista es muy incompleta y, probablemente, abarca no más de 50 % de la cantidad total de especies. Sin embargo, comparando las faunas de Bolivia y de la Argentina llegamos a la conclusión, que aún esta lista da un aspecto bastante acertado de la fauna mirmecológica boliviana, por lo menos en lo que se refiere a su composición general.

Cantidades de géneros y especies:

Subfamilias	Géneros		Especies	
	Bolivia	Argentina	Bolivia	Argentina
<i>Ponerinae</i>	16	18	34	44
<i>Cerapachyinae</i>	1	1	1	4
<i>Dorylinae</i>	2	1	16	31
<i>Pseudomyrmecinae</i>	1	1	12	13
<i>Myrmicinae</i>	30	45	115	261
<i>Dolichoderinae</i>	6	10	24	47
<i>Formicinae</i>	5	6	51	79
Lo mismo en % del total de cada fauna.				
<i>Ponerinae</i>	27	22	13,0	9,2
<i>Cerapachyinae</i>	2	1	0,5	0,2
<i>Dorylinae</i>	4	1	5,2	6,4
<i>Pseudomyrmecinae</i>	2	1	4,9	2,7
<i>Myrmecinae</i>	48	55	46,5	54,5
<i>Dolichoderinae</i>	10	12	9,7	9,9
<i>Formicinae</i>	8	8	20,2	16,5

Las subfamilias *Ponerinae*, *Pseudomyrmecinae* y *Formicinae* tienen la mayoría en Bolivia, la subfamilia *Myrmicinae* en la Argentina. La mayoría de las *Ponerinae* son hormigas tropicales y en la Argentina se encuentran solamente en el norte. No han sido encontrados todavía en la Argentina los géneros *Thaumatomyrmex*, *Paraponera* y *Alfaria*. Con toda seguridad se puede afirmar, que *Paraponera* no se encuentra en la Argentina. Al contrario, los géneros conocidos de la Argentina seguramente serán encontrados en Bolivia: *Discothyrea*, *Stigmatomma*, *Priopelta*, *Leptogenys* y *Dinoponera*.

Las especies de *Pseudomyrma* son termófilas y en su mayoría arborícolas, que encuentran en Bolivia un ambiente más favorable para su existencia que en la Argentina, donde muchas especies pertenecen solamente al extremo norte.

En la subfamilia *Formicinae* llaman la atención los géneros exclusivamente tropicales *Gigantiops* y *Dendromyrmex*. Los géneros *Prenolepis* y *Rhizomyrma* seguramente serán encontrados en Bolivia en el futuro.

De los géneros argentinos no se encuentra en Bolivia solamente *Lasiophanes*, que pertenece a la zona húmeda del Oeste de la Patagonía y parte meridional del Chile hasta la Tierra del Fuego en el extremo sur.

La abundancia relativa y absoluta de *Myrmicinae* en la Argentina en comparación con Bolivia tiene en parte su explicación en el hecho de que la fauna de la Argentina es mucho mejor conocida (mejor que en cualquier otro país del continente) de modo que muchas formas por lo general raras o de modo de vida especializado, todavía no han sido encontradas en Bolivia (como, por ejemplo especies de *Carebarella*, *Tranopelta*, *Pseudoatta*, *Oligomyrmex* etc.). Los géneros de *Myrmicinae* representados en la fauna de Bolivia y no encontrados en la Argentina son:

Allomerus, *Tranopeltoides*, *Sericomyrmex* y *Stegomyrmex*.

Tomando en consideración la posición geográfica de Bolivia, diversidad de sus condiciones naturales y el grado de los conocimientos actuales se puede estimar, que la fauna boliviana se compone realmente de unos 85—90 géneros con hasta por los menos 500 especies distintas.

Estas cifras nos dan una idea de lo que es preciso hacer para llevar nuestros conocimientos a nivel adecuado.

Lo que sería conveniente realizar en primer lugar es la recolección de material en gran escala en distintas regiones naturales del país, en el Chaco, Yungas, Beni, Altiplano, para conservarlo luego en uno de los Museos principales de Bolivia. El segundo paso sería la identificación del material, lo que necesitaría de distribuirlo entre los sistemáticos. Para facilitar el trabajo en el campo (tanto recolección de material, como observaciones biológicas) convendría confeccionar: 1/ instrucciones para recolección y estudios ecológicos y biológicos, y 2/ claves para identificación hasta géneros y subgéneros. Lo primero y lo último son cosas fácilmente realizables a pesar de que en algunos casos no es posible todavía trazar los límites genéricos y subgenéricos con toda seguridad. Se trata solamente de unos meses de trabajo y de relativamente pocos gastos.

En el cuadro ecológico llama la atención relativamente gran cantidad de la *formas arborícolas* entre las hormigas de Bolivia.

Aquí pertenecen los géneros *Pseudomyrmex* (mayoría de especies), *Pheidole* (en parte), *Crematogaster* (en parte), *Allomerus*, *Solenopsis* (en parte), *Cephalotes*, *Procryptocerus*, *Zacryptocerus*, *Paracryptocerus*, *Dolichoderus* (puede ser que algunas especies no sean arborícolas), *Azteca*, *Myrmelachista*, *Dendromyrmex*, *Camponotus* (muchas especie).

Desde el punto de vista zoogeográfico son muy interesantes las interferencias faunísticas entre diferentes regiones de la zona andina, las entre la zona andina y las llanuras del este del país, composición de la fauna de Yungas, estratificación altitudinal de la fauna y especialmente los límites altitudinales de distintos grupos. Puede ser que precisamente en Bolivia las hormigas alcanzan mayores altitudes (hasta ahora el record mundial es 4800 metros en Himalaya).

En este sentido sería muy interesante estudiar los límites altitudinales de *Attini*. Según los datos bibliográficos *Acromyrmex striatus* ha sido encontrado en La Quiaca, donde las condiciones térmicas no pueden ser

muy favorables para el cultivo de hongos de parte de hormigas. Como, entonces, se adaptan las cultivadoras de hongos a las condiciones de gran altura?

Los aspectos económicos también tienen su importancia, especialmente en lo que se refiere a las especies dañinas para la agricultura (géneros *Atta* y *Acromyrmex* en primer lugar como hormigas podadoras).

Para elaborar los métodos más adecuados de combate es necesario conocer bien la biología y ecología de las especies correspondientes.
