

## CLASSIFICAÇÃO SUPERIOR DOS FORMICIDAE

MÁRCIA F. L. FRANÇO  
CARLOS ROBERTO F. BRANDÃO

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo  
Av. Nazaré 481, São Paulo, SP, 04263-000, Brasil

### Resumo

Nessa revisão discutem-se as propostas clássicas e as mais recentes de classificação das subfamílias de formigas, que alteram substancialmente o esquema aceito até o momento. São comentados também os caracteres utilizados nestas propostas e seus limites, à luz dos conhecimentos dos fósseis. Finalmente apresentam-se comentários sobre o estágio do conhecimento de cada subfamília de formigas que ocorre na região Neotropical.

UNITERMOS: Formigas, classificação, Neotrópica, Hymenoptera, Formicidae.

### Abstract

We hereby revise the classic and the most recent proposals for the classification of the Formicidae into subfamilies, that profoundly affect the usual system. We also comment the characters used by the authors in these new proposals, and their limits, in the light of the fossils knowledge. Finally we comment the state-of-art for each subfamily occurring in the Neotropics.

KEY WORDS: Ants, Classification, Neotropics, Hymenoptera, Formicidae

## Introduao

Pela proposta mais recente de classificaao (Baroni Urbani *et al.*, 1992) sao aceitas 17 subfamlias de formigas no mundo, das quais 8 ocorrem atualmente na regiao Neotropical. Foram includidos em Formicidae ate hoje cerca de 300 gneros com aproximadamente 9.000 espcies, todas verdadeiramente sociais, isto , vivendo em colnias onde as geraoes se superpem, com cuidado cooperativo  prole e divisao de trabalho reprodutivo, com fmeas frteis e fmeas estreis (Hlldobler & Wilson 1990; Shattuck 1992a).

Os caracteres diagnsticos que, pela proposta de Baroni Urbani *et al.* (1992), deviam estar presentes no ancestral de todas as formigas sao: nmero maximo de segmentos papais (6:4); antenas geniculadas com o primeiro segmento (escapo) no mnimo igual ao comprimento da cabea; 12 segmentos antenais nas fmeas e 13 nos machos; soquetes das antenas expostos; olhos compostos grandes e multifacetados; mandbulas triangulares, com bordos masticatrios diferenciados; sutura promesonotal mvel; escleritos do tronco em nmero maximo de quatro, livremente articulados; presena de uma glndula na metapleura; espirculo propodeal em fenda; segundo segmento abdominal formando um pecolo (s vezes o terceiro forma um ps-pecolo); segmentos abdominais III e IV no fundidos (incluindo os pr-escleritos); sem rgo estridulatrio dorsal; ferro forte e bem desenvolvido; pgidio simples; presena de uma casta de fmea estril ptera com diferenas morfolgicas claras em relaao s reprodutoras; poliformismo dentro da casta operria pouco evidente; fmeas reprodutivas aladas; machos com escapo curto; asa anterior com pterostigma e asa posterior com hamuli basal.

At meados da dcada de 50 a classificaao mais aceita para a famlia Formicidae era aquela adotada nos diversos trabalhos de Mayr, Forel, Emery e Wheeler, que inclua oito subfamlias: Ponerinae, Cerapachyinae, Dorylinae, Leptanillinae, Pseudomyrmecinae, Myrmicinae, Dolichoderinae e Formicinae.

Em 1951, Clark, baseando-se quase que exclusivamente em representantes australianos, havia proposto a adiao de sete subfamlias s j existentes: Myrmeciinae, Nothomyrmeciinae, Eusphinctinae, Amblyoponinae, Discothyriinae (sic), Odonthomachinae e Aneuretinae. Isto foi considerado, entre outras coisas, arbitrrio, por Brown (1954), que estava em busca de uma ordenaao de subfamlias que refletisse as relaoes filogenticas do grupo, mas que, entretanto, acabou aceitando Myrmeciinae de Clark. Brown (*op. cit.*) levantou algumas hipteses informais de classificaao da famlia Formicidae baseado em numerosos caracteres e "mais de 15 anos de trabalho com formigas em museus e no campo, levando em conta velhas e novas evidncias morfolgicas e de hbitos dos insetos e outras evidncias menos tangveis vindas de correspondncias e conversas com colegas e meus prprios estudos", considerando a subfamlia Myrmeciinae (onde ele inclua *Nothomyrmecia* como a que agrupava formas mais

## Classificação Superior dos Formicidae

generalizadas entre todas as formigas, devido não só a caracteres morfológicos, mas também a seus hábitos.

Neste trabalho de 1954, considerado hoje um clássico, Brown, propôs dois complexos para a família, discutindo os caracteres que utilizou para os definir: Mirmecóide, com as subfamílias Myrmeciinae, Dolichoderinae, Formicinae e Pseudomyrmecinae e Poneróide, com as subfamílias Ponerinae, Cerapachyinae, Myrmicinae, Dorylinae e Leptanillinae.

Em 1967, Wilson *et al.*, descreveram os primeiros fósseis de formiga do Cretáceo (*Sphecomyrma freyi*). Essa espécie foi descrita a partir de duas "operárias" preservadas em blocos de âmbar encontrados em Nova Jersey, que se presume tenham sido formados há cerca de 80 milhões de anos. Com um outro fóssil descrito mais recentemente (*Sphecomyrma canadensis* Wilson, 1985), também preservada em âmbar de idade supostamente similar, constituem uma subfamília descrita no trabalho de 1967 como Sphecomyrminae.

Wilson *et al.* (1967) propuseram uma árvore filogenética, baseando-se na comparação entre Sphecomyrminae e as subfamílias atuais, considerando-a então "intermediária" entre vespas Tiphidae e formigas do complexo Mirmecóide. Propõem ainda a reconstrução do arquétipo das formigas a partir de caracteres utilizados historicamente por diversos mirmecologistas. Segundo Hölldobler and Wilson (1990), *Sphecomyrma* seria um mosaico, com caracteres de vespas não sociais e de formigas. Apresentam mandíbulas curtas com um só dente, gáster sem constrição e ferrão extrusivo, que são caracteres de vespas; tórax reduzido, peclolo e glândula de metapleura, que são caracteres de formigas. Apresentam também, um escapo antenal relativamente longo, considerado "intermediário" entre o de vespas e o de formigas.

Brown (1975) preferiu considerar as tribos tradicionalmente incluídas em Cerapachyinae como Ponerinae, argumentando que, apesar dos carapaquíneos apresentarem muitos caracteres aberrantes em relação a Ponerinae, estes não eram suficientes para definir uma subfamília. Também sugeriu a separação das antigas tribos de Dorylinae em Leptanillinae, Ectoninae e Dorylinae, na hipótese da origem trifilética do nomadismo em formigas.

Dlussky (1975, *apud* Dlussky, 1983) descreveu *Cretomyrma* e *Paleomyrmex*, encontrados no extremo norte da Sibéria em depósitos com aproximadamente a mesma idade daqueles que incluíam *Sphecomyrma freyi*. Este autor considerou estes novos fósseis como Sphecomyrminae. Outros fósseis descritos nestes trabalhos são mais recentes e não serão discutidos aqui.

Taylor (1978) alterou o esquema proposto por Brown para o complexo Poneróide, nele incluindo Myrmicinae, Ponerinae, Dorylinae, Ectoninae, Leptanillinae, Myrmeciinae e Pseudomyrmecinae. No complexo Formicóide incluiu Nothomyrmecinae, Aneuretinae,

Dolichoderinae e Formicinae. Baseou-se em diferenças morfológicas relacionadas com o gáster e pectolo, discutidas a seguir. Colocou Sphecomyrminae na base da árvore que, para ele, representaria as relações entre os grupos.

Segundo Taylor (*op. cit.*) as formigas do complexo Formicóide teriam os escleritos do IV segmento abdominal livremente articulados formando uma estrutura não tubulada. O complexo Poneróide teria o gáster em "tubo", devido à fusão dos escleritos dorsais e ventrais do IV segmento e órgãos estridulatórios dorsais. Vale notar que Taylor (*op. cit.*) aceitou a subfamília Nothomyrmecinae, proposta por Clark em 1951, incluindo-a no complexo Formicóide pela presença de gáster não tubulado.

Essas diferenças morfológicas, segundo o autor, implicariam na modificação dos hábitos alimentares e do uso do ferrão. Os escleritos do gáster livremente articulados permitiriam uma expansão relativamente maior dessa região, responsável pelo estoque de alimentos, em especial líquidos. Esse caráter teria sido importante na evolução das subfamílias de formigas do complexo Formicóide, que armazenam recursos no gáster. Por outro lado, o gáster tubulado sem articulação livre dos escleritos, proveria uma área relativamente maior para a inserção da musculatura do ferrão, levando-nos a supor que as formigas do complexo Poneróide tenham hábito primitivamente predador. Myrmicinae, que Taylor (*op. cit.*) considera pertencente ao complexo Poneróide apesar de sua dieta, muitas vezes vegetariana, teria adotado secundariamente estratégias alternativas de alimentação, sempre na direção à uma maior incorporação de vegetais na dieta, utilizando, por exemplo, fungos (*Atini*) e sementes (muitos *Myrmicini*).

Wheeler and Wheeler (1985), discutindo os resultados de seus numerosos trabalhos com larvas de formigas, discordam vigorosamente de vários pontos das propostas de classificação prévias. Os autores argumentam que, após estudar as larvas de *Nothomyrmecia*, não mais apoiavam a manutenção de uma subfamília especial, *Nothomyrmecinae*, para abrigar esse gênero monoespecífico, pois na larva não existem caracteres diferenciais consistentes em relação a larvas de *Myrmecia* (*Myrmecinae*). Defendem também a manutenção da subfamília *Cerapachyinae*, utilizando como argumento a existência de vários caracteres únicos, tanto na larva quanto no adulto. Caracteres de larvas foram também utilizados pelos autores para separar *Dorylinae* de *Leptanillinae* e reforçar os argumentos para estabelecer a subfamília *Aneuretinae*. Eles sugerem, então, que a família *Formicidae*, seja dividida em 10 subfamílias: *Myrmecinae*, *Ponerinae*, *Cerapachyinae*, *Dorylinae*, *Leptanillinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Myrmicinae*, *Aneuretinae*, *Dolichoderinae* e *Formicinae*.

Lutz (1986) descreveu duas novas espécies de formigas fósseis e propôs para as acomodar, uma nova subfamília de *Formicidae* - *Formiciinae*. Ele discutiu as relações filogenéticas dentro do complexo Formicóide, porém não conseguiu encontrar caracteres que definam a subfamília nem o complexo.

## Classificação Superior dos Formicidae

Brandão *et al.* (1989) descreveram um fóssil do Cretáceo Inferior (entre 112 e 110 milhões de anos) da formação Santana da Bacia do Araripe (CE). Os autores interpretaram este exemplar como sendo uma operária de Myrmecinae, que eles descreveram com o nome de *Cariridris bipetiolata*, representando atualmente o registro mais antigo de uma formiga. Os caracteres utilizados para considerar esse fóssil como um Formicidae são: presença de escapo antenal e uma constrição entre o pós-pectolo e o primeiro segmento do gáster. Aceitando que seja uma operária, significa dizer que nesta ocasião já havia divisão de trabalho reprodutivo - condição primordial da eusocialidade. A implicação maior seria aceitar a hipótese que o comportamento verdadeiramente social nos insetos teria surgido há mais de 110 milhões de anos e não há 80 milhões como se pensava antes.

Baroni Urbani (1989) construiu a primeira filogenia dos Formicidae utilizando os procedimentos da sistemática filogenética. Adotou as dez subfamílias listadas naquele momento na literatura, porém deixou muitas dúvidas ao propor sua árvore final (Carpenter, 1990a). Este último autor criticou a utilização de caracteres comportamentais, muito influenciáveis pelas variáveis ambientais, o fato de Baroni Urbani ter utilizado caracteres anteriormente criticados por diversos autores na sua análise e não ter definido o estado de outros. Inicialmente Carpenter (*op. cit.*) comenta que o programa de computador usado por Baroni Urbani (*op. cit.*) para a análise dos dados não foi desenvolvido para escolher o cladograma mais parcimonioso e sim para uma análise gráfica da evolução dos caracteres num cladograma. Outro aspecto destacado por Carpenter é a escolha de Vespidae como grupo externo. Segundo Carpenter, 1990b, o grupo-irmão das formigas seria Bradynobaenidae (Carpenter, 1990a). Finalmente, critica a adoção da árvore final, pois os dados levantados por Baroni Urbani resultaram em 78 árvores com o mesmo índice de consistência.

Holldobler and Wilson (1990) modificaram o esquema de Wilson *et al.* (1967), aceitando parcialmente a proposta de Taylor (1978), mas colocando Sphecomyrminae como ancestral de todas as formigas.

Na revisão da subfamília Pseudomyrmecinae, Ward (1990), levantou várias hipóteses de classificação das formigas, porém não conseguiu resolver o problema dos complexos criados por Taylor (1978) que, para ele, ainda formam tricotomias (Pseudomyrmecinae + Myrmecinae + Myrmecinae e Ponerinae + Leptanillinae + Cerapachyinae). Considerou como autapomorfias de Nothomyrmecinae o órgão estridulatório ventral e como sinapomorfias de complexo Poneróide (no qual ele inclui Nothomyrmecinae) a tubulação do gáster, mesmo que incipiente.

Ward (*op. cit.*) havia concluído que Nothomyrmecinae está, aparentemente, na base do complexo Poneróide, já que mostra esta incipiente diferenciação dos pre-escleritos do IV segmento abdominal, observada principalmente nos machos. As operárias de

*Nothomyrmecia* possuem um sulco longitudinal na parte posterior e média do basitarso, um outro traço em comum com Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae e pelo menos um gênero de Ponerinae. Este caráter teria sido perdido nos outros grupos segundo o autor. Porém ele não conseguiu caracterizar nenhuma sinapomorfia para o complexo Formicóide.

Bolton (1990a) a examinou, pela primeira vez comparativamente, caracteres abdominais de formigas e propôs a reavaliação da subfamília Cerapachyinae, resolvendo uma das tricotomias do complexo Poneróide levantadas por Ward (1990). Bolton (*op. cit.*) rediscutiu o conceito de Taylor sobre a "tubulação" do gáster, desdobrando-o em dois caracteres independentes. Definiu o gáster como tubulado, quando apresenta uma constrição nos escleritos do III segmento abdominal, dividindo-os em pré e pós-escleritos. O gáster é considerado fundido quando os escleritos se encaixam firmemente nas bordas laterais, não apresentando nenhum tipo de membrana flexível entre eles, mesmo quando não tubulado. A condição não-fundida mas tubulada, pode ser verificada quando existe uma ampla sobreposição entre os escleritos com constrição, conectados por uma fina membrana flexível. Todas estas conclusões, levaram o autor a rediscutir a função dessa estrutura. Ao contrário de Taylor (1978), Bolton (*op. cit.*) entende que o carácter responsável pela expansão do gáster seja a livre articulação dos escleritos abdominais e não a tubulação do gáster.

Outro caráter definido por Bolton (1990a) foi o hélicio. Esta estrutura consiste num colar muito fino, formado pelo pré-tergito e pré-esclerito do III segmento abdominal, que se encaixa e articula dentro da parte posterior do II segmento. Segundo o autor, esse conjunto de estruturas permite grande mobilidade ao péciolo e gáster.

Bolton (1990b) estudou a subfamília Leptanillinae, analisando os mesmos caracteres do trabalho anterior. Concluiu que esta subfamília é grupo irmão de Ponerinae, resolvendo a segunda tricotomia de Ward (1990) e listando os caracteres que definem a monofilia de cada grupo.

Bolton (1990c) apresentou uma filogenia do complexo Poneróide resolvendo várias tricotomias existentes em propostas anteriores. Os caracteres não foram, entretanto, explicitamente polarizados e Sphecomyrminae foi utilizada como táxon arquetípico e colocado na base dos outros taxa.

Em 1992(a), Shattuck propôs uma filogenia para as subfamílias de Formicidae, com base nos trabalhos de Ward e Bolton citados anteriormente e em suas próprias observações. Estudou as subfamílias Dolichoderinae, Formicinae e Aneuretinae, ramo que corresponde ao complexo Formicóide de Taylor. A análise filogenética demonstrou a monofilia de cada grupo e resultou na proposta de Dolichoderinae como grupo -irmão de Formicinae.

Finalmente C. Baroni Urbani, B. Bolton e P. Ward reuniram-se (B. Urbani *et al.* (1992) para estudar a filogenia das subfamílias de formigas (Fig. 1). Utilizaram 68

## Classificação Superior dos Formicidae

caracteres de representantes da maioria dos gêneros atualmente aceitos, incluindo aqueles que causaram problemas nas classificações anteriores. Como grupos externos estudaram Vespidae e Bradynobaenidae, famílias consideradas por Brothers (1975) e Carpenter (1990b) como as mais próximas de Formicidae (apesar destes não concordarem com sua posição relativa). B. Urban *et al.* (1992) empregaram os métodos mais modernos aceitos entre os pesquisadores na construção desta proposta filogenética para Formicidae. O primeiro resultado que difere dos autores anteriores é a posição de Bradynobaenidae. Pelo esquema de B. Urban e seus colaboradores esta família é grupo-irmão de Vespidae enquanto Bradynobaenidae + Vespidae seria o grupo irmão das formigas.

Em relação às propostas de classificação das formigas em subfamílias que discutimos anteriormente, este esquema confirma que as formigas podem ser divididas em dois grandes grupos, apesar das subfamílias envolvidas não serem exatamente as mesmas. Myrmeciinae, Nothomyrmecinae, Pseudomyrmecinae e Myrmicinae estão agora associadas ao ramo formado pelas subfamílias antes incluídas no complexo Formicóide. O outro "clade" corresponde ao grupo Poneróide de Bolton (1990c). Novas subfamílias resultaram desta análise: Apomyrminae, Aenictinae, Aenictogitoninae e Leptanilloidinae, apenas a última ocorrendo na região Neotropical.

Os autores discutem que não se deve, entretanto, confirmar muito em partes desta proposta, já que alguns caracteres utilizados para sustentar clades têm comportamento dubio, dizendo "está claro que caracteres adicionais e novas análises são necessárias", incluindo uma melhor compreensão de caracteres polimórficos dentro das subfamílias".

A análise dessa proposta à luz do conhecimento atual sobre fósseis de formigas, que já comentamos anteriormente, levanta uma questão. Se aceitarmos o fóssil do Cariri como um Myrmeciinae, significa dizer que esta subfamília já estava diferenciada há cerca de 110 milhões de anos. Todas as transformações, desde o ancestral, possivelmente já eusocial, até Myrmeciinae, ou aconteceram num espaço de tempo muito curto ou a origem das formigas terá de ser estendida ainda mais para trás no tempo.

Na Região Neotropical, por este último esquema, estão registradas oito subfamílias de formigas atuais: Ponerinae, Myrmicinae, Formicinae, Dolichoderinae, Ectoninae, Pseudomyrmecinae, Leptanilloidinae e Cerapachyinae, além de uma apenas por fósseis, Myrmecinae. A seguir comentamos o estado atual do conhecimento sobre elas, indicando as alterações recentes à sua taxonomia, com base nos trabalhos citados até agora e em Brandão (1991). Mackay and Wilson (1989) publicaram um guia para a identificação de formigas Neotropicais, onde comentam o estado do conhecimento de cada gênero.

### Ponerinae

Em relação ao esquema de classificação apresentado por Brandão (1991), Wilson and Hölldobler (1990) aceitam a tribo Thaumatomyrmecini como válida, incluindo nela

apenas o gênero *Thaumatomyrmex*. Outra diferença em relação àquele esquema é o fato de alguns autores aceitarem a sinonímia de *Neoponera*, *Mesoponera*, *Termitopone* e *Wadeura* sob *Pachycondyla*, sugerida informalmente por Brown (1973). Hölldobler and Wilson (1990) indicam ainda *Leiopelta* como sinônimo de *Belonopelta*, apesar de não haver uma proposta formal nesse sentido e não adotam (assim como diversos outros autores) a divisão dos Ponerini em subtribos, nela incluindo *Anochetus* e *Odontomachus*.

A separação dos poneríneos Neotropicais em gêneros é relativamente fácil, já a atribuição de nomes a espécies, principalmente de *Hypoponera* e *Leptogenys*, pode ser bastante problemática, ou mesmo impossível no momento.

### Cerapachyinae

O recente estudo de Baroni Urbani *et al.* (1992) dá apoio à proposta de Bolton (1990a) de revalidar esta subfamília. Não existem alterações recentes à sua taxonomia.

### Myrmeciinae

Ainda conhecida na Neotrópica apenas a partir de fósseis de depósitos sedimentares do Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano) do Nordeste brasileiro (*Cariridris bipetiolata*) e Mioceno-Eoceno da província argentina de Rio Negro (*Ameghinoia piatnitzkyi*), atribuídos a essa subfamília, que tem representantes atuais apenas na Australásia. Também considerada como Myrmeciinae é a espécie *Prionomyrmex longipes*, do âmbar do Báltico. Uma interpretação das inferências evolutivas, biogeográficas e filogenéticas que podem ser feitas a partir da descoberta destes fósseis pode ser encontrada em Brandão (1990).

### Myrmicinae

É a maior e mais diversificada subfamília de formigas em termos locais e mundiais. O estado atual do conhecimento sobre sua taxonomia é desigual entre as tribos que a compõem, sendo o único trabalho que as estuda comparativamente o de aparelho de ferrão de Kugler (1978).

Deve-se também levar em conta que muitas tribos de Myrmicinae que ocorrem na região Neotropical também foram registrados em outras partes do globo e que o estudo de faunas regionais raramente sempre são suficientes para uma melhor compreensão da sua sistemática. Por exemplo, *Crematogaster* tem ainda mais representantes na África que nas Américas, apesar destes continentes compartilharem vários grupos de espécies. Muitas vezes poucas ou apenas uma espécie de grupos numerosos na África ocorrem aqui, mascarando as relações numa análise regional. Um estudo da fauna Neotropical terá forçosamente, neste caso, que incluir a Etiópica.



### Ecitoninae

Os trabalhos de Bolton (1990c) e Baroni Urbani *et al.* (1992) apoiam a proposta de Brown (1973) de separar os exclusivamente americanos Ecitoninae de Dorylinae, exclusivos dos trópicos do Velho Mundo. Não existem alterações recentes à classificação supraespecífica de Ecitoninae. As “formigas-de-correição” podem ser classificadas com a utilização da chave de Watkins (1976).

### Pseudomyrmecinae

Recentemente Ward (1990) publicou uma revisão genérica da subfamília a nível mundial e descreveu o segundo género Neotropical, *Myrcidris*, com uma só espécie. Quanto à classificação das mais de 160 espécies de *Pseudomyrmex* em grupos, no mesmo trabalho, o autor tabelou os caracteres diagnósticos de cada grupo e listou por grupo os nomes de espécies que ele considerava válidos naquele momento.

### Formicinae

Esta subfamília atinge sua maior diversidade e riqueza nas regiões Paleártica e Neártica, mas está representada na Neotrópica por géneros tão importantes quanto *Camponotus*, *Brachymyrmex* e *Paratrechina*. Valem aqui os comentários feitos para Myrmicinae.

Agosti (1991) sugere grupos de géneros que substituíram as tribos tradicionalmente aceites para Formicinae. Discute os caracteres que tem significado potencial para o estabelecimento de uma filogenia dos géneros dessa subfamília que foram utilizados por ele na definição destes grupos de géneros. Do grupo *Decophylla* ocorrem na Neotrópica apenas *Gigantiops* e *Anoplolepis*, do grupo *Formica*, os géneros *Camponotus*, *Dendromyrmex* e *Lasiophanes*. Do grupo *Lasius*, os géneros *Acropyga* e *Prenolepis* e do grupo *Pseudolasius*, os géneros *Brachymyrmex*, *Myrmelachista*, *Paratrechina* e *Plagiolepis*.

### Dolichoderinae

Esta subfamília sofreu extensas modificações na sua taxonomia recentemente. Shattuck (1992c) não mais aceita a separação dos géneros em tribos. Seu novo conceito de *Dolichoderus* inclui as espécies antes consideradas como pertencentes a *Monacis* e *Hypoclinea*, agora seus sinónimos. As espécies Neotropicais descritas em *Iridomyrmex* foram por ele transferidas para *Linepithema*. Outra alteração proposta neste trabalho é a sinonímia de *Araucomyrmex* e *Conomyrma* sob *Dorymyrmex*. Outro fato digno de nota é a descoberta de fósseis de *Leptomymex*, género até agora conhecido apenas da Austrália, em âmbar da República Dominicana (Baroni Urbani and Wilson, 1987).

### **Leptanilloidinae**

Bolton (in Baroni Urbani *et al.* (1992)) descreve Leptanilloidinae para acomodar exclusivamente *Leptanilloides biconstricta*. Esta espcie ainda  conhecida apenas da localidade-tipo (Bolvia, La Paz: Tumupasa), apesar de Hlldobler and Wilson (1990) mencionarem brevemente outras coletas no Panam. Nada se conhece sobre sua biologia.

### **Agradecimentos**

Agradecemos aos Drs. Eliana M. Canello e Srgio A. Vanim e Profs. Benedito Corts Lopes e Ricardo V. S. Paiva as valiosas sugestes s verses prvias do manuscrito.

### **Bibliografia**

- Agosti, D. (1991). Revision of the oriental ant genus *Cladomyrma*, with an outline of the higher classification of the Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). **Syst. Ent.**, **16**: 293-310.
- Baroni Urbani, C. (1989). Phylogeny and behavioural evolution in ants, with a discussion on the role of behaviour in evolutionary processes. **Ethol. Ecol. Evol.**, **1**: 137-168.
- Baroni Urbani, C.; Bolton, B. and Ward, P. S. (1992). The internal phylogeny of ants (Hymenoptera: Formicidae). **Syst. Ent.**, **17**: 301-329.
- Baroni Urbani, C. and Wilson, E.O. (1987). The fossil members of the ant tribe Leptomyrmecini (Hymenoptera: Formicidae). **Psyche**, **94**(1-2): 1-8.
- Bolton, B. (1990a). Abdominal caracteres and status of the cerapachyine ants (Hymenoptera, Formicidae). **J. nat. Hist.**, **24**: 53-68.
- Bolton, B. (1990b). The higher classification of the ant subfamily Leptanillinae (Hymenoptera: Formicidae). **Syst. Ent.**, **15**: 267-282.
- Bolton, B. (1990c). Army ants reassessed: the phylogeny and classification of the doryline section (Hymenoptera, Formicidae). **J. nat. Hist.**, **24**: 1339-1364.
- Brando, C.R.F. (1990). Phylogenetic, biogeographic, and evolutionary inferences from the description of an early Cretaceous South American Myrmecinae. In: Veeresh, G.K.; Malik, B. and Virakyamath, C.A. (eds) **Social Insects and the Environment. Proceedings**, International Congress of IUSSI, XI, p. 313-314, Bangalore, India, Oxford Press, IUSSI, 765 p.

## Classificação Superior dos Formicidae

- Brandão, C.R.F.; Martins-Neto, R.G. e Vulcano, M.A. (1989). The earliest known fossil ant (First Southern Hemisphere Mesozoic Record) (Hymenoptera: Formicidae Myrmeciinae). **Psyche**, **96** (3-4): 195-208.
- Brandão, C.R.F.(1991). Adendos ao Catálogo abreviado das Formigas da Região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae). **Revta. brasil. Ent.**, **35** (2): 319-412.
- Brothers, D.J. (1975). Phylogeny and classification of the Aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. **Univ. Kansas Sci. Bull.**, **50** (11): 483-648.
- Brown Jr., W.L. (1954). Remarks on the Internal Phylogeny and Subfamily Classification on the Family Formicidae. **Insectes soc.**, **1** (1): 21-31.
- Brown Jr., W.L. (1973). A comparison of the Hylean and Congo-West rain forest ant faunas. In: Meggers, B.J.; Ayensu, E.S. and Duckworth, W.D.(eds.) **Tropical rainforest ecosystems in Africa and South America: a comparative review**. Washington, Smithsonian Inst. Press, viii+350p.
- Brown Jr., W.L. (1975). Contributions toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, Tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cyldromyrmecini, Acanthostichini and Aenictogitini. **Serach, Agric., Ent.**, **5**(1): 1-116.
- Carpenter, J.M. (1990a). On Baroni Urbani's Ant Phylogeny. **Notes from Underground**, **4**: 6-8.
- Carpenter, J.M. (1990b). On Brother's aculeate phylogeny. **Sphecos**, **19**: 9-10.
- Clark, J. (1951). **The Formicidae of Australia: subfamily Myrmeciinae**. Melbourne, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, v.1, pp230.
- Dlussky, G. (1983). A new family of upper Cretaceous Hymenoptera: an "intermediate link" between the ants and the scolioids. **Paleont. Journ.**, **3**: 63-76.
- Hölldobler, B. and Wilson, E.O. (1990). **The Ants**. Cambridge, Mass, Belknap Press. xii+732p.
- Kugler, C. (1978). A comparative study of the Myrmicinae sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae). **Studia ent.**, **20**(1-4): 413-548.
- Lutz, H. (1986). Eine neue Unterfamilie der Formicidae (Insecta: Hymenoptera) aus dem mittel-eozanem Olschiefer der "Gruber Messel" bei Darmstadt (Deutschland, S-Hessen). **Senckenberg. leth.**, **67**(1-4): 177-218.
- Mackay, W.P. and Vinson, S.B. (1989). A guide to species identification of New World ants. **Sociobiology**, **16**(1):3-47.

- Shattuck, S.O. (1992a). Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). **Syst. Ent.**, **17**:199-206.
- Shattuck, S.O. (1992b). Review of the Dolichoderinae ant genus *Iridomyrmex* Mayr with descriptions of three new genera. **J. Aust. ent. Soc.**, **31**:13-18.
- Shattuck, S.O. (1992c). Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). **Sociobiology**, **21**(1): 1-181.
- Taylor, R.W. (1978). *Nothomyrmecia macrops*: A living Fossil Ant Rediscovered. **Science**, Washington, **201**: 979-987.
- Ward, P. (1990). The ant subfamily Pseudomyrmecinae (Hymenoptera: Formicidae): generic revision and relationship to other formicids. **Systs. Ent.**, **15**: 449-489.
- Watkins II, J.F. (1976). *The Identification and Distribution of New World Army Ants (Dorylinae: Formicidae)*. Baylor Univ. Press, viii + 102p.
- Wheeler, C.G. and Wheeler, J. (1985). A simplified Conspectus of the Formicidae. **Trans.Am.ent.soc.**, **111**: 255-264.
- Wilson, E.O. (1985). Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America. **Psyche**, **92**(2-3), 205-216.
- Wilson, E.O.; Carpenter, F.M. and Brown Jr., W.L. (1967). The firsts Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. **Psyche**, **74** (1): 1-19.

## Errata

Biotemas, 6(1):121-132, 1993

Classificação Superior dos Formicidae

Márcia F. L. Françoso

Carlos Roberto F. Brandão

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Av. Nazaré 481, São Paulo, SP, 04263-000 - Brasil

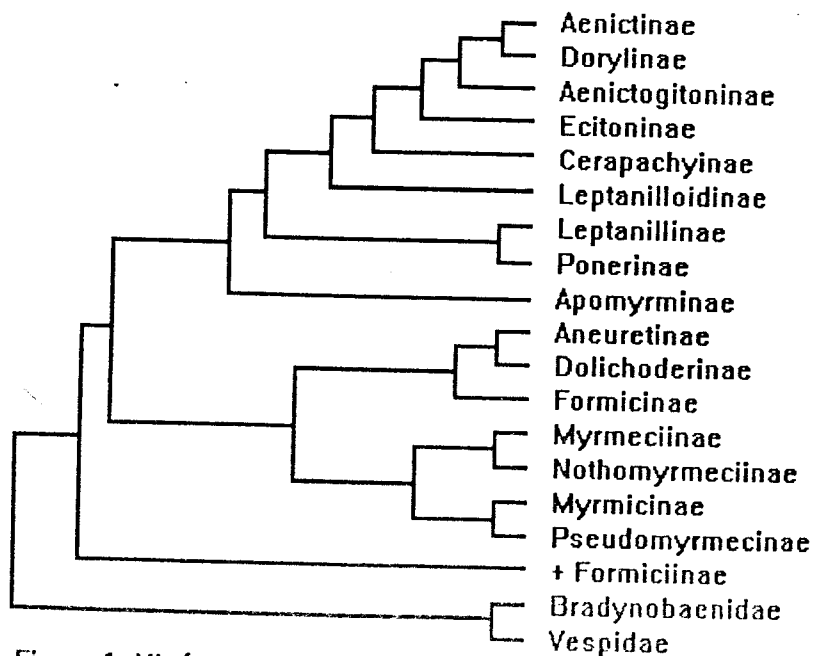


Figura 1. Hipótese de classificação resultante da análise cladística das 17 subfamílias de formigas [Baroni Urbani *et al.* 1992].