Acta Zool. Mex. (n.s.) Número especial 1:189-238 (2001)

LAS HORMIGAS DEL SUELO EN MÉXICO: DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN E IMPORTANCIA (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

Patricia ROJAS FERNÁNDEZ
Instituto de Ecología, A.C., Departamento Biología de Suelos
Km. 2.5 Carr. Antigua a Coatepec No. 351, Congregación El Haya
91070, Xalapa, Veracruz. MÉXICO
e-mail: rojaspat@ecologia.edu.mx

RESUMEN

Se presenta la síntesis de la diversidad taxonómica y funcional de las hormigas del suelo en México, su distribución y principales patrones ecológicos. La formicofauna del suelo comprende 407 especies y subespecies, siendo Myrmicinae la subfamilia más diversa con 53% del total. Myrmicinae domina las áreas tropicales del país, mientras que Formicinae las zonas templadas. Se encuentran especies de géneros neotropicales, neárticos, pantropicales, holárticos y cosmopolitas. Los géneros más diversos son *Pheidole* (51 spp), *Neivamyrmex* (37) y *Lepthotorax* (21). Las comunidades más ricas están en las selvas tropicales altas y medianas y las más pobres en los matorrales áridos y los bosques templados. La región del Este y Sureste es la más diversa con 56% del total de especies, mientras que la Península de Baja California con solamente 30 especies, es la región con mayor número de endemismos (40%). Veracruz es el estado más rico seguido de Chiapas y Nuevo León; los de menor diversidad son el Estado de México, Querétaro y Tlaxcala. El gremio trófico predominante es el de las omnívoras (44% de las especies), ocupando las depredadoras el segundo lugar (30.5%). En los sitios perturbados existe mayor abundancia y biomasa pero menor diversidad y la comunidad está dominada por unas cuantas especies. Se discute el papel de las hormigas en los agroecosistemas y se enfatiza la necesidad de completar el inventario de las especies de México, de evaluar sus efectos en el suelo y de implementar estudios encaminados a su manejo.
Palabras Clave: Formicidae, hormigas, diversidad, agroecosistemas, suelo, México.

ABSTRACT

A synthesis of the functional and taxonomic biodiversity of mexican soil ants is presented, including its distribution and main ecological patterns. Soil formicofauna includes 407 species and subspecies, being Myrmicinae the most diverse subfamily (53 % of species). Myrmicinae dominates the tropical area of the country, whereas Formicinae predominates in temperate zones. Neotropical, neartic, pantropical, holartic and cosmopolite genera are represented. The most diverse genera are *Pheidole* (51 spp), *Neivamyrmex* (37) and *Lepthotorax* (21). Tropical rain forests and deciduous forests harbor the richest communities, while temperate forests and arid shrubs present the poorest ones. East and Southeast are the more diverse regions of the country (56% of species), whereas the peninsula of Baja California (30 spp) contains the higher number of endemisms (40%). The state of Veracruz, followed by Chiapas and Nuevo Leon, are the richest in species; Mexico, Queretaro and Tlaxcala are the poorest. The trophic guild of omnivores predominates (44%) followed by predators (30.5%). Disturbed sites

have higher abundance and biomass but are the less diverse, being dominated by a few species. Finally it is recognized that in the future we should: i) to conclude species checklists, ii) to evaluate its effect on soil process and iii) to begin studies for their possible agroecosystem management.
Key Words: Formicidae, ants, diversity, agroecosistems, soil, México.

INTRODUCCIÓN

Las hormigas son un grupo de himenópteros sociales de gran diversidad, tanto taxonómica como funcional. Todas sus especies pertenecen a la familia Formicidae, dentro de la superfamilia Vespoidea, que se considera constituye un grupo monofilético (Brothers & Carpenter 1993). Se ha hipotetizado que su éxito biológico se debe a que fueron los primeros insectos sociales con hábitos depredadores que ocuparon el suelo (Wilson 1971).

Aunque viven en casi todos los ambientes, desde el subsuelo hasta las copas de los árboles, son habitantes del suelo por excelencia, ya que la mayoría de las especies vive en nidos subterráneos, en la hojarasca o en la madera en descomposición depositada en el suelo. Se piensa que la ocupación del suelo, tan rico en bacterias y hongos, fue posible gracias al origen de la glándula metapleural, cuya secreción de ácido fenil-acético inhibe en forma diferencial el crecimiento de microorganismos en el interior de los nidos (Maschwitz *et al.* 1970). Muchas especies se han adaptado secundariamente a vivir en los árboles y han perdido la glándula metapleural, sin embargo, aún mantienen estrechas relaciones con el suelo (Holldobler & Engel-Siegel 1984, Zakharov 1990).

Dentro de la macrofauna edáfica, las hormigas son siempre uno de los grupos más abundantes y diversos, en ecosistemas naturales y agroecosistemas (Lavelle & Kohlman 1984, Camacho 1995, Delabie & Fowler 1995). En estos sistemas desempeñan un papel muy importante como depredadoras, herbívoras o detritívoras, y participan en los procesos fisicoquímicos del suelo, incluyendo la descomposición y el reciclaje de nutrientes (Lobry de Bruyn & Conacher 1990, Brussard *et al.* 1997).

En este trabajo se presenta una síntesis del conocimiento de las hormigas que viven en el suelo y la hojarasca en México, desde la perspectiva de su diversidad taxonómica y funcional, su distribución y sus principales patrones ecológicos, tanto en sitios naturales como en agroecosistemas.

MÉTODOS

La recopilación de los registros de especies de México que viven en el suelo, se llevó a cabo utilizando cinco tipos de fuentes de información:

1. Catálogos. Los catálogos más útiles para esta investigación fueron tres: i) el de Kempf (1972, actualizado por Brandao 1991) de la formicofauna neotropical, ii) el de Smith (1979) para Norteamérica, y iii) el de Bolton (1995) sobre la formicofauna mundial, del que se extrajeron las especies con localidad del tipo en México. Este último trabajo facilitó la tarea de encontrar los sinónimos de numerosos géneros y especies.
2. Estudios faunísticos. Se consultaron aquellos estudios locales o regionales que registran especies de México.
3. Estudios ecológicos. Se revisaron los trabajos de índole ecológica sobre hormigas de México que incluyen su identificación a nivel de especie.
4. Trabajos taxonómicos. Se consultaron diversas revisiones taxonómicas que incluyen datos sobre la distribución de especies en México.
5. Otras fuentes. Este tipo de fuente incluye los datos de campo, las colecciones entomológicas y las páginas Web Institucionales.

Con la información reunida, se elaboró una base de datos, a partir de la cual se generó una parte de los resultados. Fueron excluídos los géneros de hormigas de hábitos exclusivamente arborícolas (*Cephalotes*, *Pseudomyrmex*, *Dolichoderus*, *Azteca*, etc.) mientras que de otros géneros como *Camponotus*, *Leptothorax* y *Crematogaster* solo se incluyeron las especies de las que se tiene la certeza que viven en el suelo.

En el recuento del número de especies se consideraron como unidades contables las subespecies válidas reconocidas por Bolton (1995).

RESULTADOS

Panorámica Global

Distribución geográfica. Las hormigas son de distribución cosmopolita y no poseen especies nativas los territorios de la Antártida, Islandia, Groenlandia y las islas del Pacífico central (Holldobler & Wilson 1990). Se reconocen ocho regiones zoogeográficas en cuanto a su fauna de hormigas, caracterizada cada una por un número amplio de endemismos (Bolton 1994).

La región Neotropical es la más diversa con 118 géneros y casi 2,400 especies descritas; es la región con mayor número de géneros endémicos (más del 50%). Le siguen en diversidad las regiones Afrotropical e Indoaustraliana (Cuadro 1).

Entre las 16 subfamilias de hormigas que existen, solo seis se distribuyen en todas las regiones: Cerapachyinae, Dolichoderinae, Formicinae, Myrmicinae Ponerinae y Pseudomyrmecinae.

De las cuatro subfamilias más diversas, Myrmicinae, Ponerinae y Dolichoderinae contienen la mayor cantidad de sus especies en la región Neotropical, en tanto que en la región Indoaustraliana predominan las de Formicinae (Cuadro 2). Cerapachyinae alcanza su mayor diversidad en Australasia, y Pseudomyrmecinae es principalmente neotropical (Bolton 1995b).

Cuadro 1

Diversidad de hormigas por región zoogeográfica. De acuerdo con su formicofauna la región Afrotropical comprende Africa al sur del Sahara y el sur de la Península Arábiga; Madagascar y sus islas cercanas, forman la región Malagasiana. La clásica región Oriental se divide en dos regiones: 1) la Indoaustraliana formada por la península Malaya, Filipinas, Indonesia, Nueva Guinea y las islas del Pacífico y 2) la Oriental que abarca Pakistán, Sri Lanka, India, Sur de China, Burma, Tailandia, Camboya, Laos y Vietnam. Por último, la región de Australasia comprende Australia, Nueva Caledonia y Nueva Zelanda (Bolton 1994).

Región	No. de géneros	No. de géneros endémicos	No. de especies
Neotropical	118	60 (51%)	2358
Neártica	62	3 (5%)	555
Paleártica	70	12 (17%)	1151
Afrotropical	89	29 (33%)	1686
Malagasiana	46	3 (7%)	251
Oriental	101	5 (5%)	771
Indoaustraliana	126	22 (17%)	1709
Australasia	94	20 (21%)	1057
Total mundial	296		9538

Más del 50% de los 296 géneros descritos está restringido a una region, y únicamente 15 se han encontrado en todas las regiones: *Acropyga*, *Amblyopone*, *Camponotus*, *Cerapachys*, *Crematogaster*, *Hypoponera*, *Monomorium*, *Oligomyrmex*, *Paratrechina*, *Pheidole*, *Proceratium*, *Solenopsis*, *Strumigenys*, *Tapinoma* y *Tetramorium* (Bolton 1995b).

Cuadro 2

Diversidad taxonómica en número de géneros y especies (entre paréntesis) de las cuatro subfamilias mas importantes por región zoogeográfica.

Región	Myrmicinae	Formicinae	Ponerinae	Dolichoderinae
NEO	**66 (1109)**	9 (422)	**24 (348)**	**8 (209)**
NEA	31 (299)	10 (199)	11 (18)	5 (15)
PAL	31 (688)	16 (345)	11 (39)	5 (45)
AFR	38 (906)	15 (320)	23 (239)	4 (52)
MAL	22 (118)	7 (59)	10 (44)	3 (10)
ORI	46 (337)	16 (217)	21 (120)	8 (31)
INA	58 (643)	**21 (578)**	23 (289)	12 (88)
AUS	35 (277)	18 (318)	21 (202)	13 (104)
TOTAL	155 (4377)	49 (2458)	42 (1299)	22 (554)

La gran mayoría de las especies se encuentra en una sola región, pero han sido ampliamente distribuídas por el comercio humano más de un centenar, la mayoría pantropicales (McGlynn 1999).

Diversidad taxonómica. El recuento más reciente del número de especies de hormigas a nivel mundial alcanza más de 9,500 especies descritas pertenecientes a 296 géneros (Bolton 1995). Se calcula que este número podría ascender a entre 15,000 y 20,000 especies, debido a que existen muchas especies por describir, principalmente de los trópicos del mundo (Holldobler & Wilson 1990, Bolton 1994).

La subfamilia Myrmicinae es la más diversa, con 4377 especies (46% del total mundial), seguida por Formicinae con 2458 especies (26%) (Cuadro 2). La diversidad de especies se concentra en 24 géneros, con más de 100 especies cada uno, que comprenden el 60% del total. Entre estos últimos, los más diversos son *Camponotus* (Formicinae) con 931 especies y *Pheidole* (Myrmicinae) con 545 (Bolton 1995b).

Patrones locales en función de la latitud y la altitud. A nivel local la diversidad de las hormigas puede ser muy grande. El lugar con la mayor diversidad de especies se encuentra en el Parque Nacional Kinabalu, Borneo, con 524 especies en seis hectáreas de selva tropical (Bruhl *et al.* 1998). Una riqueza semejante en el Neotrópico se encuentra en la cuenca del río Yuyapichis, Perú, con aproximadamente 500 especies (Verhaagh, 1990). En ciertos agroecosistemas las comunidades de hormigas pueden ser muy diversas, como en el cacaotal estudiado por Delabie y Fowler (1990) en Brasil, donde encontraron en sólo una hectárea 225 especies, de las que 112 viven en el suelo.

Como sucede en otros grupos animales, la diversidad de hormigas disminuye de forma continua en un gradiente latitudinal que va de los trópicos a las tierras templadas (Kusnezov 1957). Las hormigas son escasas en los bosques de coníferas y en los bosques tropicales muy densos que se encuentran por arriba de los 2500 msnm. En contraste, son diversas y abundantes en los bosques tropicales y subtropicales de baja altitud y en los desiertos cálidos de todo el mundo (Brown 1973). Este patrón está determinado por la temperatura, el factor más importante que limita la distribución de este grupo marcadamente termófilo. A nivel microclimático, esta variable está ligada al grado de insolación del suelo ya que las bajas temperaturas y una mayor humedad del suelo a lo largo del año puede impedir el forrajeo eficiente y el desarrollo de larvas y pupas (Brown 1973, Southerland 1988).

Diversos estudios en sitios tropicales han demostrado que también a lo largo de un gradiente altitudinal en una misma latitud, las comunidades de hormigas del suelo se depauperan conforme se asciende (Fisher 1996, Olson 1994). Varios factores pueden influir en este patrón, como son: la disminución del volumen de la hojarasca, el descenso de la temperatura y la consiguiente formación de nubes en las partes altas, lo que trae aparejado la reducción del tiempo de insolación sobre el suelo, y el aumento de la humedad del aire y el suelo (Bruhl *et al.* 1999).

En los trópicos, el límite altitudinal para las especies que anidan en el suelo se encuentra entre 2300 y 2600 msnm (Brown 1973). Para la selva ecuatorial Bruhl *et al.* (1999) elaboraron un modelo de decremento exponencial de la diversidad en función de la altitud, que predice que encontraremos 150 especies de hormigas en 10 m^2 de hojarasca al nivel del mar y solamente una especie a los 2900 m.

Diversidad funcional. La diversidad funcional de las hormigas del suelo abarca un amplio espectro de gremios tróficos, desde las especies que recolectan una gran diversidad de alimentos hasta las que hacen uso de un solo recurso. Aunque los extremos de la especialización y la generalización en su dieta se tocan, las hormigas son siempre selectivas hacia los materiales más nutritivos (Stradling

1978), tomando alimentos de diversos niveles tróficos, como semillas, néctar, hongos, secreciones de insectos, cadáveres, heces, presas vivas de diversos artrópodos, o una combinación de ellos (Bolton 1994, Petal 1978).

La asignación de una especie a una determinada categoría trófica no siempre es fácil, ya que las preferencias alimenticias pueden cambiar espacial y temporalmente en función de factores intrínsecos (necesidades energéticas de la colonia) o extrínsecos (disponibilidad de un recurso en el ambiente) o ambos. No obstante, la preferencia hacia un determinado tipo de alimento permite que las especies puedan ser ubicadas en alguna de las categorías siguientes:

Omnívoras. Este gremio incluye a la mayoría de las especies que viven en el suelo, las que combinan la depredación con la recolección de detritos de origen animal y vegetal y de secreciones dulces producidas por plantas e insectos. La caracterización y cuantificación de la dieta de una determinada especie omnívora puede ser difícil, debido a que con frecuencia las porciones de alimento son transportadas dentro de su cuerpo. En el caso de las hormigas que forrajean subterráneamente, el problema radica en la dificultad de hacer observaciones adecuadas, lo que lleva en muchas ocasiones a subestimaciones (Pontin 1963).

Micófagas. Las especies de este gremio trófico son exclusivas de la tribu Attini (Myrmicinae), cultivan hongos dentro de sus nidos y su dieta está formada casi enteramente por el micelio (Weber 1972). Las especies de *Atta*, *Acromyrmex* y *Sericomyrmex* pueden considerarse consumidores primarios, ya que recolectan casi exclusivamente material vegetal fresco que utilizan como sustrato en el cultivo del hongo. Debido a la gran cantidad de biomasa vegetal que cortan de una gran diversidad de plantas, se considera que el efecto ecológico de estas hormigas en el ecosistema es equivalente al de los grandes herbívoros (Holldobler & Wilson 1990). Otras especies más pequeñas (principalmente de *Cyphomyrmex*, *Myrmicocrypta* y *Apterostigma*) recolectan cadáveres, heces y otros materiales para alimentar al hongo, lo que las hace ecológicamente análogas a las especies omnívoras (Stradling 1978).

Granívoras. El grupo de las granívoras comprende especies que regularmente y de manera muy importante incluyen semillas en su dieta. Aunque este hábito se ha desarrollado en varias líneas evolutivas dentro de Ponerinae, Formicinae y Myrmicinae, ha alcanzado su mayor desarrollo en esta última subfamilia (Holldobler & Wilson 1990).

Las granívoras son importantes depredadoras y dispersoras de semillas en distintos ecosistemas, desde matorrales áridos hasta selvas tropicales (Whitford 1978, Brown *et al.*1979b, Kaspari 1993). Al consumir y dispersar de forma

selectiva las semillas de ciertas especies de plantas, las hormigas afectan la estructura de las comunidades vegetales (Brown *et al.* 1979a, Andersen 1987).

Este hábito se presenta principalmente en especies de *Pogonomyrmex*, *Messor*, *Aphaenogaster*, *Pheidole* y *Solenopsis* (Cole 1968, MacKay 1990).

Depredadoras. La depredación es un hábito primitivo dentro del grupo y es practicado por especies de varias subfamilias (Wilson 1971), pero tiene su mayor desarrollo en Ecitoninae, Dorylinae y Ponerinae, que casi exclusivamente se alimentan de presas vivas.

Dentro de las depredadoras hay especies generalistas que cazan en grupo y capturan una enorme variedad de artrópodos (Schneirla 1971), y especialistas que cazan un solo tipo de presas, para lo que han desarrollado estructuras o estrategias muy específicas (Brandao *et al.* 1991).

En los trópicos del mundo, las Dorylinae y Ecitoninae (conocidas como legionarias, marabunta, barrenderas, etc.) son depredadoras generalistas muy importantes de invertebrados del suelo y la hojarasca. Todas son carnívoras y cazan en grupo y, debido a lo populoso de sus colonias, pueden tener un impacto importante sobre las poblaciones de sus presas. En una localidad de Costa Rica, Rettenmeyer *et al.*(1983) estimaron que una colonia de *Eciton hamatum* con alrededor de 150 000 obreras captura diariamente entre 15,000 y 40,000 presas, y que en un día de forrajeo intenso puede llegar a cazar más de 90 000 insectos con un equivalente a 32.2 g de peso seco.

Las hormigas depredadoras especialistas, en cambio, tienen predilección por un solo tipo de presa.Las presas preferidas son artrópodos del suelo relativamente abundantes como colémbolos, milpiés, ciempiés, termes y otras hormigas (Holldobler & Wilson 1990).

Abundancia y biomasa. En la mayoría de los ecosistemas las hormigas son insectos muy abundantes. Wilson (1971) por ejemplo calcula que en cualquier momento hay por lo menos 19^{15} hormigas vivas sobre la tierra. Se estima que en la selva amazónica hay más de 8 millones de hormigas por hectárea de suelo y que, junto con los termes, constituyen alrededor de una tercera parte de la biomasa animal total (Fittkau & Klinge 1973).

En la macrofauna edáfica, las hormigas están siempre entre los grupos más abundantes, en los suelos de selvas tropicales de varias partes del mundo ocupan el segundo lugar en abundancia, solo superadas por los termes (Fragoso & Lavelle 1992). También en los suelos de pastizales inducidos y agroecosistemas su densidad es muy elevada y alcanza valores cercanos o superiores al 50% del total de la macrofauna (Lavelle *et al.* 1981, Camacho 1995).

La abundancia real de estos insectos es difícil de medir, ya que la mayoría de los individuos de una colonia permanece dentro del nido y los que salen a forrajear lo hacen en intervalos de tiempo limitados. Se ha sugerido que el conteo de los nidos es una medida mas real (Whitford 1978) pero en muchos ambientes las dificultades logísticas son obvias.

Importancia en los procesos del suelo, en la vegetación y en la fauna edáfica

El conocimiento acerca del papel de las hormigas en los procesos fisicos y químicos de los suelos es aún muy incompleto. Esto es particularmente notorio, al comparar la gran cantidad de información generada sobre los otros dos grupos de ingenieros del ecosistema edáfico (sensu Jones *et al.* 1994): los termes y las lombrices de tierra (ver Lee & Wood 1971, Lobry de Bruyn & Conacher 1990 y Lavelle 1988). Por otro lado, casi la totalidad de los estudios sobre este tema se ha realizado en ambientes templados y áridos, con solamente algunos trabajos en los trópicos húmedos del mundo (Haines 1978, Horvitz & Schemske 1986).

La estimación del impacto de las hormigas en el suelo se enfrenta con varias limitaciones derivadas de los hábitos de anidación de las especies como son: la localización y delimitación de los nidos y el tiempo de permanencia de las colonias en un mismo lugar. Por otro lado, hay especies que viven en el suelo pero que no construyen nidos permanentes, lo cual dificulta estimar los efectos que pueden tener.

El impacto de las hormigas en el suelo puede ser abordado considerando las modificaciones en las propiedades físicas y químicas, la descomposición de la materia orgánica, y el efecto sobre la vegetación y la fauna del suelo.

Modificación de las propiedades físicas. Al construir nidos subterráneos, las hormigas transportan hacia la superficie grandes cantidades de suelo. *Atta vollenweideri* llega a extraer hasta 300 ton/ha en las sabanas de Argentina (Bucher & Zuccardi 1967) y *Formica exsectoides* 1.3 ton/ha/año en Norteamérica (Salem & Hole 1968). El transporte de suelo hacia la superficie tiene dos efectos antagónicos: por un lado, su extracción contrarresta el desarrollo de horizontes discretos en el suelo, deteniendo los procesos locales de intemperización (Wiken *et al.* 1976) y por el otro, su acumulación en la superficie puede llevar a la formación de nuevos estratos del perfil edáfico en el largo plazo (ver Eldridge & Pickard 1994).

Otros efectos incluyen el aumento en la porosidad y en la infiltración del agua a profundidades que sobrepasan los dos m (Davidson & Morton 1981, Nkem *et al.* 2000). En los nidos de varias especies, se ha demostrado que el incremento

en la micro y macroporosidad del suelo eleva la tasa de infiltración entre cuatro y ocho veces más con respecto a los controles (Dean & Yeaton 1993).

Las secresiones mucosas que las hormigas agregan a las partículas de suelo y que actúan como cementantes, aumentan la consistencia de los agregados del suelo (Whitford *et al.* 1986, Eldridge & Pickard 1994), lo que influye en la disponibilidad del agua y los nutrientes, y en la actividad microbiana.

Modificación de las propiedades químicas. Los cambios químicos en el suelo de los nidos de las hormigas resultan principalmente de la acumulación de materia orgánica (MO) y de los procesos de descomposición. Los montículos de los nidos brindan condiciones físicas más favorables para la mineralización de la MO que para la humificación, debido a su estructura más porosa y más expuesta a los factores climáticos que el resto del ambiente (Petal & Kusinska 1994), aunque ésto varía en función del tamaño del nido y su ubicación en el perfil edáfico, así como de los hábitos alimenticios de las especies (Beattie & Culver 1983).

Se ha demostrado que el suelo de los hormigueros de varias especies contiene cantidades significativamente mayores de MO y de nutrientes para las plantas, como N, Ca, Mg, P, K, Zn, Fe y Mn (Baxter & Hole 1967, Czerwinski *et al.* 1971, Mandel & Sorenson 1982, Beattie & Culver 1983, Levan & Stone 1983, Lockaby & Adams 1985, Horvitz & Schemske 1986), con valores hasta 50% más elevados que los del suelo control (Dean & Yeaton 1993). Este enriquecimiento se atribuye a la acumulación de restos de semillas, exudados de homópteros, cadáveres de insectos y heces dentro del nido (Salem & Hole 1968). Se sabe que gran parte de la MO recolectada por algunas especies se mineraliza en el nido, ya que la cantidad de alimento que consumen es 25 veces mayor que la biomasa que producen (Petal 1998), lo que significa un aporte al suelo de 11 a 16 veces más nitrógeno y de 42 a 93 veces más carbono, en relación con el aporte de biomasa que recibe el suelo control.

Al ser abandonados los nidos, comienza la redistribución de los nutrientes mediante la erosión por viento y lluvia, proceso que se lleva a cabo en unos cuantos meses (Wiken *et al.* 1976, Petal 1978), tiempo mucho menor que el necesario para la desintegración de los termiteros, cuya erosión y regreso de los nutrientes al suelo puede tardar décadas (Lee & Wood 1971).

Descomposición de la MO. Las primeras etapas de la descomposición llevadas a cabo por bacterias y hongos son muy intensas en los nidos de las hormigas y la abundancia de estos microrganismos es significativamente mayor en los nidos que en el resto del suelo Petal (1978). Por el contrario, en los nidos abandonados en los que no hay aporte de MO, se incrementan las poblaciones de actinomicetes,

lo que sugiere una mayor humificación (Czerwinski et al.1971). Dauber y Wolters (2000) encontraron en nidos activos de tres especies de hormigas, tasas de mineralización de C más altas que en el suelo adyacente, aunque cada especie albergaba comunidades microbiológicas distintas, probablemente debido a las diferencias en los hábitos alimenticios y en la arquitectura de los nidos.

Medir la cantidad de enzimas dentro de los nidos ha sido otro método de caracterizar el proceso de descomposición. Petal *et al.* (1992), registraron en cinco especies de hormigas, una mayor actividad de catalasa y ureasa en el suelo de los nidos que en el suelo control; y encontraron que el tamaño de la colonia es un factor importante, en las colonias más grandes la actividad microbiológica es menor, por lo que la tasa de descomposición es mas lenta.

Efectos en la vegetación. Diversos estudios demuestran el efecto positivo de los nidos de varias especies de hormigas en el crecimiento de las plantas, debido en gran medida al enriquecimiento del suelo. En las plantas que crecen sobre los hormigueros, se ha encontrado mayor densidad de plántulas, mayor tamaño, crecimiento más rápido y mayor sobrevivencia, que en las plantas del suelo control (Davidson & Morton 1981, Culver & Beattie 1983, Beattie & Culver 1983 Whitford 1988, Dean & Yeaton 1992). Los factores responsables son la cantidad de fósforo y nitrógeno, así como una mayor disponibilidad de agua. De modo indirecto, las hormigas pueden incrementar significativamente la riqueza florística en algunas asociaciones vegetales, por el hecho de ciertas especies de plantas, con requerimientos edáficos muy específicos, se benefician de las condiciones del suelo enriquecido (ver Lewis *et al.* 1991).

La sucesión vegetal también puede ser influenciada por los nidos de las hormigas, como ocurre en pastizales y sabanas de Sudamérica. En estos sitios los nidos de *Atta vollenweideri* y *Atta laevigata* aceleran el establecimiento de parches de vegetación boscosa, al actuar de manera sinérgica con los árboles en el mejoramiento de las condiciones del suelo y el microclima (Jonkman 1976, Farji & Silva 1995).

La granivoría es otro factor estructurador de las comunidades vegetales, ya que la recolección, la dispersión y el consumo selectivo de semillas de ciertas especies por parte de las hormigas, afecta su distribución y abundancia relativa (Rissing 1986, Andersen 1987, Pemberton & Irving 1990, Kaspari 1993).

Efectos en la fauna del suelo. Son muchas las especies de hormigas depredadoras que mediante sus actividades, controlan las poblaciones de animales que viven en el suelo y en la hojarasca. En particular, las especies de Dorylinae y Ecitoninae (conocidas como legionarias) dominan en los suelos de los trópicos (ver sección

de diversidad funcional). Los cálculos del impacto de estas hormigas sobre la fauna del suelo se han hecho principalmente con especies grandes y de hábitos epígeos, pero existen muchas otras que cazan en el suelo parcial o completamente ocultas entre la hojarasca (Rettenmeyer *et al.* 1983), por lo que es probable que su impacto global sobre las comunidades de animales edáficos esté subestimado.

Aunque estas hormigas capturan una gran variedad de artrópodos de la hojarasca, se ha encontrado un efecto diferencial sobre algunos grupos de insectos. Por ejemplo, en selvas de Costa Rica y Panamá *Eciton burchelli* captura de preferencia grillos y cucarachas, que disminuyen su abundancia hasta en un 50% (Otis *et al.* 1986, Franks 1982, citado por Gotwald 1995).

Diversidad y distribución de las hormigas del suelo en México

Breve reseña histórica. La hormiga *Myrmecocystus mexicanus* fue la primera especie descrita de México en 1838 por Wesmael y la única conocida durante la primera mitad del siglo XIX. El descubrimiento subsiguiente de especies nuevas por Smith (1858, 1859), Mayr (1870), Pergande (1896) y Forel (publicaciones de 1884-1889, citas en Bolton 1995), aumentó a 54 las especies descritas de México hacia finales de ese siglo.

En el primer tercio del siglo XX las contribuciones más importantes fueron las de W.M. Wheeler quien describió más de 30 especies entre 1909 y 1938, principalmente de los estados de Veracruz e Hidalgo. Durante el resto del siglo se describieron 111 especies en los trabajos de Borgmeier (1953, 1958), Brown y Kempf (1960), Francoeur (1973), Watkins (1974, 1975, 1986), Snelling (1976), Bolton (1979), MacKay (1996, 2000), entre otros. El número actual de especies del suelo con localidad del tipo en México asciende a 160.

Los primeros estudios sobre la fauna local y regional de hormigas mexicanas, son los de Norton (1868) acerca de especies de Veracruz; Pergande (1894) sobre hormigas de Baja California y Sonora y Forel (1899) quien describe y enlista hormigas de varias partes de México en la *Biología Centrali-Americana*. Los estudios faunísticos más recientes se citan en el Cuadro 3.

Como trabajos de síntesis de las hormigas de México, podemos mencionar el muy útil de MacKay y MacKay (1989) que incluye la lista de géneros del país y una clave ilustrada para su identificación; y el de Rojas (1996) que ofrece un panorama general del conocimiento del grupo y una lista preliminar de las especies registradas en el país.

Diversidad taxonómica. La fauna de hormigas del suelo en México comprende 407 especies y subespecies agrupadas en 78 géneros (Anexo 1). Están representadas

seis de las siete subfamilias que viven en nuestro país; únicamente Pseudomyrmecinae no tiene representantes en este ambiente ya que todas sus especies son arborícolas.

A nivel del país la formicofauna del suelo está dominada por Myrmicinae, que cuenta con el 53.3% del total de las especies. Le siguen Formicinae, Ponerinae y Ecitoninae con valores entre 12 y 15.5% del total. Finalmente, las subfamilias más pobremente representadas son Dolichoderinae y Cerapachyinae con menos del 5% (Fig. 1).

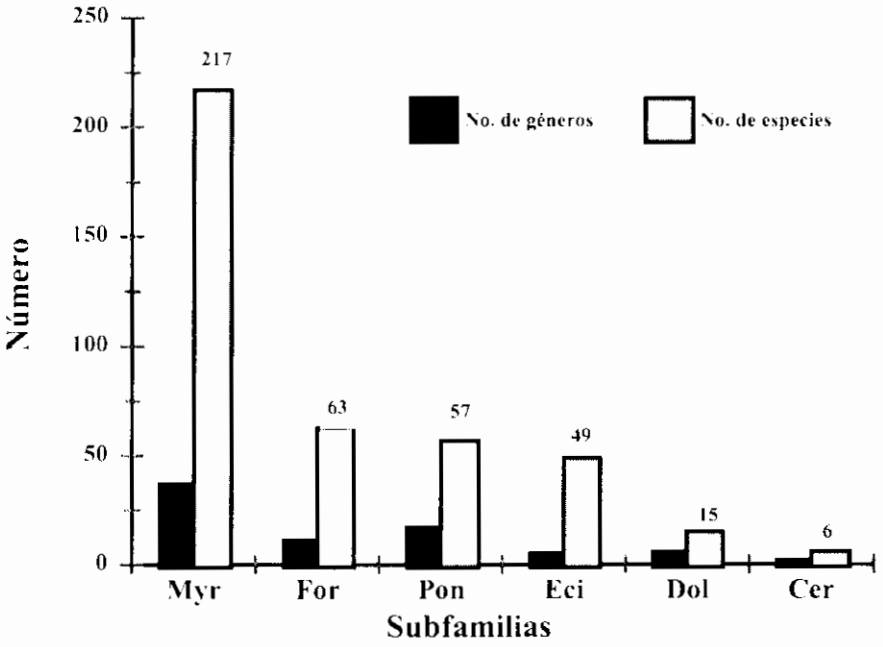


Figura 1

Número de géneros y especies de hormigas del suelo en México, agrupados por subfamilias. Myr = Myrmicinae, For = Formicinae, Pon = Ponerinae, Eci = Ecitoninae, Dol = Dolichoderinae y Cer = Cerapachyinae.

Cuadro 3.
Diversidad local de hormigas en distintos ecosistemas de México.

Tipo de vegetación	Localidad	No. spp.	Referencia	Comentarios
Selva Alta Perennifolia	Volcán S.M. Pajapan, Ver.	106	Cartas 1993	El muestreo incluyó la selva no perturbada y un acahual adyacente derivado de ésta. Suelo (hasta 30 cm de profundidad) y vegetación baja. (33 especies son arboricolas).
Selva Alta Perennifolia	Los Tuxtlas, Ver.	85	Quiroz y Valenzuela 1995	Suelo (hasta 20 cm de profundidad) y vegetacion baja. (25 especies son arboricolas).
Selva Alta Perennifolia	Palenque, Chis.	84	MacKay *et al.* 1991	Suelo (hasta 10 cm de profundidad) y vegetación baja. (28 especies son arboricolas).
Selva mediana subperennifolia	La Mancha, Ver.	62	Rojas en prep	Suelo (hasta 30 cm de profundidad) y vegetación baja (29 especies son arboricolas).
Patizal inducido	Los Tuxtlas Ver.	54	Quiroz y Valenzuela 1995	Suelo(hasta 20 cm de profundidad) y vegetación baja. (18 especies son arboricolas)
Selva mediana subcaducifolia	El Cielo, Tamps.	33	Jusino y Phillips 1992	Suelo. El muestreo incluyó selva perturbada y no perturbada.
Bosque mesofilo	Teocelo Ver	30	Rojas y Castillo (en prep)	Suelo (hasta 40 cm de profundidad)
Matorrales xerofiticos	Mapimi, Dgo	14-26	Rojas y Fragoso 2000	Suelo (hasta 30 cm de profundidad) y vegetación (todas las especies viven en el suelo); 9 matorrales de distinta composición y estructura
Bosque de encino-pino	Chipinque, N.L.	21	Garcia-Perez *et al.* 1992	Suelo (superficie) y vegetación baja.. (= 7 especies son arboricolas)
Pinar	Cañon del Novillo, Tamps.	17	Flores-Maldonado *et al.* 1999	Suelo. Muestreo con necrotrampas.
Encinar	Cañon del Novillo, Tamps.	16	Flores-Maldonado *et al.* 1999	Suelo. Muestreo con necrotrampas.
Pastizal sobre dunas	La Mancha, Ver	15	Rojas en prep	Suelo (hasta 30 cm de profundidad).
Pastizales anidos	Mapimi, Dgo.	11-15	Rojas y Fragoso 2000	Todas las especies viven en el suelo. 3 pastizales de distinta composición y cobertura.
Selva baja caducifolia	Cañon del Novillo Tamps	14	Flores-Maldonado *et al.* 1999	Suelo. Muestreo con necrotrampas.
Bosque de pino	Ayahualulco Cofre de Perote, Ver.	9	Rojas *et al.* en prep.	Suelo (hasta 20 cm de profundidad).
Matorral subinerme	Chipinque, N.L.	8	Garcia-Pérez *et al.* 1992	Suelo (superficie) y vegetación baja.

El análisis por regiones nos indica que la dominancia de Myrmicinae se mantiene en las comunidades de sitios cálidos, tanto húmedos como secos, de todo el país, mientras que en las zonas templadas es normal encontrar un predominio de Formicinae. En general, las zonas áridas no tienen representantes de Ponerinae ni de Cerapachyinae. Por último, la subfamilia Ecitoninae y muchos géneros americanos de Ponerinae están pobremente representados en el norte, ya que son de afinidad neotropical típica, con su límite de distribución en el centro de México.

Por su ubicación geográfica y diversidad topográfica y climática, en México coexisten especies de géneros neotropicales como *Atta, Dorymyrmex* y *Eciton*, con otros de afinidad neártica como *Myrmecocystus* y *Messor*, así como con géneros pantropicales (*Pachycondyla, Gnamptogenys, Strumygenys* y *Wasmannia*), holárticos (*Myrmyca* y *Formica*) y cosmopolitas (*Leptogenys, Pheidole* y *Camponotus*).

En el suelo los géneros con mayor número de especies son: *Pheidole* (51 especies), *Neivamyrmex* (37), *Leptothorax* (21), *Pogonomyrmex* (18) y *Myrmecocystus* (18). Aunque el conocimiento de esta fauna es aún muy incompleto, es probable que este patrón se mantenga con estudios faunísticos futuros, ya que dichos géneros son diversos por naturaleza y, con excepción de *Pheidole*, están relativamente bien estudiados en México.

Diversidad por ecosistemas. Como en otras partes del mundo, en México las comunidades del suelo más ricas en especies son las de selvas altas y medianas (MacKay *et al.* 1991, Cartas 1993) aunque también algunos pastizales inducidos de los trópicos húmedos albergan una buena diversidad (Quiroz & Valenzuela 1995). Los matorrales y los pastizales áridos, junto con los bosques templados son los más pobres en especies (García Pérez *et al.* 1992, Flores-Maldonado *et al.* 1999, Rojas & Fragoso 2000), mientras que el bosque mesófilo tiene una diversidad intermedia (Cuadro 3).

En las selvas tropicales la mayoría de las especies del suelo vive dentro de las ramas y trozos pequeños de madera muerta y entre o debajo de la capa de hojarasca, mientras que muy pocas construyen su nido directamente en el suelo. En las zonas áridas, por el contrario, la gran mayoría de las especies anida dentro del suelo y entre las raíces vivas de las plantas.

En los bosques templados se presenta otro patrón diferente: las hormigas viven casi exclusivamente bajo las piedras, únicos sitios donde la temperatura del suelo alcanza valores suficientemente elevados para permitir el desarrollo de las larvas. La humedad en estos bosques puede también ser un factor limitante para las poblaciones de hormigas. En manchones de bosque de pino-encino ubicados en

cañadas del Cofre de Perote y la Sierra de Chiconquiaco (localidades en el estado de Veracruz), donde la humedad del ambiente es muy elevada, la comunidad está formada por cuatro o cinco especies solamente, además de que las colonias son extremadamente escasas (obs. pers.).

Diversidad por regiones. Con las limitaciones que impone el incompleto y desigual conocimiento de la formicofauna a nivel del país, pero intentando delinear algunos patrones geográficos, he agrupado a las especies en cinco grandes regiones, siguiendo (*grosso modo*) los criterios de clima y tipo de vegetación predominantes.

1. Península de Baja California. La fauna de esta península está formada por 30 especies de 10 géneros y cuenta con un gran número de endemismos (40%). *Myrmecocystus* es el género predominante con nueve especies, cinco de ellas endémicas. Lo mismo sucede con *Pogonomyrmex*, género en el que tres de las seis especies registradas viven solamente allí. La única especie de Ponerinae, *Leptogenys peninsularis*, es también endémica de esta región.
2. Mesa del Norte. En esta región he incluido los estados de Sonora, Chihuahua, Coahuila y Durango. La mayoría de los registros provienen de los matorrales xerofíticos de los desiertos Sonorense y Chihuahuense, mientras que las montañas de la Sierra Madre Occidental están prácticamente inexploradas. En esta región encontramos 71 especies de 21 géneros con un predominio de *Pogonomyrmex* (13 spp.), *Myrmecocystus*(12) y *Neivamyrmex* (10), siendo notoria la ausencia de Ponerinae. Aunque la fauna de esta región es relativamente homogénea, solo seis especies están presentes en los cuatro estados, indicando un muestreo incompleto y desigual.
3. Mesa Central. Esta región comprende a los 10 estados del centro de México. En esta amplia zona viven 60 especies de 21 géneros, siendo las de más amplia distribución *Myrmecocystus melliger* (registrada en 8 estados), *Pogonomyrmex barbatus*, (7) *Atta mexicana* (5) y *Monomorium cyaneum* (4).
4. Este y sureste. Esta región comprende nueve estados ubicados en las costas del Golfo de México y el Caribe, más Nuevo León, Chiapas y Oaxaca. Es, con mucho, la región más diversa del país y contiene 72 géneros (92.3% del total) y 228 especies (56%), que representan a todas las subfamilias que viven en el suelo. Es la única región en donde se encuentra Cerapachyinae (6 spp.). En la península de Yucatán, considerada como subregión, no encontramos un grupo de especies característico.
5. Costa del Pacífico. En esta región hemos agrupado a los estados de la costa del Océano Pacífico (con excepción de Chiapas) y a Morelos. Con sus 97 especies y 35 géneros ocupa el segundo lugar en diversidad regional. Entre las especies más

ampliamente distribuídas están *Nomamyrmex esenbecki mordax*, *Pogonomyrmex barbatus* y *Eciton burchelli*.

Las cinco regiones anteriores muestran grandes diferencias en cuanto a su fauna de hormigas del suelo, lo que resalta la importancia de la heterogeneidad ambiental de nuestro territorio. De acuerdo a su composición específica las regiones que guardan una mayor similitud entre ellas son la costa del Pacífico y la del Centro (C_s = 0.35), mientras que las regiones más diferentes son la del Este y Sureste y la península de Baja California (C_s = 0.08) (Cuadro 4).

Cuadro 4

Similitud en la composición de especies de hormigas del suelo entre las 5 regiones geográficas delimitadas en este estudio, obtenida mediante el Coeficiente de Sorensen: $C_s = (2j/a+b)$. BC = Península de Baja California, MC = Mesa Central, ESE = Este y Sureste, CP = Costa del Pacífico y MN = Mesa del Norte.

	MC	ESE	CP	MN
BC	0.15	**0.08**	0.17	0.29
MN	0.30	0.21	0.29	
CP	**0.35**	0.33		
ESE	0.25			

Diversidad por estados. La riqueza específica de hormigas del suelo para cada uno de los estados de la República Mexicana se presenta en la figura 2. Veracruz es el estado más rico con 137 especies (41% de las especies con datos de localidad), seguido de Chiapas con 68 (20.3%), Nuevo León con 60 (18%) y Tamaulipas con 45 (13.5%). Del resto de los estados, solamente siete contienen entre 30 y 45 especies, mientras que los otros 21 cuentan con menos de 30 especies. Las entidades con menor número de especies son los estados de México, Querétaro y Tlaxcala.

Este patrón de riqueza por estado es semejante al encontrado por otros autores al considerar la distribución de 47 taxones de artrópodos (Llorente *et al.* 1996 y Cordero & Llorente 2000), quienes encontraron que los estados de Veracruz y Chiapas son los de mayor diversidad y Tlaxcala el más pobre. Probablemente estos datos están influenciados por el desigual nivel de conocimiento de la fauna en las

distintas áreas de nuestro país, siendo Veracruz el estado más estudiado en cuanto a su flora y su fauna y Tlaxcala el menos conocido (ver por ejemplo Guevara-Chumacero *et al.* 2001).

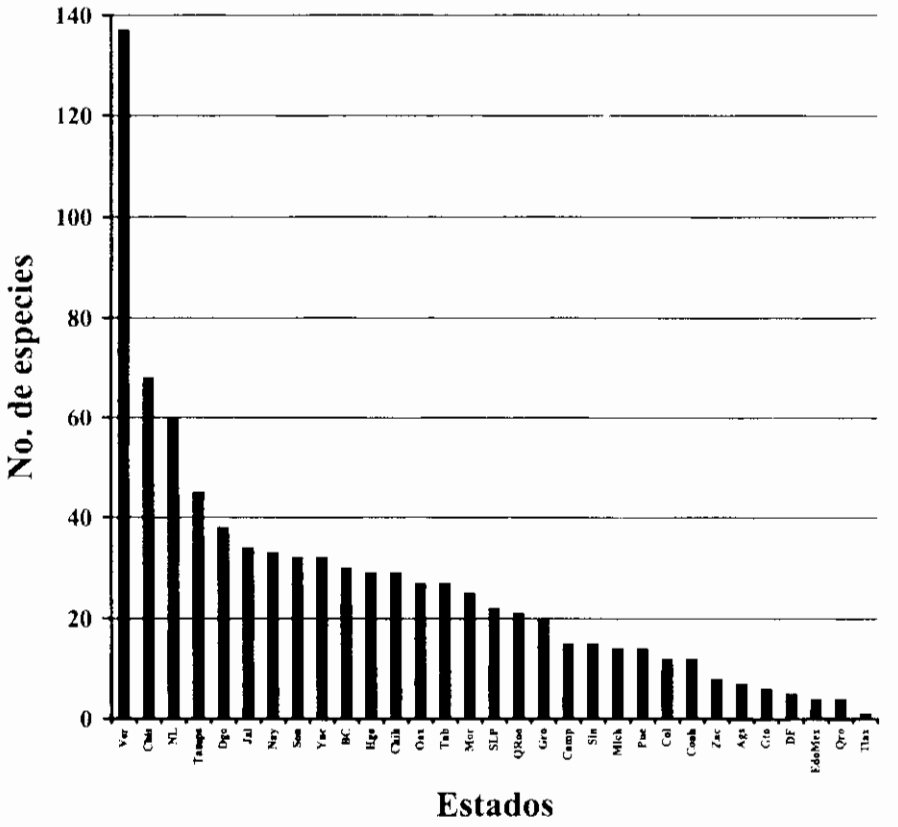


Figura 2
Número de especies de hormigas del suelo en cada Estado de la República Mexicana. Las especies de los estados de la península de Baja California se han agrupado en una sola barra.

Considerando lo anterior, el patrón de riqueza por estado seguramente se modificará al incrementarse los estudios faunísticos. Se ha demostrado un enorme incremento en el número de especies de hormigas para una determinada localidad o región, cuando es estudiada faunísticamente. Por ejemplo, los muestreos de Rojas y Fragoso (1994) en Durango, realizados en menos de 2 hectáreas de una

sola localidad, incrementaron en 136% el número de especies registradas para todo el estado. Por otro lado, a una escala regional, el estudio de Rodríguez-Garza (1986) sobre las hormigas de Nuevo León aumentó en 347% el número de especies conocidas para ese estado. En estados con una alta diversidad de plantas y animales, como Oaxaca y Guerrero, el número de especies de hormigas del suelo registradas hasta ahora podría triplicarse o cuadruplicarse; lo mismo puede ser válido para estados con menor diversidad pero casi desconocidos como el Estado de México, Aguascalientes, Querétaro y Tlaxcala.

Rojas (1996) ha calculado que el número real de especies de hormigas para el país (incluyendo las arborícolas) debe ser casi el doble de los valores actuales.

Distribución de las especies. Con la información disponible, sobre todo para aquellas especies que cuentan con un número considerable de registros, fue posible definir de acuerdo con sus rangos de distribución los grupos siguientes:

Especies de amplia distribución. Se han incluido en este grupo a las especies que además de contar con registros de una gran cantidad de estados, éstos incluyen todas las áreas del país. Siguiendo este criterio las especies de más amplia distribución en México, en estados tanto del norte como del centro y sur del país son: *Atta mexicana* (en 19 estados), *Labidus coecus* (14), *Eciton burchelli parvispinum* (12), *Monomorium cyaneum* (11) y *Neivamyrmex swainsoni* (10).

Especies del centro y norte de México. Este grupo incluye a las especies colectadas en muchos estados, pero con distribución restringida al centro y norte del país: *Pogonomyrmex barbatus* (19 estados), *Myrmecocystus melliger* (12), *Neivamyrmex harrisi* (11) y *Pogonomyrmex rugosus* (11).

Especies del este y sureste de México. En este grupo se encuentran *Neivamyrmex melsheimeri* (8), *N. crassiscapus* (6), *N. fumosus* (5), *N. guerini* (5) *Odontomachus. yucatecus* (4), *Eciton hamatum* (5), *Atta cephalotes* (4) y *Pachycondyla harpax* (4).

Especies de distribución restringida. Un gran número de especies cuenta con un solo registro de localidad. Entre éstas, 72 especies registradas en la literatura tienen únicamente como dato de localidad "México". En la mayoría de los casos un mayor número de colectas nos indicará un área de distribución más amplia, mientras que en otros se podrá confirmar que son especies raras.

Diversidad funcional. En una sección anterior se presentó una breve descripción de los gremios tróficos que se encuentran en la fauna de hormigas del suelo a nivel global, así como algunas consideraciones sobre su impacto en los

ecosistemas. A continuación daremos los resultados del análisis de los gremios en México.

La gran heterogeneidad ambiental que tiene México, aunada a su gran diversidad de hormigas ha permitido que se encuentren en el suelo y en la hojarasca los cinco gremios tróficos antes señalados.

Al considerar el total de especies para el país, el gremio predominante es el de las omnívoras (44% de las especies) y está constituido principalmente por mirmicinas y formicinas. El segundo gremio en importancia es el de las depredadoras (30.5 %), principalmente ecitoninas y ponerinas (Fig. 3).

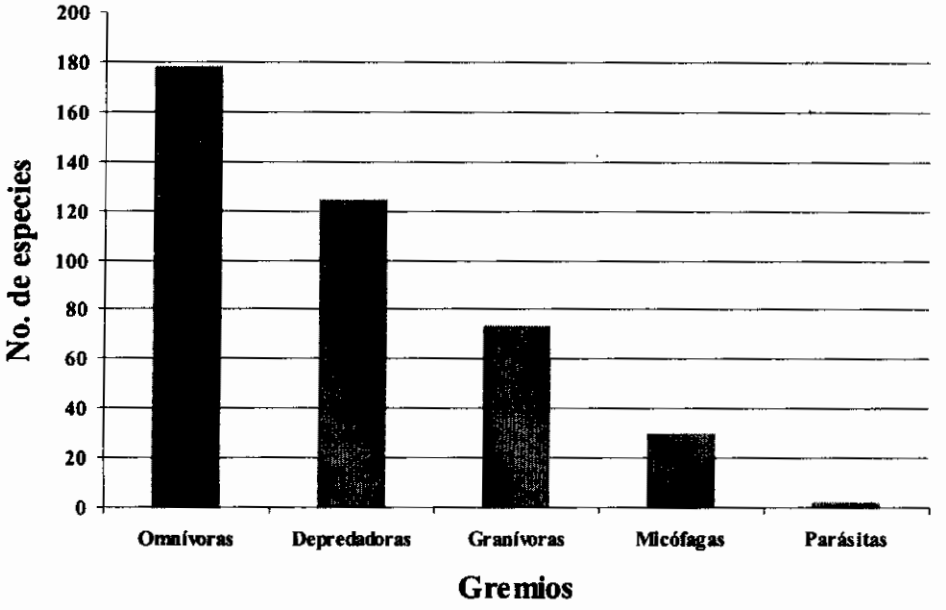


Figura 3
Número de especies de hormigas del suelo por gremio trófico en México

Este espectro trófico general puede variar en las distintas regiones del país y en dependencia del tipo de vegetación dominante. La figura 4, que incluye el número de especies de los cuatro gremios tróficos más importantes para los tres estados con mayor cantidad de especies (Veracruz, Chiapas y Nuevo León) y para dos estados ubicados en zonas áridas de nuestro territorio (Sonora y Durango) muestra

que la predominancia de uno u otro gremio trófico varía. En Veracruz y Chiapas la comunidad está dominada por las depredadoras, en Nuevo León predominan las omnívoras, mientras que en Sonora y Durango son más importantes las granívoras. Este patrón refleja la distribución geográfica de las especies (*e.g.* las ponerinas se distribuyen principalmente en el Este y Sureste del país), y el dominio de uno u otro gremio en función del ecosistema (*e.g.* las granívoras prefieren los matorrales y pastizales con abundancia de plantas anuales).

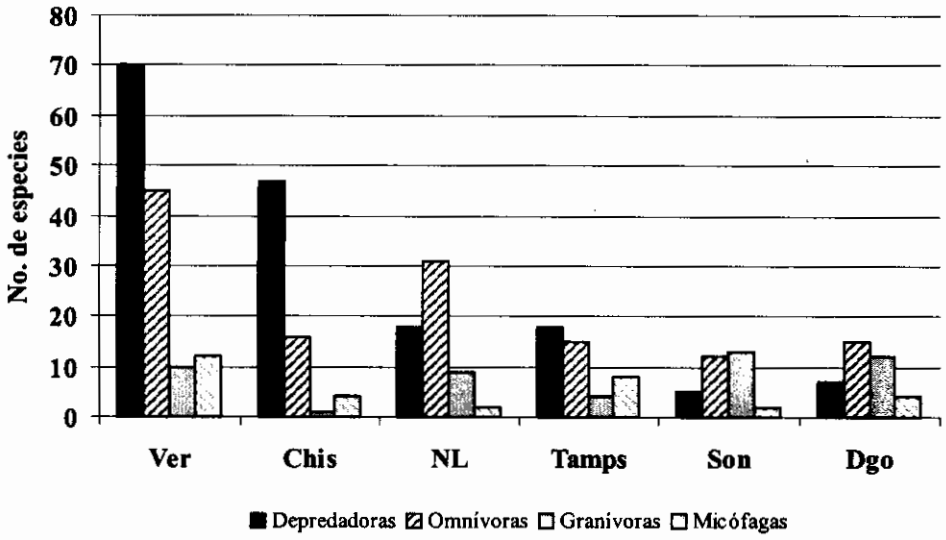


Figura 4
Espectro trófico (considerando los 4 gremios más importantes) de las hormigas del suelo en algunos estados de la República Mexicana.

Omnívoras. En México la omnivoría es el hábito trófico más común entre las hormigas del suelo y la hojarasca y se presenta en 178 especies, la mayoría pertenecientes a las subfamilias Myrmicinae y Formicinae. Los géneros con mayor número de especies omnívoras son *Leptothorax* (21 especies), *Myrmecocystus* (18), *Formica* (10) y *Solenopsis* (10). En este último sobresale *S. geminata*, especie generalista muy abundante en ambientes perturbados, natural o artificialmente, que compite con mucho éxito con otras especies del suelo y que puede ocasionar el empobreciendo de las comunidades.

En las zonas áridas las especies de *Myrmecocystus* están entre las omnívoras más importantes ya que consumen gran cantidad de cadáveres de insectos y exudados dulces de plantas y animales. Como una adaptación a las condiciones extremas de los desiertos estas hormigas almacenan líquidos dulces dentro del cuerpo de ciertos individuos de la colonia para ser utilizados en épocas de escasez. Sobre las preferencias alimenticias de *Leptothorax*, el género más diverso, se sabe muy poco.

Depredadoras. En México se han encontrado 124 especies depredadoras, lo que representa un poco más del 30% de las hormigas del suelo. La mayoría pertenecen a la subfamilia Ecitoninae (49), en la que *Neivamyrmex* es el género más diverso y de mayor distribución en el país, y cuyas especies son depredadoras generalistas de muchos grupos de la fauna edáfica. Dos especies depredadoras que tienen gran impacto en el suelo son *Eciton burchelli*, hormiga generalista de amplia distribución en el país y *E. hamatum*, especializada en capturar larvas y pupas de hormigas, con distribución en los estados del Este y Sureste. Para las ecitoninas mexicanas contamos con información sobre su distribución en todo el país (Watkins 1982) y una lista anotada de las especies de Los Tuxtlas (Rojas & Cartas 1997). La otra subfamilia bien representada en este gremio es Ponerinae con 44 especies, siendo *Odontomachus* y *Pachycondyla* los géneros más diversos y con especies más grandes. En la hojarasca viven muchas depredadoras especialistas, por ejemplo las especies de *Discothyrea* y *Proceratium* que se alimentan únicamente de huevos de artrópodos, mientras que varias especies de *Pyramica* y *Strumygenys* cazan exclusivamente colémbolos. En este mismo ambiente vive *Belonopelta deletrix*, especie del Sureste que se alimenta exclusivamente de dipluros y de algunos cienpiés pequeños. Existen unos pocos estudios sobre el comportamiento depredador de algunas hormigas mexicanas (Lachaud *et al.* 1990 y Valenzuela *et al.* 1995).

Granívoras. De las 73 especies de hormigas granívoras que viven en México 51 pertenecen al género *Pheidole* y a pesar de ser componentes muy importantes de casi cualquier comunidad, son prácticamente desconocidas en cuanto a su biología. En las zonas secas de México las especies de *Pogonomyrmex* son particularmente notorias por el tamaño de sus colonias y porque retiran la vegetación que rodea a sus nidos. Aunque son consideradas perjudiciales por los ganaderos, se sabe que no dañan más del 1% del área en que viven, además de que el incremento en la productividad vegetal alrededor de sus nidos es mayor que el daño que ocasionan a la vegetación (MacKay 1990). Por su parte Kirkham y Fisser (1972) consideran que el deterioro de los pastizales es la causa, más que la consecuencia, de las grandes densidades que estas

especies pueden alcanzar en algunas localidades. Las 18 especies de *Pogonomyrmex* del país han sido parcialmente estudiadas por Cole (1968) y MacKay *et al.* (1985). Una de las granívoras más especializadas es *Messor pergandei* del noroeste de México, ya que puede vivir en condiciones extremas de aridez (sus colonias han sobrevivido aún después de 12 años de sequía severa, Tevis 1958). Las colonias de esta especie almacenan gran cantidad de semillas en cámaras subterráneas y pueden subsistir con una dieta enteramente a base de ellas. Otros estudios acerca de algunas especies granívoras de México son los de González-Espinoza (1984) y Rojas y Fragoso (1994, 2000).

Micófagas. En este gremio se incluyen las especies que se alimentan de los hongos que cultivan en el interior de sus nidos y que pertenecen a la tribu Attini de Myrmicinae. Existen en nuestro país 30 especies de este gremio comprendidas en nueve géneros, siendo las del género *Atta* las más notorias por el tamaño de sus colonias y sus hábitos defoliadores. De las tres especies de *Atta* que viven en México, *A. mexicana* es la más importante ya que ataca a una gran variedad de plantas silvestres y cultivadas y se distribuye prácticamente en todo el país. Las otras dos especies son menos abundantes y tienen áreas de distribución más restringidas: *A. cephalotes* se encuentra en los estados del sureste mientras que *A. texana* se ha registrado únicamente en Tamaulipas y Veracruz. De la mayoría de las especies pequeñas de este gremio se tiene muy poca información por lo que no es posible todavía delinear su distribución.

Patrones de abundancia y biomasa. En el país son escasos los estudios que estiman la abundancia y la biomasa de las hormigas, además de que la utilización de distintos métodos para medirlas dificulta la comparación de los resultados; a pesar de esto, se pueden delinear algunos patrones generales.

En los sitios perturbados se observa una mayor abundancia y biomasa de hormigas que en los sitios sin perturbar, con una disminución en la diversidad de especies. Por ejemplo, en un potrero de Veracruz Cartas (1993) encontró la comunidad de hormigas del suelo compuesta por 19 especies, pero con una abundancia 3.7 veces más elevada que la de la selva tropical cercana integrada por 31 especies. Los valores de biomasa (para el total de la fauna de hormigas) fueron también mayores en tres de los cuatro sitios perturbados con respecto a los 4 sitios con vegetación natural (Cartas 1993).

También en los suelos de algunos cultivos anuales la abundancia de hormigas es muy elevada. Por ejemplo, Camacho (1995) registró en cultivos de caña y maíz densidades de 1881 y 2288 ind/m^2, respectivamente, cifras que representaron el 44 y el 53% de la abundancia total de la macrofauna de esos suelos.

El tipo de vegetación influye de manera importante en el aporte de biomasa de estos insectos al ecosistema. Por ejemplo, en una misma localidad del Desierto Chihuahuense los matorrales y los pastizales tienen una abundancia promedio de hormigas muy similar, pero en algunos matorrales el valor promedio de la biomasa es 2.5 veces mayor que el de los pastizales (Rojas & Fragoso 2000).

Por último, Brown *et al.* (2001) encuentra que las hormigas dominan las comunidades macrofaunísticas del suelo en cuanto a densidad, aún en estudios que utilizan métodos que subestiman las abundancias de estos insectos.

Las comunidades de hormigas del suelo en los agroecosistemas: patrones globales y en México

Algunos agroecosistemas, en particular los policultivos tradicionales de los trópicos, contienen una diversidad local de hormigas muy alta. Por ejemplo, la diversidad de especies del suelo y la hojarasca en cacaotales de Brasil puede llegar a las 124 especies (Delabie & Fowler 1995). En este tipo de cultivos la vegetación conserva una diversidad y una arquitectura parecidas a las del bosque original, por lo que las hormigas pueden encontrar recursos similares para su anidación y alimentación. En Costa Rica, los cacaotales conservan el 44% de las especies que forrajean en el suelo y una vez abandonados recuperan en 24 años más del 90% de las especies del bosque (Roth & Perfecto 1994).

Algunos cultivos favorecen el incremento de la diversidad de hormigas, como es el caso de los cafetales de Puerto Rico en los que vive casi el doble de especies que en el bosque subtropical adyacente (Torres 1984a). En México los cafetales también presentan este patrón, aunque no tan acentuado (Ramos 2001).

La diferencia en la tolerancia fisiológica a la temperatura de las distintas especies de hormigas es la responsable de su supervivencia en los cultivos anuales (Torres 1984a). Este autor encontró que las especies de Ponerinae son poco resistentes a las altas temperaturas, mientras que las de Myrmicinae tienen una mayor tolerancia, por lo que predominan en los cultivos. También Perfecto y Vandermeer (1996) reconocen a la variable microclimática como un agente estructurante de las comunidades en los cultivos, pero más como un modulador de las interacciones competitivas entre las especies.

A diferencia de lo que sucede en los agroecosistemas que mantienen elementos de la vegetación original, en los cultivos anuales el suelo se convierte en un ambiente inhóspito para la mayoría de las especies de hormigas. Sin hierbas y hojarasca , la temperatura del suelo se eleva y la humedad disminuye, lo que limita la actividad de forrajeo de las hormigas. La lluvia, por otro lado, sin barreras para llegar al suelo, puede lavar las señales químicas dejadas por las obreras (Carroll & Risch 1983). De esta manera, la comunidad de hormigas cambia drásticamente y de ser rica en especies y diversa en hábitos tróficos se vuelve pobre y con una

o dos especies dominantes, usualmente de hábitos generalistas. Este es el caso de los cultivos y potreros de las regiones cálido-húmedas de México y de otras partes de América tropical (Carrol & Risch 1983, Perfecto & Vandermeer 1996), en donde *Solenopsis geminata* es la especie más abundante que desplaza prácticamente a todas las demás especies que forrajean en el suelo, como lo han demostrado los experimentos de Risch y Carroll (1982) en milpas de Tabasco. Un impedimento al restablecimiento de una comunidad más equilibrada en estos sitios, lo constituye la duración de los ciclos de siembra y cosecha, que son generalmente más cortos que el tiempo anual de generación de muchas especies de hormigas.

El método de roza-tumba-quema utilizado para este tipo de siembra en varias regiones de México, ocasiona una disminución inicial drástica en la diversidad de hormigas. MacKay *et al.* (1991), por ejemplo, registraron en una localidad de Chiapas, una disminución de 62% en la riqueza específica en las áreas quemadas después de un mes de realizada la quema. También se sabe que el establecimiento de una nueva comunidad, con especies resistentes a las nuevas condiciones, no es rápido. En Tabasco se ha documentado que la recolonización y el crecimiento de las colonias después de la quema y el primer año de cultivo son procesos muy lentos (Carrol & Janzen 1973).

En los cultivos las hormigas del suelo pueden constituírse en plagas de diversas formas. Los homópteros que segregan miel, especialmente cóccidos y membrácidos, son atendidos por hormigas en una relación mutualista que beneficia a sus poblaciones (Carrol & Janzen 1973). Debido a que los homópteros son vectores de enfermedades de las plantas y/o causan daño directo a los tejidos de sus huéspedes, esta relación se constituye en una plaga. Algunas malezas con nectarios extraflorales también prosperan cuando son protegidas por las hormigas (Carrol & Risch 1983). Algunas especies de *Atta* y *Acromyrmex* causan daño directo a las plantas al consumir sus hojas, flores y plántulas. Entre los cultivos que atacan están los cítricos, el cacao, el café, el maíz, el algodón, los pinos y los eucaliptos (Cherrett 1986). En México, todavía no contamos con la evaluación de los daños causados por estas hormigas y no existen estudios formales al respecto, pero se sabe que *Atta mexicana* ataca a los cultivos de papaya en Veracruz y de maíz en Morelos, y que *Atta cephalotes* consume las flores de durazno en Tamaulipas. Se han documentado otros efectos negativos de las hormigas en los cultivos. Por ejemplo, la presencia de *Solenopsis geminata* en flores de *Cucurbita moschata* impide que sus polinizadores (*Peponapis* spp.) acudan a visitarlas (Carroll & Risch 1983), lo que reduce la producción de frutos y semillas.

Por último, es interesante anotar que una misma especie, por ejemplo *Solenopsis geminata*, puede ser benéfica para un cultivo y perjudicial para otr. Como esta especie consume semillas pequeñas y medianas, en cultivos de pastos

de forrajeo o de cereales de grano pequeño como el mijo puede ser muy perjudicial, mientras que en los policultivos tropicales de maíz, frijol y calabaza puede ser útil al consumir más del 95% de las semillas pequeñas de malezas (Carroll & Risch 1984).

Las hormigas en el control biológico. Debido a su carácter eminentemente depredador las hormigas son muy importantes reguladoras de las poblaciones de insectos, por lo que en los cultivos pueden llegar a ser un factor crucial en el control biológico de las plagas (Majer 1976, Perfecto 1990, DeMedeiros *et al.* 1995). Al ser depredadoras denso-dependientes pueden controlar eficientemente las poblaciones de insectos plaga, sobre todo cuando éstos se encuentran distribuídos de manera agregada. En policultivos anuales del sureste de México, *S. geminata* es capaz de reducir significativamente las poblaciones de insectos y en particular las plagas de la calabaza (Carroll & Risch 1982).

PERSPECTIVAS

A pesar de su diversidad y omnipresencia en los ecosistemas, el estudio de las hormigas en México ha atraído a un número muy pequeño de investigadores, lo que ha conducido a un avance lento en su conocimiento. Esto puede deberse en parte a que las hormigas han sido tradicionalmente consideradas como un grupo de taxonomía difícil (Bolton 1994).

Con un grupo del que se desconoce tanto, no es fácil seleccionar cuáles deben ser las prioridades de estudio, sin embargo, con base en la información presentada y desde la perspectiva de su importancia en el suelo, se pueden establecer las siguientes líneas prioritarias de investigación:

1. Completar el inventario de las especies

La rápida destrucción de los ecosistemas naturales en México nos apremia a completar el estudio de nuestra diversidad, sobre todo de aquellos grupos más susceptibles. Sabemos que en las regiones tropicales de nuestro país la reducción de la diversidad de hormigas del suelo debida a la pérdida de la cobertura vegetal y al establecimiento de cultivos es drástica y duradera (Carroll & Janzen 1983, MacKay *et al.* 1991, Quiroz & Valenzuela 1995), con la posible excepción de los cultivos agroforestales como los cafetales (Ramos 2001). Incluso la perturbación a menor escala altera la composición de las comunidades edáficas, ya que muchas especies, en particular las que viven en la hojarasca, tienen requerimientos especiales de microclima.

En general, es necesario hacer estudios faunísticos en todo México, pero principalmente en aquellos estados de alta diversidad en plantas y animales como Chiapas, Oaxaca y Guerrero y los que se han registrado pocas especies, como el

Estado de México, Querétaro y Tlaxcala. Es necesario también conocer la diversidad de hormigas del suelo desde una perspectiva regional, pues la mayoría de los estudios abarca áreas pequeñas, siendo el único estudio a nivel estatal el de Nuevo León (Rodríguez-Garza 1986).

Ante la imposibilidad de registrar y describir en el corto plazo todas las especies del suelo de nuestro territorio surgen dos alternativas viables:

a) Inventariar y en su caso describir las especies de sitios selectos, elegidos de acuerdo a criterios relativos a su alta diversidad, a su estatus de sitio protegido o amenazado, a la representatividad de un bioma determinado y a su importancia biogeográfica.
b) Realizar estudios con grupos de especies, seleccionados con un criterio taxonómico o ecológico, que puedan ser indicadores de la diversidad total de la comunidad a la que pertenecen. Como se expuso en secciones anteriores, las comunidades tienen ciertos patrones constantes en cuanto a riqueza y composición por regiones o ecosistemas, por lo que parece factible conocer a una comunidad mediante el estudio de una parte de sus componentes

2. Evaluar los efectos de las hormigas en el suelo

En México no existe ningún estudio sobre los efectos de la actividad de las colonias sobre las propiedades físicas o químicas del suelo o sus procesos . Son necesarios estudios con especies seleccionadas y para cada grupo funcional, en distintos ecosistemas y tipos de suelo, para evaluar su influencia en la dinámica del agua, la descomposición de la materia orgánica, el banco de semillas, las poblaciones de la macrofauna, etc. En los agroecosistemas, y desde el punto de vista de la fertilidad del suelo, deberán estudiarse los posibles efectos benéficos de algunas especies consideradas como plagas (*Atta*, *Pogonomyrmex* y *Solenopsis*) y que naturalmente son abundantes y con colonias grandes.

3. Implementar estudios encaminados al manejo de las hormigas en los agroecosistemas.

Los efectos benéficos de las hormigas sobre las condiciones del suelo como son la descompactación, el enriquecimiento en nutrientes, la mayor retención del agua, etc. deberían ser aprovechados en los sistemas agrícolas, principalmente en los de bajos insumos. En comparación con otros grupos (*e.g.* lombrices de tierra), en el caso de las hormigas estamos todavía lejos de implementar prácticas de manejo en los suelos agrícolas. Sin embargo, se han planteado algunas formas posibles de manipulación de las especies y de las comunidades en los agroecosistemas, aprovechando sus hábitos de forrajeo y sus preferencias alimenticias (ver Carroll & Risch 1983).

Por su comportamiento depredador denso-dependiente, algunas especies que viven en el suelo son potencialmente utilizables como agentes de control biológico de plagas, en especial de aquellas con una distribución agregada (DeMedeiros *et al.* 1995). Aunque se ha sugerido que pueden estar actuando como dispersoras de hongos micorrícicos en cultivos de maíz (McIlveen & Cole 1976), esto no se ha demostrado.

Como mencionan Carroll & Risch (1983), con las hormigas que se encuentran en los agroecosistemas tenemos la ventaja inicial de que no es necesario importarlas (aunque esto es posible, ver Torres 1984b). Además, existe la conveniencia de que las comunidades son casi siempre pequeñas y están bien adaptadas a las condiciones de los cultivos, por lo que no existe el riesgo de su desaparición.

4. Realizar estudios ecológicos a nivel de especies y de comunidades

Lo ecología de las hormigas del suelo y la hojarasca en México ha sido muy poco estudiada, por lo que en este apartado podríamos incluír un número enorme de temas. Algunos muy importantes para entender la dinámica ecológica del suelo son los factores que determinan la estructura de las comunidades y las distintas interacciones de las especies entre sí, con otros animales y con la rizósfera.

En el contexto de la crisis de diversidad que vivimos y en relación a la polémica de qué especies es prioritario conservar, es indispensable estudiar la relación que existe entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional, así como la existencia o no de la redundancia en las comunidades de hormigas del suelo.

CONCLUSIONES

Los resultados de esta revisión muestran que las hormigas han sido muy poco estudiadas en nuestro país, a pesar de ser un grupo diverso taxonómica y furncionalmente, y de importancia en la estructura y dinámica del suelo.

El inventario de su diversidad es muy incompleto, por lo que es necesario hacer estudios en todo el país, principalmente en los ecosistemas más diversos y en los amenazados por la destrucción del ambiente. Idealmente, los estudios encaminados a inventariar la diversidad de hormigas del suelo deberían contar con metodologías de muestreo óptimas para este ambiente.

Como lo han mostrado varios estudios y las predicciones de las curvas de acumulación de especies, es necesario utilizar varios métodos complementarios para muestrear bien las comunidades de hormigas (ver por ejemplo Longino & Colwell 1997). Con las comunidades del suelo esto es particularmente cierto: algunas especies viven permanentemente dentro del suelo y para colectarlas se requieren técnicas específicas, como la revisión de bloques de suelo (monolitos), el lavado-tamizado de suelo, o la colocación de cebos subterráneos. Para extraer

las que viven en la hojarasca, en cambio, se requiere de extractores como el embudo de Berlese o el de Winkler, mientras que las que viven en madera muerta es necesario extraerlas manualmente.

Los inventarios de fauna han sido tradicionalmente hechos por los taxónomos y desafortunadamente casi siempre han utilizado métodos no cuantitativos. El uso de un muestreo estructurado con base en las variables del ambiente, junto con el acopio de datos cuantitativos nos permite caracterizar la comunidad, además de obtener un inventario más completo y confiable.

El papel de la hormigas en la dinámica de los suelos es un campo de estudio complejo y extenso que no ha sido abordado en México, por lo que es necesario realizar numerosos estudios, tanto de carácter básico como encaminados a la solución de problemas específicos (pérdida de la fertilidad del suelo, erosión, recuperación de suelos degradados, etc.) en ecosistemas naturales y en agroecosistemas. La falta total de estudios sobre este tema en nuestro país, hace muy difícil por ahora cualquier intento de implementar algún tipo de manejo.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Biól. Antonio Angeles Varela su ayuda en la elaboración del Anexo 1 y a dos revisores por sus atinados comentarios y sugerencias. Para la realización de este trabajo se recibió apoyo del Proyecto GEF "904-55". Este estudio forma parte de las investigaciones que se llevan a cabo en el Departamento Biología de Suelos "902-07".

LITERATURA CITADA

Andersen, A.N. 1987. Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos*, 48: 171-174.

Baroni Urbani, C. 1978. Materiali per una revisione dei *Leptothorax* neotropicali appartenenti al sottogenere *Macromischa* Roger, n. comb. (Hymenoptera: Formicidae). *Ent. Basiliensia* 3:395-618

Baxter, F.P. & F.D. Hole. 1967. Ant (*Formica cinerea*) pedoturbation in a prairie soil. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.*, 31: 425-428.

Beattie A.J. & D.C. Culver. 1983. The nest chemistry of two seed-dispersing ant species. *Oecologia*, 56: 99-103.

Bolton, B. 1979. The ant tribe Tetramoriini (Hymenoptera: Formicidae). The genus *Tetramorium* Mayr in the Malagasy region and in the New World. New taxa. *Bull. Br. Mus., (Nat. Hist.) Entomol.*, 38: 129-181.

1994. *Identification guide to the ant genera of the world.* Cambridge, Mass. Harvard University Press. 222 pp.

1995a. *A New General Catalogue of the Ants of the World*. Harvard University Press. Cambridge, MA. 504 pp.

1995b. A taxonomic and zoogeographical census of the extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Jour. Nat. Hist.*, 29: 1037-1056.

Borgmeier, T. 1953. Vorarbeiten zu einer Revision der Neotropischen wanderameisen (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomol.*, 2: 1-51.

1958. Nachtraege zu meiner monographie der Neotropischen wanderameisen (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Entomol.* (N.S.), 1: 197-208.

Brandao, C.R. 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da regiao Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Entomol.*, 35: 319-412.

, J.L.M. Diniz & E.M. Tomotake. 1991. *Thaumatomyrmex* strips millipedes for prey: a novel predatory behaviour in ants, and the first case of sympatry in the genus (Hymenoptera: Formicidae). *Ins. Soc.*, 38: 335-344.

Brothers, D.J. & J.M. Carpenter. 1993. Phylogeny of Aculeata: Chrysidoidea and Vespoidea. *J. Hym. Res.*, 2: 227-302.

Brown, G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patrón, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle & V. Ordaz. 2001. Diversidad y Rol Funcional de la Macrofauna Edáfica en los Ecosistemas Tropicales Mexicanos. *Acta Zool. Mex. (n.s.)*. Número especial 1:79-110

Brown, W.L. 1957. Ants from Laguna Ocotal (Hymenoptera: Formicidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.* 116:228-237

1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera). *Bull. Mus. Comp. Zool.* Vol 118 (5):175-362

1959. A revision of the dacetine ant genus *Neostruma*. *Breviora.* 107:1-13

1967. Studies on North American ants. II. *Myrmecina. Entomol. News* 28: 233-240

1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas. *In:* B.J. Meggers, E.S. Ayensu & W.D. Duckworth (Eds.). *Tropical forest Ecosystems in Africa and South America: A comparative review.* Smithsonian Institution Press. Washington. pp. 161-185.

1975. Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmicini, Acanthostichini, and Aenictogitini. *Search. Agric.* 5. Entomolgy. 15:1-115

1984. Diagnosis and relationships of the myrmicine ant genus *Ishakidris* gen n. (Hymenopetra: Formicidae). *Syst. Entomol.* 9:373-382

& W.W. Kempf. 1960. A world revision of the ant tribe Basicerotini. *Studia Ent.* (N.S.) 3: 161-250.

Brown, J.H., D.W. Davidson & O.J.Reichman. 1979a. An experimental study of competition between seed-eating rodents and ants. *American Zoologist.*, 19: 1129-1143.

Brown, J.H., O.J. Reichman & D.W. Davidson. 1979b. Granivory in deserts ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 201-227.

Bruhl, C., Gunsalam, G. & E. Linsenmair. 1998. Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in Sabah, Borneo. *Jour. Trop. Ecol.*, 14: 285-297.

Bruhl, C.A., Mohamed, M. & K. E. Linsenmair. 1999. Altitudinal distribution of leaf litter ants along a transect in primary forests on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. *Jour. Trop. Ecol.*, 15: 265-277.

Brusaard, L., V. Behan-Plletier, D. Bignell, V. Brown, W. Didden, P. Folgarait, C. Fragoso, D. Freckman, V.S.R. Gupta, S.T. Hattori, D.L. Hawksworth, C. Klopatek, P. Lavelle, D. Malloch, J. Rusek, B. Söderström, J. Tiedje & R. Virginia. 1997. Biodiversity and Ecosystem functioning in Soil. *Ambio,* 26: 563-570.

Bucher, E.H. & R.B. Zuccardi. 1967. Significación de los hormigueros de *Atta volleweideri* Forel como alteradores del suelo en la Provincia de Tucumán. *Acta Zool. Lilloana.*, 23: 83-96.

Camacho, G. 1995. Estudio de la macrofauna edáfica de 3 agroecosistemas en La Mancha, Ver. Tesis Profesional. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. 63 pp.

Carroll, C.R. & D.H. Janzen. 1983. Ecology of foraging by ants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 231-257.

Carroll, C.R. & S.J. Risch. 1983. Tropical annual cropping systems: ant ecology. *Environ. Manage.*, 7: 51-57.

.1984. The dynamics of seed harvesting in early successional communities by a tropical ant, *Solenopsis geminata. Oecologia*, 61:388-392.

Cartas, C.A. 1993. Aspectos ecológicos de la formicofauna (Hymenoptera: Formicidae) del volcán San Martín Pajapan, Veracruz. Tesis Profesional. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana. 78 pp.

Cherret, J.M. 1986. History of the leaf-cutting ant problem. *In*: Lofgren C. y Vander Meer R. (Eds.) *Fire Ants and Leaf-Cutting Ants. Biology and Management.* Westview Studies in Insect Biology. pp. 10-17.

Cole, A.C. 1968. *Pogonomyrmex Harvester Ants. A study of the genus in North America.* The University of Tennessee Press. 181 pp.

Cordero, C. & J. Llorente. 2000. Los Arthropoda de México: algunas comparaciones. Pp. 95-101. *In: Biodiversidad de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento.* Vol II. J. Llorente, E.González & N. Papavero (Eds.). U.N.A.M.-CONABIO. 676 pp.

Creighton, W.S. 1930. The New World species of the genus *Solenopsis* (Hymenop. Formicidae). *Proc. Amer. Acad. Arts & Sci.*, 66(2): 39-151

Culver, D. G. & A.J. Beattie. 1983. Effects of ant mounds on soil chemistry and vegetation patterns in a Colorado montane meadow. *Ecology.*, 64: 485-492.

Czerwinski, Z., H. Jakubczyk & J. Petal. 1971. Influence of anthills on the meadow soil. *Pedobiologia*, 11: 277-285.

Dauber, J. & V. Wolters. 2000. Microbial activity and functional diversity in the mounds of three different ant species. *Soil Biology & Biochemistry*, 32: 93-99.

Davidson, D.W. & S.R. Morton. 1981. Competition for dispersal in ant-dispersed plants. *Science*, 213: 1259-1261.

Dean, W.R.J. & R.I. Yeaton. 1992. The importance of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds as germination sites in the southern Karoo, South Africa. *African Jour. Ecol.*, 30: 335-345.

.1993. The effects of harvester ant *Messor capensis* nest-mounds on the physical and chemical properties of soils in the southern Karoo, South Africa. *Jour. Arid Environ.*, 25: 249-260.

Delabie, J.H.C. & H.G. Fowler. 1990. Cryptic species assemblages in tropical and temperate latitudes. Pp. 695-696. *In*: Veeresh, G.K., B. Mallik and C.A. Viraktamath (eds.). *Social Insects and the Environment*. Proceedings of the 11th International Congress of IUSSI. Bangalore, India. Oxford & IBH Publishing Co. PVT. LTD. New Delhi, India. 765 pp.

.1995. Soil and litter cryptic ant assemblages of Bahian cocoa plantations. *Pedobiologia*, 39: 423-433.

DeMedeiros, M.A., H.G. Fowler, H.G. & O.C. Bueno. 1995. Ant (Hym., Formicidae) mosaic stability in Bahian cocoa plantations: implications for management. *J. Appl. Entomol.*, 119: 411-414.

DuBois, M.B. 1986. A revision of the native New World species of the ant genus *Monomorium* (*minimum* group) (Hym: Formicidae). *Univ. Kansas Sci. Bull.* 53(2):65-119.

Eldridge, D.J. & J. Pickard. 1994. Effects of ants on sandy soils in semi-arid Eastern Australia: II. Relocation of nest entrances and consequences for bioturbation. *Austr. Jour. Soil Res.*, 32: 323-333.

Farji, A.G. & J.F. Silva. 1995. Leaf-cutting ants and forest groves in a tropical parkland savanna of Venezuela: facilitated succession?. *Jour. Trop. Ecol.*, 11: 651-669.

Fisher, B.L. 1996. Ant diversity patterns along an elevational gradient in the Réserve Naturelle Intégrale d´Andringitra, Madagascar. *Field. Zool.*, new series, Mus. Nat. Hist., 85: 93-108.

Fittkau E. J. & H. Klinge. 1973. On biomass and trophic structure of the central amazonian rain forest ecosystem. *Biotropica.*, 5: 1-14.

Flores-Maldonado, K.Y., S.A. Phillips & G. Sánchez-Ramos. 1999. The myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) along an altitudinal gradient in the Sierra Madre Oriental of Northeastern Mexico. *Southwest Nat.*, 44: 457-461.

Forel, A. 1899. Formicidae. *In*: *Biologia Centrali Americana, Hymenoptera.*, Vol. 3.

Fragoso C. & P.Lavelle. 1992. Earthworm communities of Tropical Rain Forests. *Soil Biol. Biochem.*, 24: 1397-1408.

Francoeur, A. 1973. Révision taxonomique des especes Néarctiques du groupe *fusca*, genre *Formica*. *Mem. Soc. Entomol. Québec.*, 3:1-316.

García, D.M., R. Jones, W.P. MacKay & P. Rojas. En prensa. Diversity and habitat associations of the ants (Insecta: Formicidae) of El Edén Ecological Reserve. *In*: A. Gómez-Pompa, M. Allen & S. Fedick (Eds): Lowland Maya Area: Three Milennia at the Human-Wildlife Interface. University of California-Riverside, USA, Eds: Gomez-Pompa, A,

García-Pérez, J.A., W.P. Mackay, D. González-Villarreal & R. Camacho-Trujillo. 1992. Estudio preliminar de la mirmecofauna del Parque Nacional Chipinque, Nuevo León, México y su distribución altitudinal. *Fol. Entomol. Mex.*, 86:185-190.

González-Espinoza, M. 1984. Patrones de comportamiento de forrajeo de hormigas recolectoras *Pogonomyrmex* spp. en ambientes fluctuantes (Hymenoptera: Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.*, 61:147-158.

González, D., W.P. MacKay, A. Rebeles and S. B. Vinson. 1995. New records for the ant *Cheliomyrmex morosus* in México (Hym. Formicidae). *J. New York Entomol. Soc.* 103(2):219-220.

Gotwald, W.H. Jr. 1995. *Army Ants. The Biology of Social Predation*. Cornell University Press. Ithaca, NY. 302 pp.

Guevara-Chumacero, L.M., R. López-Wilchis & V. Sánchez-Cordero. 2001. 105 años de investigación mastozoológica en México (1890-1995): una revisión de sus enfoques y tendencias. *Fol. Entomol. Mex.*, 83: 35-72.

Haines, B.L. 1978. Element and energy flows through colonies of the leaf-cutting ant, *Atta colombica*, in Panama. *Biotropica*, 10: 270-277.

Holldobler, B. & H. Engel-Siegel. 1984. On the metapleural gland of ants. *Psyche*, 91:201-224.

Holldobler, B. & E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. 732 pp.

Horvitz, C.C. & D.W. Schemske. 1986. Ant-nest soil and seedling growth in a neotropical ant-dispersed herb. *Oecologia*, 70: 318-320.

Jones, C.G., J.H. Lawton & M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 373-386.

Jonkman, J.C.M. 1976. Biology and ecology of the leaf cutting ant *Atta vollenweideri* Forel,1893. *Zeitsch. Ange. Entomol.*, 81: 140-148.

Jusino, A.R. & S.A. Phillips. 1992. Fauna de hormigas de la Reserva de la Biósfera El Cielo. *Biotam* 4: 41-54.

Kaspari, M. 1993. Removal of seeds from neotropical frugivore droppings. Ants responses to seed numbers. *Oecologia*, 95: 81-88.

Kempf, W.W. 1960. Miscelaneous studies on Neotropical ants. *Studia Ent.*, 3. 417-466

. 1963. A review of the ant genus *Mycocepurus* Forel, 1893 (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.*, 6(1-4): 417-432

. 1972. Catálogo abreviado das formigas da regiao neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Studia Ent.*, n.s., 15: 2-345.

Kirkham, D.R. & H.G.Fisser.1972. Rangeland relations and harvester ants in northcentral Wyoming. *J. Range Manag*, 25: 55-60.

Kusnezov N. 1957. Numbers of species of ants in faunae of differentes latitudes. *Evolution*, 11: 298-299.

Lachaud, J.P. 1990. Foraging activity and diet in some Neotropical Ponerine Ants. I.- *Ectatomma ruidum* Roger (Hymenoptera, Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.*, 78: 241-256.

Lavelle, P. 1988. Earthworm activities and the soil system. *Biol. Fert. Soils.*, 6: 237-251.

Lavelle, P. & B. Kohlmann. 1984. Etude quantitative de la macrofaune du sol dans une foret tropicale humide du Mexique (Bonampak, Chiapas). *Pedobiologia*, 27: 377-393.

Lavelle, P., M. Maury & V. Serrano. 1981. Estudio cuantitativo de la fauna del suelo en la región de Laguna Verde, Veracruz. Epoca de lluvias. Pp. 65-100. *In*: P. Reyes-Castillo (ed.): *Estudios Ecológicos en el Trópico Mexicano*. Instituto de Ecología. Publ. No. 6.

Lee, K.E. & T.G. Wood. 1971. *Termites and Soil*. Academic Press, London. 251 pp.

Levan, M.A. & E.L. Stone. 1983. Soil modification by colonies of black meadow ants in a New York old field. *Soil Sci. Soc. Amer. Jour.*, 47: 1192-1195.

Lewis J.P., E.A. Franceschi & S.L. Stofella. 1991. Effects of ant hills on the floristic richness of plant communities of a large depression in the Great Chaco. *Rev. Biol. Trop.*, 39: 31-39.

Llorente, J., E. González, A.N. García-Aldrete & C. Cordero. 1996. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México.Pp. 3-14. *In: Biodiversidad de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento.* J. Llorente, A.N. García-Aldrete y E. González (Eds.). U.N.A.M.-CONABIO. 660 pp.

Lobry de Bruyn, L. A. & A. J Conacher. 1990. The role of termites and ants in soil modification: a review. *Austr. Jour. Soil Res.*, 28: 55-93.

Lockaby, B.G. y J.C. Adams. 1985. Pedoturbation of a forest soil by fire ants. *Soil Sci. Soc. Amer. Jour.*, 49: 220-223.

Longino, J.T. & R.K. Colwell. 1997. Biodiversity assesment using structured inventory: capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecol. Appl.*, 7: 1263-1277.

Longino, J.T. 1999. Hormigas de Costa Rica. Página web. *www.evergreen.edu/user/serv res/research/arthropod/antsofcostarica.html*

MacKay, W.P. 1990. The biology and economic impact of *Pogonomyrmex* harvester ants. *In*: Vander Meer, R.K., K. Jaffé &A. Cedeño. *Applied Myrmecology: a World Perspective.* Westview Press. Boulder. 533-543 pp.

. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22 (1): 1-148

.1996. A Revision of the Ant Genus *Acanthostichus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology.*, 27: 129-179.

. 1997a. Una nueva especie de hormiga del género *Trachymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae) del Estado de Chihuahua, México. *Sociobiology*, 30(1): 43-49

.1997b. A revision of the Neotropical ants of the montivagus species complex, genus *Camponotus*, subgenus *Myrmentoma* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 30(3): 319-334

.1998a. A remarkable new species of *Paratrechina* (Hymenoptera: Formicidae) from the State of Colima, Mexico. *Pan Pacific Entomol.*, 74(2):99-101

. 1998b. Dos especies nuevas de hormigas de la tribu Attini de Costa Rica y México: *Mycetosoritis vinsoni* y *Mycocepurus curvispinosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 46:421-426

. 2000. A review of the New World ants of the subgenus *Myrafant*, (genus *Leptothorax*) Hymenoptera: Formicidae. *Sociobiology*, 36: 265-444.

MacKay, W.P., F. Pérez-Domínguez, L.I. Valdéz & P. Vielma-Orozco.I 1984. La biología de *Crematogaster larreae* Buren (Hymenoptera; Formicidae). *Fol. Entomol. Mex.* 62:75-80

MacKay, W.P., E. Mackay, J.F. Pérez-Domínguez, L.I. Valdéz-Sánchez & P. Vielma-Orozco. 1985. Las hormigas del estado de Chihuahua México: el género *Pogonomyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology,* 11: 39-54.

MacKay, W.P. & E. MacKay. 1989. Clave de los géneros de hormigas en México (Hymenoptera: Formicidae). *Memorias del II Simposio Nacional de Insectos Sociales.* Oaxtepec Morelos. 1-82.

MacKay, W.P., Rebeles, M.A., Arredondo, H.C., Rodríguez, A.D., González, D.A. & S.B. Vinson. 1991. Impact of the slashing and burning of a tropical rain forest on the native ant fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 18: 257-268.

MacKay, W.P. & R.S. Anderson 1991. New distributional records for the ant genus *Ponera* (Hymenoptera. Formicidae) in North America. *J.N.Y. Entomol. Soc.* 99:696-699

Majer, J.D. 1976. The influence of ants and manipulation on the cocoa farm fauna. *Jour. Appl. Ecol.*, 13: 157-175.

Mandel, R.D. & C.J. Sorenson. 1982. The role of the western harvester ant *(Pogonomyrmex occiidentalis)* in soil formation. *Soil Sci. Soc. Amer. Jour.*, 46: 785-788.

Mann, W.M. 1922. Ants from Honduras and Guatemala. *Proc. U.S. Natl. Mus.*, 61:1-54

Maschwitz, U. K. Koob & H. Schildknecht. 1970. Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen. *J. Insect Physiol.*, 16:387-404.

Mayr, G. 1870. Formicidae novogranadenses. *Sitzungs. Akad. Wissens.*, 61:370-417.

McGlynn, T.P. 1999. The worldwide transfer of ants: geographical distibution and ecological invasions. *Jour. Biogeography*, 26: 535-548.

McIlveen, W.D. & H. Cole. 1976. Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps, and birds. *Can. J. Bot.*, 54: 1486-1489.

Nkem, J.N., Lobry de Bruyn, L.A., Grant, C.D., & N.R. Hulugalle. 2000. The impact of ant bioturbation and foraging activities on surrounding soil properties. *Pedobiologia*, 44: 609-621.

Norton, E. 1868. Notes on Mexican ants. *Amer. Nat.*, 2:57-72.

Olson, D.M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Jour. Trop. Ecol.*, 10: 129-150.

Otis, G.W., E. Santana, D.L. Crawford & M.L. Higgins. 1986. The effect of foraging army ants on leaf-litter arthropods. *Biotropica*, 18: 56-61.

Pemberton, R.W. & D.W. Irving. 1990. Elaiosomes on weed seeds and the potential for myrmecochory in naturalized plants. *Weed Science*, 38: 615-619.

Perfecto, I. 1990. Indirect and direct effects in a tropical agroecosystem: the maize-pest-ant system in Nicaragua. *Jour. Ecol. Soc. Am.*, 71: 2125-2134.

Perfecto, I. & J. Vandermeer. 1996. Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, 108:577-582.

Pergande, T. 1894. On a collection of Formicidae from Lower California and Sonora, Mexico. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 4:26-36.

. 1896. Mexican Formicidae. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 5:858-896.

Petal, J. 1978. The role of ants in ecosystems. Pp. 293-325. *In:* M.V. Brian (ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press. London. 409 pp

. 1998. The influence of ants on carbon and nitrogen mineralization in drained fen soils. *Appl. Soil Ecol.*, 9: 271-275

Petal, J. & A. Kusinska. 1994. Fractional composition of organic matter in the soil of anthills and of the environment of meadows. *Pedobiologia.*, 38: 493-501

Petal, J., K. Chmielewski, D. Czepinska-Kaminska, K. Konecka-Betley & D. Kulinska. 1992. Ant communities in relation to changes in some properties of hydrogenic soils differentially transformed. *Ekol. Polska.*, 40: 553-576

Pontin, A.J. 1963. Further considerations of competition and the ecology of the ant Lasius flavus (F.) and L. Niger (L.). *Jour. Anim. Ecology.*, 32:565-574

Quiroz, L. & J. Valenzuela. 1995. A comparison of ground ant communites in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Southwest. Entomol.*, 20: 203-213.

Ramos, M.P. 2001. ¿Se mantiene la diversidad de hormigas con el cambio de bosque mesófilo a cafetales en la Reserva La Sepultura, Chiapas, México?. Tesis de Maestría. El Colegio de la Frontera Sur. 30 pp.

Rettenmeyer, C.W., R. Chadab-Crepet, M.G. Naumann & L. Morales. 1983. Comparative foraging by Neotropical army ants. pp 59-73. *In*: Jaisson, P. (ed.), *Social Insects in the Tropics*, Vol. 2. Université Paris-Nord, Paris.

Risch, S.J. & C.R. Carroll. 1982. Effect of a keystone predaceous ant, *Solenopsis geminata*, on arthropods in a tropical agroecosystem. *Ecology*, 63:1979-1983.

Rissing, S.W. 1986. Indirect effects of granivory by harvester ants : plant species composition and reproductive increase near ant nests. *Oecologia.*, 68: 231-234.

Rodríguez-Garza, J.A. 1982 *Leptogenys elongata* Buckley (Hym: Formcidae) nuevo registro para México. Memorias del XVII Congreso Nacional de Entomología. *Folia Ent. Mex.* 54:99

_____.1986. *Hormigas (Hymenoptera:Formicidae) de Nuevo León.* Tesis de Maestria. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México. 107 pp

Rodríguez Garza & Pozo, C. 1994. Nuevos registros de hormigas para México (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.* 41: 916-917

Rojas, P. 1996. Formicidae. pp. 483-500. *In: Biodiversidad de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento.* J. Llorente, A.N. García-Aldrete y E. González (Eds.). U.N.A.M.-CONABIO. 660 pp

Rojas, P. & A. Cartas. 1997. Ecitoninae (Hym. Formicidae). pp. 349-353. *In*: *Historia Natural de Los Tuxtlas*. E. González, R. Dirzo y R.Vogt (Eds.). U.N.A.M. -CONABIO. 647 pp.

Rojas, P. & C. Fragoso. 1994. The ant fauna (Hymenoptera: Formicidae) of the Mapimi Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *Sociobiology.* 24(1):48-75.

_____. 2000. Composition, diversity, and distribution of a Chihuahuan Desert ant community (Mapimí, México). *Jour. Arid Environ.*, 44:213-227.

Roth, D.S. & I, Perfecto. 1994. The effects of management systems on ground-foraging ant diversity in Costa Rica. *Ecol. Appl.*, 4: 423-436.

Salem , M.Z. & F.D. Hole. 1968. Ant (*Formica exsectoides*) pedoturbation in a forest soil. *Soil Sci. Soc. Amer.Proc.*, 32: 563-567.

Schneirla, T.C. 1971. *Army Ants. A Study in Social Organization*. W.H Freeman and Co. 349 pp.

Shattuck, S.O. 1994. *Taxonomic Catalog of the ant subfamilies Aneuretinae and Dolichoderinae.* Univ. of Calif. Publications in Entomology Vol 112

Smith, F. 1858. *Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum*, 6 Formicidae: 216 pp. London..

_____.1859. *Catalogue of Hymenopterous Insects in the Collection of the British Museum*, 7 Dorylidae and Thynnidae. 76 pp. London.

Smith, D.R. 1979. Superfamily Formicoidea, Family Formicidae. *In:* K.V. Krombein, P.D. Hurd, D.R. Smith and B.D. Burks (Eds.). *Catalog of Hymenoptera in America North of México.* V.2: 1323-1467

Smith M.R. 1944. Ants of the genus *Cardiocondyla* Emery in the United States. *Proc. Ent. Soc. Wash.* 46(2):30-41

1963. Notes on the leaf cutting ants, *Atta* spp., of the United States and Mexico (Hymenoptera: Formicidae). *Proc. Ent. Soc. Wash*, 65(4): 299-302

Snelling, R.R. 1976. A revision of the honey ants, genus *Myrmecocystus* (Hymenoptera: Formicidae). *Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull.*, 24. 163 pp.

Snelling, R.R. y S P. Cover.1992 Description of a new *Proceratium* from Mexico (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche* 99:49-53

Southerland, M.T. 1988. The effects of temperature and food on the growth of laboratory colonies of *Aphaenogaster rudis* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Insect. Soc.* 35: 304-309.

Stradling, D.J. 1978. Food and feeding habits of ants. pp. 81-106 *In*: Brian, M.V. (Ed.). *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press. London. 409 pp

Tevis, L. 1958. Interrelations between the harvester ant *Veromessor pergandei* (Mayr) and some desert ephemerals. *Ecology*, 39: 695-704.

Torres, J. 1984a. Diversity and distribution of ant communities in Puerto Rico. *Biotropica*, 16:296-303.

. 1984b Niches and coexistence of ant communities in Puerto Rico: repeated patterns. *Biotropica*: 16:284-295.

Trager, J.C. 1991. A revision of the fire ants, *Solenopsis geminata* genus group (Hymenoptera: Formicidae:Myrmicinae). *J. New York Entomol. Soc.* 99(2):141-198.

Valenzuela J., A. López-Méndez & J.P. Lachaud. 1995. Activity patterns and foranging activity in nests of *Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera: Formicidae) in cacao plantations. *Southwest. Entomol.*, 20:507-515.

Vazquez D. 1998. *Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) colectadas en necrotrampas en tres localidades de Jalisco, México.* Tesis Profesional Universidad de Guadalajara. 53 pp.

Verhaagh, M. 1990. The Formicidae of the rain forest in Panguana, Peru: the most diverse local ant fauna ever recorded. pp. 217-218. *In*: Veeresh, G.K., B. Mallik and C.A. Viraktamath (Eds.). *Social Insects and the Environment. Proceedings of the 11th International Congress of IUSSI*. Bangalore, India. Oxford & IBH Publishing Co. PVT. LTD. New Delhi, India.765 pp.

Watkins, J.F. 1974. *Neivamyrmex angulimandibulatus*, new species from Cordoba, Mexico. *Southwest. Nat.*, 19:309-312

.1975. *Neivamyrmex cornutus* s.sp. from Oaxaca, Mexico. *Jour. Kansas Entomol. Soc.*, 48:92-95

.1982. The army ants of México (Hymenoptera: Formicdae: Ecitoninae). *Jour. Kansas Entomol. Soc.*, 52(2):10-97-247

.1986. *Neivamyrmex chamelensis*, n. sp. (Hymenoptera: Formicidae: Ecitoninae) from Jalisco, Mexico. *Jour. Kans. Entomol. Soc.*, 59: 361-366

.1988. The army ants of the Camela Biological Station in Jalisco. *Fol. Entomol Mex.* 77:379-393

Weber, N.A. 1972. Gardening ants, the Attines. *Mem. Amer. Phil Soc.*, Vol. 92. Philadelphia. 146 pp.

Wesmael, C. 1838. Sur une nouvelle espece de fourmi du Mexique. *Bulletin de l'Academie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*. 5:766-771.

Wheeler, W.M. 1914. Ants collected by W.M. Mann in the state of Hidalgo, Mexico. *Jour. New York Entomol Soc*. 22:37-61

Whitford, W. G. 1978. Foraging by seed-harvesting ants. pp. 107-110. *In*: Brian, M.V. (Ed.), *Production Ecology of Ants and Termites*. Cambridge University Press. London. 409 pp

. 1988. Effects of harvester ant (*Pogonomyrmex rugosus*) nests on soils and a spring annual *Erodium texanum*. *Southwest. Nat.*, 33: 482-485

Whitford, W.G., D. Schaefer, & Wisdom. 1986. Soil movement by desert ants. *Southwest. Nat.*, 31: 273-274

Wiken, E.B., K. Broesrsma, L.M. Lavkulich & L. Farstad. 1976. Biosynthetic alteration in a British Columbia soil by ants (*Formica fusca* Linne). *Soil Sci. Soc. Amer. Jour.*, 40:422-426.

Wilson, E. O. 1971. *The Insects Societies*. The Belknap Press of Harvard University Press. 548 pp.

Wing M.W.1968 .Taxonomic revision of the Neartic genus *Acanthomyops* (Hymenoptera: Formicidae). Memoir 405 Cornell University. Agricultural Experiment Station. 173 pp.

Zakharov, A.A. 1990. Vertical structure of the ant communities and their role in the Peruvian selva. *Memorabilia Zool.*, 44: 1-11

Recibido: 13 de agosto 2001
Aceptado: 19 de octubre 2001

Anexo 1

Lista de especies de hormigas que viven en el suelo y la hojarasca en México. Los números indican la referencia bibliográfica de cada registro, cuyo listado aparece al final de este anexo.

Subfamilia Cerapachyinae

Acanthostichus emmae MacKay	Oax. [18]
Acanthostichus quirozi MacKay	Ver. [18]
Acanthostichus skwarrae Wheeler	Ver. [1, 18]
Acanthostichus texanus Forel	s. loc. [3] N. L. [18]
Cerapachys augustae Wheeler	N.L. [51] Tamps. [30] Ver. [24]
Cerapachys toltecus Forel	Chis [24]

Subfamilia Dolichoderinae

Dolichoderus plagiatus (Mayr)	N.L.[51, 64]
Dorymyrmex bicolor (Wheeler)	Jal.[1]
Dorymyrmex flavus (McCook)	s. loc. [1]
Dorymyrmex insanus (Buckley)	Dgo.[23] N.L.[39]
Dorymyrmex pyramicus (Roger)	s. loc. [1]
Forelius mccooki keiferi Wheeler	Col.[63] Dgo.[23] N.L.[39] Sin.[1]
Forelius pruinosus anialis (Andre)	Chih.[63] Dgo.[23] N.L.[51] Tamps.[30] Ver.[1]
Linepithema iniquum nigellum (Emery)	s. loc. [63]
Liometopum apiculatum Mayr	N.L.[39, 51] Q. Roo.[67] Tamps.[30]
Liometopum occidentale Emery	s. loc. [63]
Tapinoma melanocephalum (Fabricius)	s. loc. [1]
Tapinoma ramulorum inrectum Forel	Chis.[1] Ver.[1]
Tapinoma ramulorum satullum Wheeler	Ver.[1]
Tapinoma ramulorum toltecum Wheeler	Ver.[1]
Tapinoma sessile (Say)	Ver. [24]

Subfamilia Ecitoninae

Cheliomyrmex morosus (Fr. Smith)	Camp. [3] Chis. [1] Hgo. [3] Pue. [16] S.L.P. [3] Ver. [1, 16]
Eciton burchelli foreli Mayr	s. loc. [22]
Eciton burchelli parvispinum Forel	Chis. [1, 19] Col. [4] Gro. [1] Jal. [4] Oax. [1] Pue. [4] Q. Roo. [4, 67] S.L.P. [1] Sin. [4] Tamps. [3] Ver. [1, 54] Yuc. [3]
Eciton hamatum (Fabricius)	Camp. [4] Chis. [1] Oax. [1] Ver. [1, 54] Yuc. [4]
Eciton mexicanum Roger	Chis. [1, 19] Jal. [55] S.L.P. [4] Tamps. [30] Ver. [54]
Eciton vagans angustatum Roger	Chis. [1] Jal. [55] N.L. [39] Oax. [4] Ver. [54] Yuc. [1]

Labidus coecus (Latreille)	Chis. [4, 19] Chih. [4] Coah. [3, 4] D.F. [3, 4] Hgo. [3, 4] Jal. [3, 4] Mich. [3, 4] Nay. [3, 4] N.L. [3, 4, 39] Oax. [3, 4] S.L.P. [3, 4] Sin. [3, 4] Tamps. [3, 4, 30] Ver. [3, 4, 20, 54]
Labidus praedator (Fr. Smith)	Chis. [4] Gro. [1] N.L. [4] Oax. [4] Pue. [4] Q. Roo. [67] S.L.P. [4] Tamps. [6] Ver. [4, 20, 54] Yuc. [4]
Neivamyrmex agilis Borgmeier	Chih. [4] Jal. [4]
Neivamyrmex andrei Emery	Col. [4] Nay. [4] Sin. [4] Ver. [4]
Neivamyrmex angulimandibulatus Watkins	Ver. [2]
Neivamyrmex chamelensis Watkins	Jal. [53]
Neivamyrmex cloosae (Forel)	Gro. [1]
Neivamyrmex cornutus Watkins	Mor. [4] Oax. [4]
Neivamyrmex crassiscapus Watkins	Camp. [2] Chis. [2] Q. Roo. [2] Tamps. [2] Ver. [2] Yuc. [2]
Neivamyrmex diabolus (Forel)	Camp. [1] Ver. [1]
Neivamyrmex fallax Borgmeier	s. loc. [3] Mich. [4] N.L. [39] Oax. [4]
Neivamyrmex fumosus (Forel)	Camp. [4] Chis. [1] Q. Roo. [4] Tab. [4] Yuc.
Neivamyrmex fuscipennis Wheeler	S.L.P. [4]
Neivamyrmex graciellae (Mann)	Jal. [1] Oax. [4]
Neivamyrmex guerini (Shuckard)	Camp. [4] Chis. [4] Q. Roo. [4] Ver. [4] Yuc. [4]
Neivamyrmex halidaii (Shuckard)	Chis. [1] Col. [1] Oax. [4] Tab. [1] Ver. [1]
Neivamyrmex harrisi (Haldeman)	Ags. [4] Chih. [4] Coah. [4] Dgo. [4] Jal. [4] Nay. [4] N.L. [4, 39] Sin. [4] Son. [4] Tamps. [4] Zac. [4]
Neivamyrmex impudens (Mann)	S.L.P. [4] Yuc. [4]
Neivamyrmex inflatus Borgmeier	Camp. [4] Nay. [1] Yuc. [4]
Neivamyrmex klugii distans Borgmeier	Chis. [4]
Neivamyrmex leonardi (Wheeler)	B.C. [4] Dgo. [23] Tamps. [4]
Neivamyrmex longiscapus Borgmeier	Chis. [4] S.L.P. [4] Tab. [1] Ver. [1] Yuc. [4]
Neivamyrmex macropterus Borgmeier	Chih. [4] Dgo. [1] Oax. [1] Pue. [1]
Neivamyrmex manni (Wheeler)	Hgo. [1]
Neivamyrmex melanocephalus (Emery)	Dgo. [23] Hgo. [1] Jal. [1, 4] Mich. [4] Nay. [1] N.L. [51]
Neivamyrmex melsheimeri (Haldeman)	Camp. [4] Chis. [4] Pue. [4] Q. Roo. [4] S.L.P. [4] Tamps. [4] Ver. [1] Yuc. [1]
Neivamyrmex minor (Cresson)	B.C. [4] Coah. [4]
Neivamyrmex nigrescens (Cresson)	B.C. [4] Gro. [1] Hgo. [1] Jal. [1] Mor. [1] Nay. [4] Oax. [4] Son. [4]
Neivamyrmex opacithorax (Emery)	B.C. [1] Jal. [4] Tamps. [6]
Neivamyrmex pauxillus (Wheeler)	Hgo. [1]
Neivamyrmex pilosus mandibularis (M.R. Smith)	Col. [4] Jal. [4] Nay. [4] Sin. [4]
Neivamyrmex pilosus mexicanus (Fr. Smith)	Camp. [4] Chis. [4] Coah. [4] Col. [1] Pue. [4] S.L.P. [1] Tab. [4] Tamps. [4] Ver. [1]
Neivamyrmex punctaticeps (Westwood)	Ver. [1, 20, 54]
Neivamyrmex rugulosus Borgmeier	Jal. [1] Nay. [1] Son. [4] Ver. [54]

Neivamyrmex spoliator (Forel)	Chis. [1] Ver. [4]
Neivamyrmex sumichrasti (Norton)	Chis. [4] Hgo. [1] Mor. [1] Ver. [4, 20]
Neivamyrmex swainsoni (Shuckard)	B.C. [4] Camp. [4] Chis. [4] Chih. [4] Coah. [4] Dgo. [1] Dgo. [23] Jal. [4] N.L. [39] Oax. [4] Pue. [4] S.L.P. [1] Sin. [4] Son. [4] Tamps. [4] Ver. [4] Yuc. [4]
Neivamyrmex texanus Watkins	Hgo. [4] Jal. [4] S.L.P. [4]
Neivamyrmex tristis (Forel)	Chis. [1] S.L.P. [4] Ver. [4]
Nomamyrmex esenbecki crassicornis (Fr. Smith)	s. loc. [1]
Nomamyrmex esenbecki mordax (Santschi)	Col. [4] Dgo. [4] Gro. [4] Jal. [4, 55] Mich. [4] Mor. [2, 4] Nay. [4] Oax. [4] Sin. [4] Son. [4] Chis. [4] N.L. [39] Tamps. [4] Ver. [4, 20, 54] Yuc. [4]
Nomamyrmex esenbecki wilsoni	Chis. [4] Jal. [55] N.L. [39] Tamps. [4] Ver. [4,20,54] Yuc. [4]
Nomamyrmex hartigi Westwood	Camp. [4] Chis. [4] Ver. [4] Yuc. [4]

Subfamilia Formicinae

Acanthomyops mexicanus Wheeler y Wheeler	Hgo. [44] Pue. [44] Ver. [24]
Acropyga exsanguis Wheeler	Ver. [1]
Anoplolepis longipes (Jerdon)	B.C. [1] Jal. [60] Sin. [1]
Brachymyrmex admotus Mayr	Nay. [1]
Brachymyrmex cavernicola Wheeler	Yuc. [1]
Brachymyrmex depilis Emery	Dgo. [23]
Brachymyrmex gagates Wheeler	Ver. [1]
Brachymyrmex minutus Forel	Chis. [19]
Brachymyrmex musculus Forel	Mor. [1]
Brachymyrmex obscurior Forel	Chis. [1] N.L. [39] Tab. [1]
Camponotus atriceps (Smith)	N.L. [39] QRoo. [67] Tamps. [6]
Camponotus festinatus (Buckley)	s. loc. [3]
Camponotus hyatti Emery	s. loc. [3]
Camponotus laevigatus Smith)	s. loc. [3]
Camponotus montivagus Forel	Hgo. [42] Mich. [42] Oax. [42] Ver. [42]
Camponotus ocreatus Emery	s. loc. [3]
Camponotus semitestaceus Emery	s. loc. [3]
Camponotus ulcerosus Wheeler	s. loc. [3]
Camponotus vicinus Mayr	s. loc. [3] N.L. [39]
Formica browni Francoeur	s. loc. [22]
Formica cuneatus Perty	N.L. [39]
Formica francoeuri Emery	s. loc. [3]
Formica gnava Buckley	s. loc. [3]

Formica pachucana Francoeur	s. loc. [22]
Formica perpilosa Wheeler	s. loc. [3]
Formica propatula Francoeur	s. loc. [22]
Formica pulla Francoeur	s. loc. [22]
Formica retecta Francoeur	s. loc. [22]
Formica subcyanea Wheeler	s. loc. [22]
Lasius alienus Foerster	s. loc. [3]
Lasius niger Linneo	s. loc. [3]
Lasius sitiens Wilson	s. loc. [3] N.L. [39]
Myrmecocystus depilis (Forel)	Chih. [32] Coah. [32] Dgo. [23, 32] Jal. [32] N.L. [32] S.L.P. [32] Son. [32] Zac. [32]
Myrmecocystus flaviceps Wheeler	B.C. [32] Son. [32]
Myrmecocystus intonsus Snelling	B.C. [32]
Myrmecocystus kennedyi Snelling	s. loc. [3] B.C. [32] Son. [32]
Myrmecocystus melanoticus Wheeler	Hgo. [32] Pue. [32]
Myrmecocystus melliger Forel	Ags. [32] Chih. [32] D.F. [32] Dgo. [32] Gto. [32] Hgo. [32] Jal. [32] N.L. [32] N.L. [39] Pue. [32] Qro. [32] S.L.P. [32] Zac. [32]
Myrmecocystus mendax Wheeler	Chih. [32] Son. [32]
Myrmecocystus mexicanus Wesmael	B.C. [32] Chih. [32] Dgo. [32] Gto. [32] N.L. [39] S.L.P. [32]
Myrmecocystus mimicus Wheeler	B.C. [32] Chih. [32] Mor. [32] Son. [32]
Myrmecocystus navajo Wheeler	Son. [32]
Myrmecocystus nequazcatl Snelling	Son. [32]
Myrmecocystus perimeces Snelling	B.C. [32]
Myrmecocystus placodops Forel	Chih. [32] Dgo. [23] N.L. [32,39] Son. [32] Tamps. [32]
Myrmecocystus romainei Cole	Chih. [32]
Myrmecocystus semirufus Emery	B.C. [32]
Myrmecocystus tenuinodis Snelling	Son. [32]
Myrmecocystus testaceus Emery	B.C. [32]
Myrmecocystus yuma Wheeler	B.C. [32]
Paratrechina fulva Mayr)	Ver. [1]
Paratrechina guatemalensis (Forel)	Chis. [1]
Paratrechina laevigata MacKay	Col. [43]
Paratrechina longicornis (Latreille)	Mor. [1] Nay. [1] N.L. [51] Ver. [24]
Paratrechina mexicana (Forel)	D.F. [2] Tab. [2] Ver. [2]
Paratrechina pearsei (Wheeler)	Yuc. [1]
Paratrechina steinheili (Forel)	Nay. [1] Tab. [1] Ver. [1]
Paratrechina terricola (Buckley)	s. loc. [3] Dgo. [23]
Paratrechina vividula (Nylander)	s. loc. [22]
Polyergus rufescens mexicanus Forel	s. loc [22]
Prenolepis acuminata Forel	Tab. [1]

Prenolepis imparis colimana Wheeler	Colima [1]
Prenolepis imparis veracruzensis Wheeler	Ver. [1]

Subfamilia Myrmicinae

Acromyrmex lundii carli Goncalves	s. loc. [22]
Acromyrmex octospinosus (Reich)	s. loc. [50] Gro. [1]
Acromyrmex octospinosus echinatior Forel	Chih. [1] Yuc. [1]
Acromyrmex octospinosus ekchuah Wheeler	Yuc. [1]
Acromyrmex versicolor (Pergande)	s. loc. [3, 50] Dgo. [23]
Adelomyrmex silvestrii (Menozzi)	Chis. [19] Ver. [1]
Adelomyrmex tristani (Menozzi)	Ver. [1, 20]
Aphaenogaster albisetosa Mayr	s. loc. [3]
Aphaenogaster cockerelli Andre	s. loc. [22] Dgo. [23] N.L. [39] Son. [24]
Aphaenogaster ensifera Forel	Mich. [1]
Aphaenogaster fulva azteca Enzmann	s. loc. [22]
Aphaenogaster mexicana (Pergande)	Nay. [1]
Aphaenogaster mutica Pergande	s. loc. [22]
Aphaenogaster patruelis carbonaria Pergande	s. loc. [22]
Aphaenogaster texana Emery	N.L. [39]
Apterostigma collare Emery	s. loc. [50]
Apterostigma mayri Forel	Chis. [19]
Apterostigma pilosum Mayr	Tamps. [6]
Apterostigma scutellare Forel	s. loc. [50] Ver. [1]
Atta cephalotes (Linneo)	Chis. [19, 24] Oax. [48] Ver. [20, 48] Yuc. [48]
Atta mexicana (Fr. Smith)	s. loc. [1] Ags. [48] D.F. [48] Dgo. [48] Gto. [48] Gro. [1] Hgo. [48] Jal. [48] Mich. [1] Mor. [48] Nay. [1, 48] N.L. [39, 48] Qro. [48] Q. Roo. [67] S.L.P. [48] Son. [48] Tamps. [30, 48] Ver. [48]
Atta texana (Buckley)	Tamps. [48] Ver. [48]
Cardiocondyla ectopia Snelling	N.L. [39]
Cardiocondyla emeryi Forel	s. loc. [56]
Crematogaster californica Emery	s. loc. [3]
Crematogaster depilis Wheeler	s. loc. [3] Dgo. [23]
Crematogaster emeryana Creighton	s. loc [3]
Crematogaster farreae Buren	s. loc [3] Chih. [59]
Crematogaster minutissima Mayr	N.L. [39]
Crematogaster mormonum Emery	s. loc. [3]
Crematogaster punctulata Emery	s. loc. [3]
Cyphomyrmex costatus Mann	Ver. [24]
Cyphomyrmex flavidus Pergande	s. loc. [50] Nay. [1] Tamps. [30]

Cyphomyrmex minutus Mayr	s. loc. [59] Ver. [1]
Cyphomyrmex rimosus (Spinola)	s. loc. [59] Chis. [19] Q. Roo. [67] Tamps. [30] Ver. [1, 26]
Cyphomyrmex wheeleri Forel	s. loc. [3, 59] Dgo. [23]
Eurhopalothrix gravis Mann	Chis. [1]
Eurhopalothrix pilulifera Brown & Kempf	Tab. [1]
Hylomyrma versuta Kempf	Ver. [2]
Lachnomyrmex scrobiculatus Wheeler	Chis. [1] Ver. [23]
Leptothorax andrei Emery	B.C. [21]
Leptothorax aztecus (Wheeler)	Chis. [2, 59] Ver. [1]
Leptothorax bicolor MacKay	Chis. [21]
Leptothorax brevispinosus MacKay	Mich. [21]
Leptothorax bristoli MacKay	Coah. [21]
Leptothorax carinatus Cole	Chih. [21]
Leptothorax echinatinodis Forel	Ver. [1]
Leptothorax hispidus Cole	s. loc. [3] Coah. [21] N.L. [21] Zac. [21]
Leptothorax manni Wheeler	Hgo. [1] Hgo. [66] Mor. [21]
Leptothorax mexicanus MacKay	Coah. [21] S.L.P. [21]
Leptothorax neomexicanus Wheeler	Chih. [21]
Leptothorax nitens Emery	Dgo. [23]
Leptothorax peninsularis Wheeler	B.C. [1]
Leptothorax pittieri Forel	Ver. [1]
Leptothorax punctaticeps MacKay	N.L. [21]
Leptothorax punctatissimus MacKay	N.L. [21]
Leptothorax punctithorax MacKay	Mex. [21]
Leptothorax rugithorax MacKay	Hgo. [21]
Leptothorax rugulosus MacKay	Mich. [21]
Leptothorax striatulus Stitz	Gro. [1]
Leptothorax tonsuratus Kempf	Pue. [1]
Megalomyrmex drifti Kempf	Gro. [2] S.L.P. [2] Ver. [2]
Megalomyrmex incisus Smith M.R.	Ver. [2]
Megalomyrmex silvestrii Wheeler	Ver. [1] Ver. [24]
Messor andrei Mayr	s. loc. [3]
Messor julianus (Pergande)	s. loc. [22]
Messor pergandei (Mayr)	s. loc. [3] B.C. [72] Son. [24]
Messor stoddardi (Emery)	s. loc. [3]
Monomorium compressum Wheeler	Hgo. [29] Mich. [29] Mor. [29] Nay. [23] Sin. [23]
Monomorium cyaneum Wheeler	B.C. [29] Mex. [23] Gto. [29] Hgo. [29] Jal. [29] Nay. [23] N.L. [29] Qro. [29] Son. [29] Tamps. [29] Ver. [29]
Monomorium ebeninum Forel	Camp. [29] Mor. [1] Oax. [23] Q. Roo. [67] Tab. [1] Tamps. [23] Ver. [29] Yuc. [23]

Monomorium floricola Jerdon)	Ver. [1, 20]
Monomorium inquilinum DuBois	Mex. [29]
Monomorium marjoriae DuBois	Nay. [29] Tamps. [6] Ver. [20]
Monomorium minimum (Buckley)	s. loc. [3] Dgo. [23] N.L. [39]
Monomorium pharaonis Linneo	Chis. [19] Gro. [2] Ver. [1, 20]
Monomorium subopacum Fr. Smith	Yuc. [7]
Mycetosoritis hartmanni Wheeler	Tamps. [30]
Mycocepurus curvispinosus MacKay	Chis. [17] Ver. [24]
Mycocepurus smithi Forel	Jal. [49] Tamps. [30] Ver. [20, 24]
Myrmecina harrisoni Brown	Tamps. [62]
Myrmica mexicana Wheeler	s. loc. [22] Norte del país [65]
Myrmicocrypta dilacerata (Forel)	Tab. [1] Ver. [ ]
Myrmicocrypta dilacerata cornuta Forel	Nay. [ ]
Octostruma balzani (Emery)	Chis. [1, 35] Pue. [35] Tab. [35] Ver. [20, 35]
Octostruma rugiferoides Brown & Kempf	Ver. [35]
Octostruma wheeleri Mann	Ver. [24]
Oligomyrmex urichi Wheeler	Ver. [20] Yuc. [1]
Pheidole absurda Forel	Ver. [1]
Pheidole anastasii Emery	s. loc. [3]
Pheidole bilimeki Mayr	s. loc. [1, 22]
Pheidole biolleyi tristani Forel	s. loc. [ ]
Pheidole calens Forel	Ags. [ ]
Pheidole centeotl Wheeler	Gro. [1] Hgo. [1, 66]
Pheidole cephalica Fr. Smith	Ver. [1]
Pheidole cerebrosior Wheeler	s. loc. [3]
Pheidole ceres tepaneca Wheeler	Hgo. [ ]
Pheidole chalca Wheeler	Hgo. [1]
Pheidole cockerelli Wheeler	Dgo. [23]
Pheidole confoedusta Wheeler	Ver. [1]
Pheidole crassicornis tetra Creighton	Dgo. [23]
Pheidole delecta Forel	Mich. [1]
Pheidole dwyeri Gregg	Nay. [1]
Pheidole fimbriata Roger	Ver. [1]
Pheidole flavens navigans Forel	Ver. [1]
Pheidole floridana aechmeae Wheeler	s. loc. [22]
Pheidole floridana deplanatum Pergande	Nay. [1]
Pheidole floridana tillandsiarum Wheeler	Ver. [22]
Pheidole gouldi Forel	Yuc. [1]
Pheidole granulata Pergande	B.C. [2]

Pheidole hirtula Forel	Dgo. [1,2] Hgo. [1] Jal. [1,2] Mor. [1,2] Qro. [1,2]
Pheidole hyatti Emery	B.C. [1] Chih. [1] Dgo. [23] Mor. [1] N.L. [51]
Pheidole inermis	Mayr [1]
Pheidole insipida Forel	Gro. [1]
Pheidole laevivertex Forel	Ags. [1]
Pheidole megacephala Fabricius	Tab. [1] Yuc. [1]
Pheidole obtusospinosa Pergande	Dgo. [23] Nay. [2] N.L. [51]
Pheidole optiva Forel	Mor. [1]
Pheidole piceonigra Emery	s. loc. [1]
Pheidole pinealis Wheeler	s. loc. [3]
Pheidole psammophila Creighton y Gregg	s. loc. [3] Dgo. [23]
Pheidole punctatissima Mayr	s. loc. [1] Chis. [1] Ver. [1] Yuc. [1]
Pheidole radoszkowskii Mayr	Mor. [1]
Pheidole rhea Wheeler	Sin. [3] Son. [3]
Pheidole sciophila Wheeler	N.L. [27, 39]
Pheidole sitarches soritis Wheeler	s. loc. [3]
Pheidole skwarrae Wheeler	Mor. [1]
Pheidole spadonia Wheeler	s. loc. [3]
Pheidole striaticeps Mayr	s. loc. [1, 22]
Pheidole subarmata Mayr	Tab. [1] Ver. [1]
Pheidole tepicana Pergande	Hgo. [1] Jal. [1] Mor. [1] Nay. [1] N.L. [1, 39] S.L.P. [1] Tamps. [1] Ver. [1]
Pheidole tisiphone Wheeler	Oax. [1]
Pheidole tolteca Forel	Mor. [1]
Pheidole tragica Wheeler	D.F. [1]
Pheidole ursus Mayr	s. loc. [22]
Pheidole vasliti Pergande	B.C. [1] N.L. [39]
Pheidole vistana Forel	s. loc. [3]
Pheidole xerophila Wheeler	s. loc. [3]
Pheidole yaqui Creighton and Gregg	Son. [3]
Pogonomyrmex apache Wheeler	Chih. [47] Dgo. [23] Son. [13]
Pogonomyrmex barbatus (Fr. Smith)	Ags. [13] Chih. [13] Col. [1] Dgo. [13] Mex. [13] Gto. [13] Gro. [13] Hgo. [13] Jal. [13] Mich. [13] Nay. [13] N.L. [39] Oax. [1] Pue. [13] Son. [13] Tamps. [13] Tlax. [13] Ver. [13] Zac. [13]
Pogonomyrmex bicolor Cole	Sin. [13] Son. [13]
Pogonomyrmex bigbendensis Francke y Mericke	Chih. [47]
Pogonomyrmex californicus Buckley	B.C. [13] Chih. [47] Son. [13]
Pogonomyrmex desertorum Wheeler	Chih. [47] Coah. [13] Dgo. [13, 23] N.L. [39] S.L.P. [13] Son. [13] Tamps. [13]
Pogonomyrmex guatemaltecus Wheeler	Oax. [47]

Pogonomyrmex huachucanus Wheeler	Chih. [47]
Pogonomyrmex imberbiculus (Wheeler)	Chih. [13, 47] Coah. [13] Dgo. [13, 23] N.L. [39] Son. [13]
Pogonomyrmex laevinodis Snelling	B.C. [47]
Pogonomyrmex magnacanthus Cole	Son. [13]
Pogonomyrmex maricopa Wheeler	B.C. [13] Chih. [13] Dgo. [23] Sin. [13] Son. [13]
Pogonomyrmex occidentalis Cresson	Chih. [47]
Pogonomyrmex pima Wheeler	Son. [13]
Pogonomyrmex rugosus Emery	Ags. [13] B.C. [13] Chih. [47] Coah. [13] Dgo. [13, 23] Nay. [13] N.L. [13, 39] Sin. [13] Son. [13] Tamps. [13] Zac. [13]
Pogonomyrmex subnitidus Emery	B.C. [13]
Pogonomyrmex tenuispina Forel	B.C. [13]
Pogonomyrmex wheeleri Olsen	Nay. [13] Oax. [47] Pue. [24] Sin. [13]
Pyramica alberti Forel	Oax. [1] Ver. [1]
Pyramica aztecus Kempf	Ver. [52]
Pyramica brevicornis (Mann)	**Ver. [24]**
Pyramica epinotalis Weber	Chis. [1] Ver. [1]
Pyramica margaritae Forel	Chis. [1] N.L. [39] Ver. [20]
Pyramica membranifera Emery	Chis. [19]
Pyramica mustelina (Weber)	Chis. [1] Gro. [1] Tamps. [1] Ver. [1, 24, 34]
Pyramica probatrix Brown	Chis. [1]
Pyramica schulzi Emery	Chis. [1] Ver. [1, 36]
Rhopalothrix stannardi Brown y Kempf	Chis. [35] Ver. [24]
Rogeria belti Mann	s. loc. [36]
Rogeria creightoni Snelling	Tamps. [30]
Rogeria cuneola Kugler	s. loc. [36]
Rogeria innotabilis Kugler	Chis. [36]
Rogeria leptonana Kugler	s. loc. [36]
Rogeria sp.	Ver. [24]
Sericomyrmex aztecus Forel	s. loc. [50] Ver. [1]
Sericomyrmex zacapanus Wheeler	s. loc. [50]
Solenopsis amblychyla Wheeler	B.C. [38] Dgo. [38] Jal. [38] N.L. [38] Zac. [38]
Solenopsis aurea Wheeler	Dgo. [23] Jal. [1] N.L. [39]
Solenopsis geminata Fabricius	Chis. [19, 24] Col. [1] Jal. [40] Mor. [40] N.L. [39, 41] Q. Roo. [67] Tamps. [30] Ver. [20, 24, 40] Yuc. [40]
Solenopsis globularia Creighton	s. loc. [3]
Solenopsis krockowi Wheeler	s. loc. [3]
Solenopsis minutissima Emery	Hgo. [1]
Solenopsis molesta Say	N.L. [51] Tamps. [30]
Solenopsis picea Emery	Hgo. [1]
Solenopsis salina Wheeler	s. loc. [3]

Solenopsis xyloni McCook	s. loc.[3]
Stenamma diecki Emery	s. loc.[3]
Stenamma felixi Mann	Tab.[1] Ver.[27, 43]
Stenamma heathi Wheeler	s. loc.[3]
Stenamma manni Wheeler	Hgo.[1] [66] Ver.[1]
Stenamma snellingi Smith	s. loc.[3]
Strumigenys biolleyi Forel	Chis.[1]
Strumigenys boneti Brown	Q. Roo.[1] Tab.[1]
Strumigenys cordovensis Mayr	Oax.[1] Ver.[1]
Strumigenys deltisquama Brown	Jal.[2]
Strumigenys eggersi Emery	Tab.[1] Yuc.[1]
Strumigenys elongata Roger	Chis.[19] Gro.[1] Ver.[1]
Strumigenys emeryi Mann	Gro.[1] Oax.[1]
Strumigenys gundlachi Roger	Chis.[1] Tab.[1] Ver.[1, 2]
Strumigenys lanuginosa Wheeler	Ver.[1]
Strumigenys louisianae Roger	N.L.[1] N.L.[33]
Strumigenys ludia Mann	Chis.[1, 19] Tab.[1] Tamps.[43] Ver.[1]
Strumigenys subedentata Mayr	Ver.[1]
Tatuidris tatusia Brown y Kempf	s. loc.[57] Ver.[24]
Tetramorium mexicanum Bolton	Jal.[15] Nay.[15]
Tetramorium placidum Bolton	Jal.[15] Nay.[15]
Tetramorium spinosum Pergande	B.C.[15] Col.[15] Dgo.[23] Jal.[15] Mich.[15] Nay.[15] N.L.[15, 33] Son.[15] Zac.[15]
Trachymyrmex carinatus MacKay y MacKay	Chih.[47]
Trachymyrmex intermedius Forel	s. loc.[50] Oax.[1]
Trachymyrmex saussurei Forel	s. loc.[50] Nay.[1] Ver.[1, 20]
Trachymyrmex septentrionalis (McCook)	Dgo.[23] Son.[24]
Trachymyrmex smithi Buren	s. loc.[22, 50]
Trachymyrmex turrifex (Wheeler)	s. loc.[3, 50] N.L.[39] Tamps.[41]
Tranopelta sp.	Ver.[23]
Wasmannia auropunctata Roger	Chis.[19] Chis.[24] Mor.[1] Q. Roo.[67] Tab.[1] Tamps.[50] Ver.[42, 24]
Wasmannia auropunctata rugosa Forel	Mor.[1] Tab.[1]
Xenomyrmex floridanus skwarrae Wheeler	S.L.P.[1] Tamps.[1] Ver.[1]
Xenomyrmex stolli Forel	N.L.[1] Ver.[1]

Subfamilia Ponerinae

Acanthoponera minor Forel	Tab. [1]
Amblyopone orizabana Brown	Ver. [1]
Anochetus striatulus Emery	Q.Roo. [61]
Anochetus mayri Emery	Ver. [7]
Belonopelta deletrix (Mann)	Chis. [1] Ver. [1]
Discothyrea sp	Camp. [74] Tab. [74] Ver. [74]
Ectatomma ruidum Roger	Gro. [1] Tamps. [30] Ver. [1]
Gnamptogenys bufonis (Mann)	Chis. [1] Oax. [1]
Gnamptogenys continua Mayr	Ver. [61]
Gnamptogenys curtula (Emery)	Chis. [61] Gro. [61] Jal. [61] Nay. [1]
Gnamptogenys interrupta Mayr	Ver. [1]
Gnamptogenys regularis Mayr	Nay. [1]
Gnamptogenys strigata (Norton)	Chis. [1, 61] Ver. [20, 61]
Gnamptogenys tornata (Roger)	Tab. [1] Ver. [1]
Hypoponera ergatandria (Forel)	Yuc. [1]
Hypoponera foeda (Forel)	Mor. [1]
Hypoponera inexorata (Wheeler)	Hgo. [1]
Hypoponera nitidula (Emery)	Chis. [1] Ver. [20, 24]
Hypoponera opaciceps (Mayr)	Mor. [1] Yuc. [1] Tamps. [30]
Hypoponera opacior (Forel)	Hgo. [1] N.L. [59] Ver. [20]
Hypoponera punctatissima	Roger [3]
Leptogenys consanguinea Wheeler	Ver. [1]
Leptogenys elongata (Buckley)	N.L. [69]
Leptogenys mexicana Mayr	s. loc. [22] N.L. [61]
Leptogenys peninsularis Mann	B.C. [1]
Leptogenys wheeleri Forel	Mor. [1]
Odontomachus brunneus (Patton)	N.L. [61] Ver. [1, 2]
Odontomachus chelifer (Latreille)	Ver. [20]
Odontomachus clarus Roger	Col. [1, 2] Gto. [2] Gro. [2] Hgo. [2] Mor. [2] N.L. [59]
Odontomachus erythrocephalus Emery	Q.Roo. [68]
Odontomachus haematodus (Linnaeus)	Ver. [1] Yuc. [1]
Odontomachus insularis Guerin	Nay. [2]
Odontomachus laticeps Roger	Chis. [19] Gro. [2] N.L. [34] Q.Roo. [61] Tamps. [30] Ver. [1, 20]
Odontomachus minutus Emery	Ver. [1, 2, 20]

Odontomachus opaciventris Forel	Chis. [1] Tab. [1]
Odontomachus ruginodis M.R. Smith	Ver. [1]
Odontomachus yucatecus Brown	Camp. [2] Chis. [19] Ver. [2] Yuc. [2]
Pachycondyla apicalis (Latreille)	Chis. [1, 24] Q.Roo. [67] Ver. [1, 20] Yuc. [1]
Pachycondyla carinulata (Roger)	Sur de México [36]
Pachycondyla crenata (Roger)	Chis. [1] Oax. [1] Ver. [1, 20]
Pachycondyla ferruginea (Fr. Smith)	s. loc [1]
Pachycondyla harpax (Fabricius)	Chis. [19] N.L. [39, 51] Q.Roo. [67] Tamps. [30] Ver. [20]
Pachycondyla impressa (Roger)	Ver. [20]
Pachycondyla lineaticeps Mayr	s. loc. [22] Chis. [1] Ver. [1]
Pachycondyla obscuricornis (Emery)	Ver. [1]
Pachycondyla stigma (Fabricius)	s. loc. [3] Chis. [19] Ver. [20, 24]
Pachycondyla unidentata Mayr	Chis. [1, 19] Tab. [1] Ver. [1, 20]
Plathytyrea pilosula F.Smith	Q.Roo. [68]
Platythyrea punctata Fr. Smith	Chis. [45, 71] Ver. [20, 71]
Platythyrea sp.	Camp. [24]
Ponera pennsylvanica Buckley	Mich. [37]
Prionopelta amabilis Borgmeier	s. loc. [1]
Prionopelta modesta Forel	Sur 1 Ver. [20]
Proceratium micrommatum Roger	N.L. [2, 39] Tab. [61] Tamps. [2] Ver. [61]
Proceratium silaceum Roger	Ver. [2]
Proceratium tio Snelling y Cover	Ver. [46]
Typhlomyrmex rogenhoferi Mayr	Chis. [71] Ver. [1]

1. Kempf (1972), 2. Brandao (1991), 3. Smith (1979), 4. Watkins (1982), 6. Flores-Maldonado *et al.* (1999), 13. Cole (1968), 15. Bolton (1979), 16. González *et al.* (1995), 17. MacKay (1998b), 18. MacKay (1996), 19. MacKay (1991), 20. Quiroz & Valenzuela (1995), 21. MacKay (2000), 22. Bolton (1995), 23. Rojas & Fragoso (1994), 24. Colección de hormigas del Depto. Biología de Suelos 27. W.P. MacKay (com. pers.), 29. DuBois (1986), 30. Jusino & Phillips (1992), 32. Snelling (1976), 33. Mann (1922), 34. Brown (1959), 35. Brown y Kempf (1960), 36. Longino (1999), 37. MacKay & Anderson (1991), 38. Trager (1991), 39. Rodríguez-Garza (1986), 40. Creighton (1930), 41. MacKay & MacKay (1997a), 42. MacKay & MacKay (1997b), 43. MacKay (1998a), 44. Wing (1968), 45. Brown (1975), 46. Snelling & Cover (1992), 47. MacKay *et al.* (1985), 48. Smith (1963), 49. Kempf (1963), 50. Weber (1972), 51. García-Pérez *et al.* (1992), 52. Kempf (1960), 53. Watkins (1986), 54. Rojas & Cartas (1997), 55. Watkins (1988), 56. Smith (1944), 57. Brown (1984), 58. Baroni Urbani (1978), 59. MacKay *et al.* (1984), 60. Vazquez (1998), 61. Brown (1958), 62. Brown (1967), 63. Shattuck (1994), 64. MacKay (1993), 65. MacKay & MacKay (1989), 66. Wheeler (1914), 67. García *et al.* (en prensa), 68. Rodríguez-Garza & Pozo (1994), 69. Rodríguez-Garza (1982), 70. Holldobler & Wilson (1990), 71. Brown (1957)