A detailed scientific illustration of an ant's head and legs. The head is shown in profile, facing right, with large mandibles and antennae. The legs are segmented and covered in fine hairs. The illustration uses a color palette of yellow, orange, and black, with fine stippling for shading and texture. The background is white.

Introducción a las hormigas de la región Neotropical

Fernando Fernández

Editor



INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN
DE RECURSOS BIOLÓGICOS
ALEXANDER VON HUMBOLDT

© Instituto de Investigación de Recursos Biológicos
Alexander von Humboldt, excepto capítulo 6 y anexo 1.

Los textos pueden ser utilizados total o parcialmente
(excepto Capítulo 6 y Anexo 1) citando la fuente. 2003.

© Smithsonian Institution Press: Capítulo 6 y Anexo 1. 2003.

DIRECCIÓN GENERAL

Fernando Gast Harders

CORRECCIÓN DE ESTILO

Claudia María Villa García
Diego Andrés Ochoa Laverde
Jorge Escobar Guzmán

ILUSTRACIÓN

Edgar E. Palacio

DISEÑO Y DIAGRAMACIÓN

Liliana Patricia Aguilar Gallego

IMPRESIÓN

Acta Nocturna

Impreso en Bogotá, Colombia. Noviembre de 2003

ISBN: 958-8151-23-6

CÍTESE COMO:

Fernández F. (ed.). 2003. *Introducción a las Hormigas de la
región Neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos
Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
XXVI + 398 p.

PALABRAS CLAVE

Hormigas, Región Neotropical, Formicidae, Mirmecología

*Esta obra contribuye al Inventario Nacional
de la Biodiversidad de Colombia*



Portada: *Lenomyrmex costatus*, obrera (Panamá)



Libertad y Orden
MINISTERIO DE AMBIENTE, VIVIENDA
Y DESARROLLO TERRITORIAL
REPÚBLICA DE COLOMBIA



Embajada Real de los
Países Bajos



Banco Mundial



GEF

Tabla de contenido

Presentación

Fernando Gast H. – Director Instituto Humboldt IX

Índice de los autores XI

Índice de figuras, cuadros y tablas XIII

Introducción

Hormigas: 120 millones de años de historia
F. Fernández XXI

Agradecimientos XXV

SECCIÓN I – Sistemática, filogenia y biogeografía

Capítulo 1

Sistemática y filogenia de las hormigas: breve repaso a propuestas
F. Fernández y E. E. Palacio 29

Capítulo 2

La nueva taxonomía de hormigas
D. Agosti y N.F. Johnson 45

Capítulo 3

Sinopsis de las hormigas de la región Neotropical
F. Fernández y M. Ospina 49

Capítulo 4

Biogeografía de las hormigas neotropicales
J.E. Lattke 65

SECCIÓN II – Biología

Capítulo 5

Breve introducción a la biología social de las hormigas
F. Fernández 89

Capítulo 6

Introducción a la ecología de las hormigas
M. Kaspari 97

Capítulo 7

Grupos funcionales de hormigas: el caso de los gremios del *Cerrado*
R. Silvestre, C.R.F. Brandão y R. Rosa da Silva 113

Capítulo 8	
Mosaicos de hormigas arbóreas en bosques y plantaciones tropicales	
A. Dejean, B. Corbara, F. Fernández y J.H.C. Delabie	149
Capítulo 9	
Hormigas como herramienta para la bioindicación y el monitoreo	
A.M. Arcila y F.H. Lozano-Zambrano	159
Capítulo 10	
Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción	
J.H.C. Delabie, M. Ospina y G. Zabala	167
Capítulo 11	
Relaciones entre hormigas y “homópteros” (Hemiptera: Sternorrhyncha y Auchenorrhyncha)	
J.H.C. Delabie y F. Fernández	181
SECCIÓN III - Metodologías de captura y estudio	
Capítulo 12	
Metodologías de captura y estudio de las hormigas	
C.E. Sarmiento-M	201
Capítulo 13	
Conservación de una colección de hormigas	
J.E. Lattke	211
SECCIÓN IV – Claves y sinopsis de las subfamilias y géneros	
Capítulo 14	
Morfología y glosario	
B. Bolton, E.E. Palacio y F. Fernández	221
Capítulo 15	
Claves para las subfamilias y géneros	
E.E. Palacio y F. Fernández	233
Capítulo 16	
Subfamilia Ponerinae	
J.E. Lattke	261
Capítulo 17	
Subfamilia Cerapachyinae	
W.P. MacKay	277
Capítulo 18	
Subfamilia Ecitoninae	
E.E. Palacio.....	281
Capítulo 19	
Subfamilia Leptanilloidinae	
C.R.F. Brandão.....	287

Capítulo 20		
Subfamilia Dolichoderinae		
	F. Cuezco	291
Capítulo 21		
Subfamilia Formicinae		
	F. Fernández	299
Capítulo 22		
Subfamilia Myrmicinae		
	F. Fernández	307
Capítulo 23		
Subfamilia Pseudomyrmecinae		
	P.S. Ward	331
 SECCIÓN V – Importancia económica		
Capítulo 24		
Hormigas de importancia económica en la región Neotropical		
	T.M.C. Della Lucia	337
Capítulo 25		
Hormigas urbanas		
	P. Chacón de Ulloa	351
 SECCIÓN VI - Hiperdiversidad y listas		
Capítulo 26		
La hiperdiversidad como fenómeno real: el caso de <i>Pheidole</i>		
	E.O. Wilson	363
Capítulo 27		
Listado de los géneros de hormigas del mundo		
	F. Fernández	359
Capítulo 28		
Lista de las especies de hormigas de la región Neotropical		
	F. Fernández	379
 ANEXOS		
Anexo 1:		
El Protocolo ALL: un estándar para la colección de hormigas del suelo		
	D. Agosti y L.E. Alonso	415
Anexo 2:		
Listado de museos con colecciones de hormigas		
	C. Lauk, C.R.F. Brandão y D. Agosti	419

Capítulo 20

Subfamilia Dolichoderinae

F. Cuzzo

Caracterización

Ojos generalmente presentes, rara vez vestigiales o ausentes, por lo general sin ocelos. Antenas de 8-12 segmentos. Carenas frontales presentes. Alvéolos antenales parcial o totalmente expuestos. Sutura promesonotal presente y flexible. Abertura de la glándula metapleurale siempre presente, con sedas que la cruzan; la glándula metapleurale se ubica en la esquina postero-inferior de la metapleura. Lóbulos propodeales ausentes. Pecíolo de un segmento y con fusión tergoesternal, a menudo cubierto dorsalmente por el primer tergo del gaster. Sistema de estridulación abdominal ausente. Pigídio pequeño, frecuentemente desplazado hacia la superficie ventral del gaster y cubierto en todo o en parte por el cuarto tergo gastral. Hipopigio sin modificaciones. Acidoporo ausente. Aguijón vestigial o ausente, no visible sin disección.

Biología

La mayoría de las especies de Dolichoderinae son omnívoras, forrajeando sobre la superficie del suelo. El alimento consiste principalmente en artrópodos muertos, ligamaza y exudados de plantas. La comunicación y defensa química está muy desarrollada, al igual que en Formicinae, aunque las glándulas de Dufour y de veneno están reducidas o atrofiadas, probablemente a raíz de la reducción y atrofia del aguijón, que en todas las especies actuales no

es funcional. Varios géneros son ecológicamente importantes (*Dorymyrmex* y *Forelius*) y algunas especies llegan a constituir plagas en diferentes regiones del mundo, como es el caso de *Tapinoma melanocephalum* y *Linepithema humile*.

Entre sus especies se han registrado casos de monoginia primaria (Page 1986); así como también algunas especies de *Linepithema* son altamente poliginicas.

Filogenia de la subfamilia

La monofilia de Dolichoderinae está sustentada por los siguientes caracteres: pérdida del capullo pupal; larvas con reducción del cuello, reducción de sedas, mandíbulas débilmente esclerotizadas y palpos maxilares y galea reducidos; adultos con producción de monoterpénos ciclopentanoideos (Shattuck 1992a,b, 1995). Prácticamente todos los autores actuales concuerdan con que esta subfamilia constituye un verdadero grupo natural a la luz de lo que se conoce tanto de los géneros actuales como de los datos provenientes del registro fósil. Sin embargo, otro es el panorama cuando uno se adentra en la clasificación interna de esta subfamilia.

Las propuestas filogenéticas a nivel genérico para Dolichoderinae son escasas en la literatura. Uno de los primeros estudios fue el de Emery (1888), en el que se proponía un árbol que expresaba las relaciones de 10 de sus géneros

incluyendo un posible antecesor. Si bien este estudio no cuenta con un soporte cladístico, muchas de sus aseveraciones se mantienen en la actualidad, como por ejemplo la estrecha relación entre *Tapinoma* y *Technomyrmex* y la del grupo formado por los géneros *Dorymyrmex*+*Forelius*.

Entre otros intentos de clasificación, Emery (1912) propuso un arreglo interno de esta subfamilia en tres tribus: Dolichoderini (*Dolichoderus* y *Linepithema*), Leptomyrmecini (*Leptomyrmex*) y Tapinomini (para los restantes géneros). La clasificación tribal fue discutida en sucesivos trabajos posteriores (Forel 1917; Weber 1941; Donisthorpe 1947; Dlussky y Fedoseeva 1988), adicionándose tribus hasta llegar a un total de siete: Axinidriini, Dolichoderini, Leptomyrmecini, Tapinomini, Liometopini, Pityomyrmecini y Zherichiniini, estando las tres últimas representadas sólo por géneros extintos.

Dado que sólo Dolichoderini contiene más de un género y aún ésta parece ser parafilética, Shattuck (1992a) no reconoció a ninguna de estas tribus. Por otra parte, nunca se realizó un intento de determinar cuáles eran las relaciones entre las tribus propuestas.

Shattuck (1995), basándose en caracteres morfológicos, considera a *Leptomymex* como el grupo hermano de los restantes géneros de Dolichoderinae y reconoce además los siguientes clados: (*Dolichoderus* (*Liometopum* (*Axinidris* (*Tapinoma*+*Technomyrmex*))))); ((*Ochetellus*+*Papyrius*) (*Iridomyrmex* +(*Philidris* (*Frogatella* +*Turneria*)))) y ((*Dorymyrmex*+*Forelius*) (*Bothriomyrmex*+ *Loweriella*)). Varios géneros presentan una posición incierta y débilmente sustentada como *Doleromyrma*, *Linepithema*, *Anillidris*, *Azteca* y *Anonychomyrma*, careciendo éste último de autapomorfías. *Echophorella* fue el único género no considerado en su análisis por Shattuck debido a la carencia de información sobre el mismo, ya que se le conocía por un solo ejemplar de obrera.

Brandão *et al.* (1998) reanalizaron los datos de Shattuck con la inclusión de *Echophorella*, de algunos caracteres nuevos y de nuevo material fósil de *Technomyrmex*. En general, los

Reconocimiento

Sus obreras y reinas se reconocen fácilmente por presentar un pecíolo de un solo segmento que a menudo está reducido u oculto por el primer tergo del gaster, no presentan acidoporo (como en Formicinae) y el orificio cloacal tiene forma de una hendidura transversa. El aguijón está reducido y el tegu-

Distribución en el campo

Las Dolichoderinae anidan en lugares muy variados, desde suelo con o sin cobertura vegetal, madera viva o muerta hasta el dosel arbóreo (*Tapinoma*, *Dolichoderus*, *Azteca*). Algunas especies construyen nidos con cartón (*Azteca*, *Technomyrmex*, *Dolichoderus*). Las colonias pueden estar formadas por unos pocos centenares de individuos a varios

Composición de la subfamilia

Actualmente esta subfamilia está compuesta por 22 géneros vivientes, siendo la cuarta en importancia por su diversidad genérica y específica, después de Myrmicinae, Ponerinae y Formicinae según Bolton (1995). Algunos autores (Brown 1973; Brandão *et al.* 1998) consideran que esta subfamilia está en una fase de retracción actualmente y que era una de las subfamilias dominantes de hormigas en el pasado. Esto último está apoyado por la

tres grupos fuertemente sustentados en el análisis de Shattuck son corroborados en este último análisis, aunque difiere de la propuesta filogenética de Shattuck en varios aspectos. Muchas de esas diferencias, probablemente se deban a que los criterios empleados para la resolución de cada análisis son también diferentes, por lo que no considero importante comentarlos aquí.

El primer intento de utilizar caracteres moleculares fue efectuado por Chiotis *et al.* (2000), basándose en secuencias de tres genes mitocondriales. Varios clados presentan conflicto respecto a los análisis filogenéticos anteriormente citados; entre ellos es importante destacar que la posición de *Leptomymex* no concuerda con la presentada con base en datos morfológicos, aunque Chiotis *et al.* (2000) reconocen que puede tratarse de un artefacto introducido en su análisis; el otro grupo que sorprende es el de *Bothriomyrmex*+*Dorymyrmex*+*Forelius*, que no tiene soporte basándose únicamente en datos moleculares.

Un análisis conjunto de datos morfológicos y moleculares sumado a la adición de nuevos caracteres y un mejor conocimiento de algunos géneros de Dolichoderinae, seguramente resolverán estas discrepancias.

mento es, por lo general, muy flexible. Los machos se separan de todas las restantes subfamilias a excepción de Formicinae por la presencia de un pecíolo unisegmentado con un corto pedúnculo anterior y la placa subgenital sin dientes.

miles; el fenómeno de polidomía es bastante frecuente (*Forelius*, *Linepithema*, etc.). Algunas de sus especies han sido ampliamente distribuidas con el comercio, un claro ejemplo es el de la llamada “hormiga argentina”, *Linepithema humile* que se reconoce como una plaga importante en Estados Unidos, Europa, Sudáfrica, parte de Australia y Hawai.

cantidad de géneros representados en el registro fósil (con 10 géneros fósiles representando un 31% del total de géneros que esta subfamilia comprende), siendo las hormigas más abundantemente representadas en el ámbar dominicano. De acuerdo con el registro fósil, las Dolichoderinae parecen haber sufrido retracciones debido a extinciones locales en diversos ambientes durante el comienzo del Mioceno (Wilson 1985).

Del total de géneros actuales sólo 10 están citados para la región Neotropical:

Anillidris

Azteca

Bothriomyrmex

Dolichoderus

Dorymyrmex

Forelius

Linepithema

Liometopum

Tapinoma

Technomyrmex

Sinopsis de tribus y géneros neotropicales

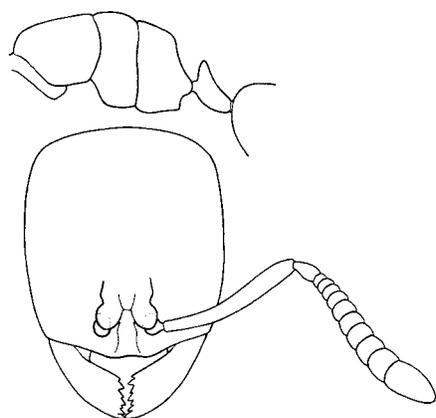


Figura 20.1 *Anillidris*

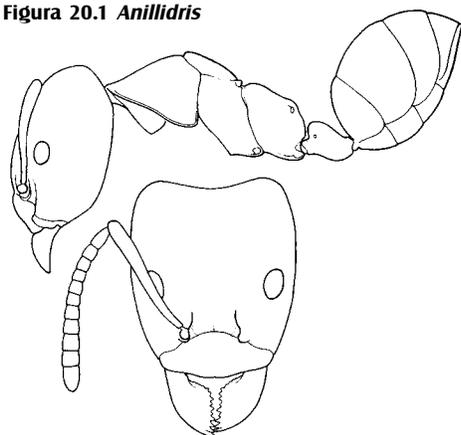


Figura 20.2 *Azteca*

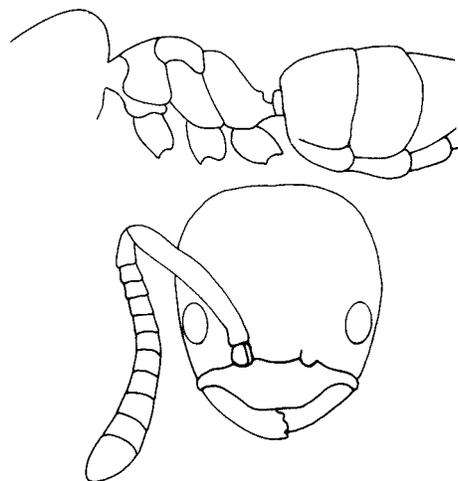


Figura 20.3 *Bothriomyrmex*

Género *Anillidris* Santschi (Figura 20.1)

Obreras pequeñas con todo el cuerpo cubierto de una densa pubescencia, carecen de ojos compuestos y presentan los lóbulos frontales muy próximos entre sí. La porción postero-mediana del clípeo es larga y estrecha. Fórmula palpal 2:3 para las obreras y 3:4 para las reinas y machos. Poco se conoce sobre la biología de *Anillidris*. Kusnezov (1953) sugiere que se trata de hormigas de hábitos subterráneos, propias de regiones húmedas. Se piensa que podría tratarse de un criptoparásito (Shattuck 1992a).

Se conoce una sola especie, *Anillidris bruchi*, del noreste de la Argentina y sur de Brasil.

Género *Azteca* Forel (Figura 20.2)

Altamente polimórficas. Las obreras mayores presentan ocelos y la escama del peciolo se encuentra fuertemente inclinada hacia delante aunque es visible en vista dorsal ya que el primer tergo del gaster no llega a cubrirlo. En campo pueden reconocerse fácilmente por la forma acorazonada de la cabeza.

Se conocen cerca de 130 especies descritas, todas arborícolas. Algunas exhiben una asociación obligada con plantas del género *Cecropia*. No existe una revisión actualizada para el género y la única existente fue realizada por Emery (1893) abarcando sólo 25 especies. Longino (1989) propuso algunas sinonimias dentro del género. Ayala *et al.* (1996) sugieren un primer análisis filogenético basado en caracteres moleculares.

El género se encuentra ampliamente distribuido en América Central y del Sur, desde la zona central de México hasta el noreste de la Argentina.

Género *Bothriomyrmex* Emery (Figura 20.3)

Aunque se trata de un género ampliamente distribuido en el Viejo Mundo y en Australia, recientemente ha sido recolectado en Costa Rica por John Longino. Otros géneros de Dolichoderinae similares son *Azteca* y *Tapinoma*.

Sus obreras pueden diferenciarse rápidamente de las de *Azteca* por la forma del propodeo, cuya cara dorsal es mucho

más corta que la posterior, dándole al mesosoma un aspecto compacto, mientras que en *Azteca* la cara dorsal del propodeo es más larga que la posterior, de manera que el propodeo parece mucho más alargado. *Bothriomyrmex* difiere de *Tapinoma* al presentar el nodo del pecíolo en forma de una escama bien definida.

Sus obreras pueden confundirse en el campo y a primera vista con *Brachymyrmex*.

El único nido descubierto se encontró sobre el tronco de un árbol recién caído adentrándose apenas unos metros en el bosque lluvioso tropical, en el mismo se hallaron sólo obreras y crías, aunque posteriormente se pudieron recolectar algunos machos. Esta especie se encontraba asociada con Margarodidae y algunas otras especies de hormigas. Más información puede encontrarse en <http://ww.evergreen.edu/ants>.

Género *Dolichoderus* Lund (Figura 20.4)

Se trata de hormigas principalmente arborícolas, muy activas y típicas de bosques lluviosos tropicales. Pueden reconocerse por presentar un proceso mesopleural en forma de espina o protuberancia de desarrollo variable, el tegumento con escultura muy destacada y espinas en el mesosoma, en particular sobre el dorso del propodeo.

Es el género más diverso de Dolichoderinae, representado actualmente por 154 especies, 64 de las cuales están citadas para el Nuevo Mundo. Mackay (1993) realizó una revisión parcial del género abarcando las especies del Nuevo Mundo y proponiendo una redistribución de las mismas en 12 complejos, con 11 especies nuevas y claves para obreras, reinas y machos. Algunas especies guardan estrecha relación con áfidos y cóccidos.

En América se las encuentra desde el sur de Canadá hasta el NE de la Argentina.

Género *Dorymyrmex* Mayr (Figura 20.5)

Es un género exclusivamente americano, con más de 80 especies descritas, 72 de las cuales están presentes en el Neotrópico. Las obreras presentan siempre psamóforo (una serie de sedas dispuestas en la superficie ventral cefálica), el tercer segmento del palpo maxilar alargado y una espina o tubérculo en el dorso del propodeo. Su sistemática es muy compleja y el género ha sido dividido en el pasado hasta en cinco géneros y dos subgéneros. Se han ejecutado revisiones parciales (Snelling 1973, 1975, 1995; Snelling y Hunt 1975; Gallardo 1916a,b; Kusnezov 1952). La autora de este capítulo se encuentra realizando la revisión de las especies neotropicales.

Todas las especies de *Dorymyrmex* construyen sus nidos en el suelo, en regiones áridas o semiáridas, prefiriendo los lugares abiertos, de escasa cobertura vegetal en donde suelen

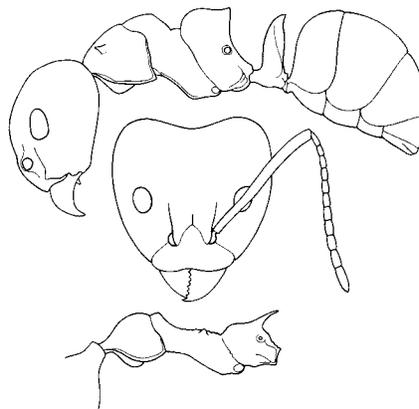


Figura 20.4 *Dolichoderus*

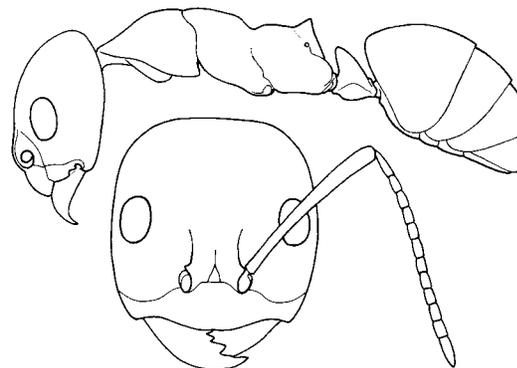
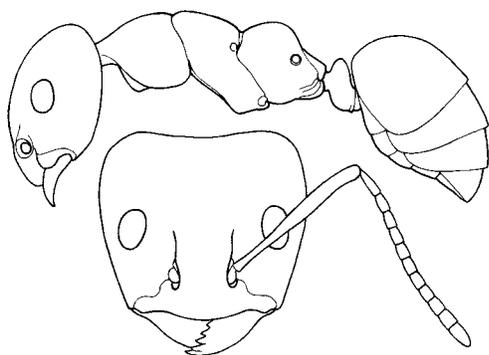
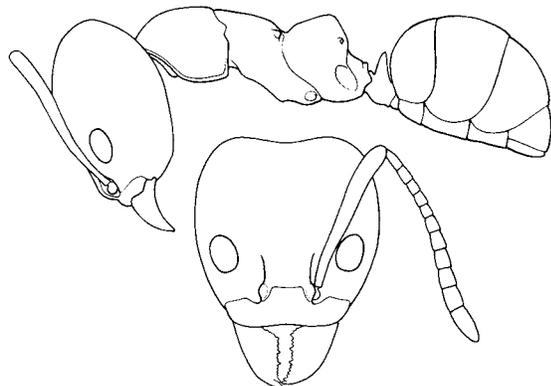
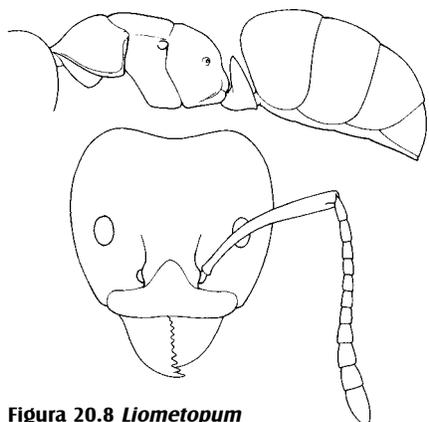
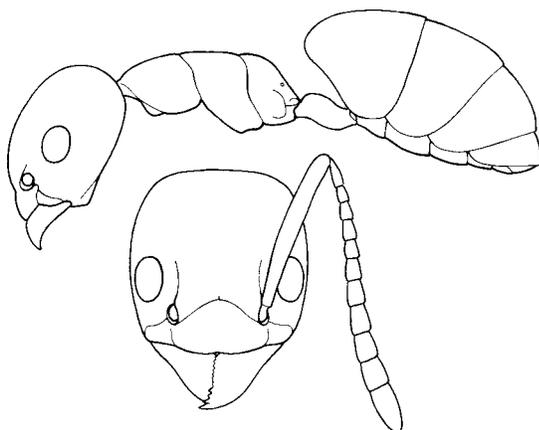


Figura 20.5 *Dorymyrmex*

Figura 20.6 *Forelius*Figura 20.7 *Linepithema*Figura 20.8 *Liometopum*Figura 20.9 *Tapinoma*

jugar un papel dominante desde el punto de vista ecológico. Habitan desde el norte de Estados Unidos hasta el sur de la Argentina.

Género *Forelius* Emery (Figura 20.6)

Las especies de *Forelius* anidan siempre en el suelo de ambientes desérticos o semidesérticos de escasa o nula cobertura vegetal. La manera más sencilla de reconocerlas es porque la mayoría de sus especies tienen el espiráculo propodeal alargado (dos o más veces más largo que ancho). La última revisión del género es de Cuzzo (2000).

Actualmente se reconocen 17 especies dentro del género. Presentan una distribución disyunta con un grupo de especies desde el centro de Estados Unidos al centro de México y otro grupo exclusivamente sudamericano.

Género *Linepithema* Mayr (Figura 20.7)

Los caracteres que permiten diferenciar a las obreras de *Linepithema* son: margen anterior del clipeo con una concavidad amplia aunque poco profunda. El mesosoma nunca presenta tubérculos o espinas y el espiráculo propodeal es pequeño. El tegumento es flexible y relativamente blando, con una escultura apenas visible. Todas las especies conocidas son monomórficas y algunas son altamente poligínicas.

Linepithema humile, también conocida como «hormiga argentina», ha recibido mucha atención por estar ampliamente distribuida en todo el mundo y causar serios daños a la fauna local y a plantas. A pesar de la significancia del género, muy poco se conoce de las restantes especies de *Linepithema*. No existe una clave actualizada. Las especies argentinas están siendo revisadas por la autora de este capítulo y Alex Wild (Davis, California) está preparando una revisión para el Neotrópico. Se conocen otras dos especies del registro fósil.

Género *Liometopum* Mayr (Figura 20.8)

Polimórficas, las obreras mayores con ocelos. Margen anterior lateral del clipeo con las esquinas expandidas un poco. Margen medio anterior con una concavidad amplia, poco profunda. Mandíbula con dientes y denticitos. Mesosoma continuo, surco metanotal reducido a una sutura. Dos especies en México.

Género *Tapinoma* Forster (Figura 20.9)

Las obreras presentan mandíbulas con 3-7 dientes y 7 o más denticulos, sin tener un ángulo basal diferenciado. La escama del peciolo está muy reducida, a veces es casi inexistente. Es un género muy diverso con distribución mundial, con 95 especies descritas, 21 de las cuales se citan para la Región Neotropical. Algunas especies se relacionan con áfidos y

cóccidos. *T. melanocephalum* es una especie ampliamente esparcida por el comercio a través de las regiones tropicales. No existen revisiones actuales ni claves específicas que permitan la identificación correcta de sus especies, en especial las de Latinoamérica.

Género *Technomyrmex* Mayr (Figura 20.10)

Este género está representado en la región Neotropical por una sola especie endémica, *T. fulvus* encontrada en la isla de Barro Colorado, Panamá y su subespecie (*T. fulvus sublucidus*). La mayor diversidad específica de *Technomyrmex* se da en la región Etiópica, que cuenta con 37 de las 88 especies descritas. Recientemente se ha descrito una especie del ámbar fósil de República Dominicana (Brandão *et al.* 1998) Muchas de las especies descritas tienen hábitos arborícolas utilizando cartón para construir sus nidos, aunque otras nidifican en el suelo.

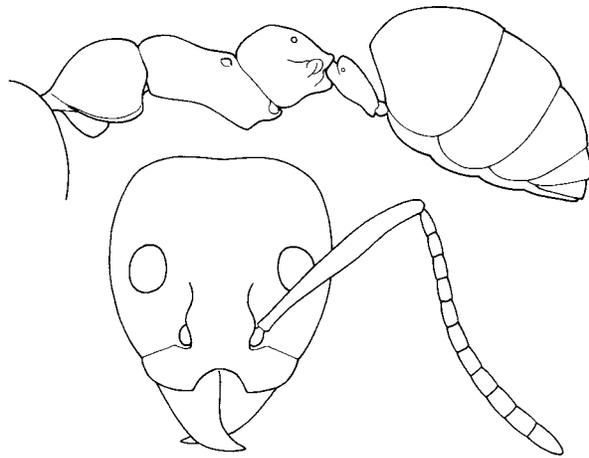


Figura 20.10 *Technomyrmex*

Literatura citada

- Ayala, F. J., J. K. Wetterer, J. T. Longino y D. L. Hartl. 1996. Molecular phylogeny of *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) and the colonization of *Cecropia* trees. *Molecular Phylogenetic Evolution* 5: 423-428.
- Bolton, B. 1995. A taxonomic and zoogeographical census of extant ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Natural History* 29:1037-1056.
- Brandão, C. R. F., C. Baroni Urbani, J. Wagensberg y C. I. Yamamoto. 1998. New *Technomyrmex* in Dominican amber (Hymenoptera: Formicidae), with a reappraisal of Dolichoderinae phylogeny. *Entomologica Scandinavica* 29(4):1-10.
- Brown, W. L. Jr. 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas, pp. 161-185 in B. J. Meggers, E. S. Ayensu and W. D. Ducksworth, eds., *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.
- Chiotis, M., L. S. Jermin y R. H. Crozier. 2000. A Molecular Framework for the Phylogeny of the ant Subfamily Dolichoderinae. *Molecular Phylogenetic Evolution* 17(1):108-116.
- Cuezzo, F. 2000. Revisión del género *Forelius* (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae). *Sociobiology* 35(2A):197-277.
- Dlussky, G. M. y E. B. Fedoseeva. 1988. Origin and early stages of evolution in ants, pp. 70-144 in A.G. Ponomarenko, ed., *Cretaceous Biocenotic Crisis and Insect Evolution*. Nauka Press, Moscú.
- Donisthorpe, H. 1947. Ants from New Guinea, including new species and a new genus. *Annals and Magazine of Natural History* (11)13:577-595.
- Emery, C. 1888. Über den sogenannten Kaumagen einiger Ameisen. *Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie* 46:378-412.
- Emery, C. 1893. Studio monografico sul genere *Azteca* Forel. *Memorie della R. Accademia delle Scienze dell'Istituto di Bologna* (5)3:119-152.
- Emery, C. 1912. Fam. Formicidae Subfam. Dolichoderinae. *Genera Insectorum* 137:1-50.
- Forel, A. 1917. Cadre synoptique actuel de la faune universelle des fourmis. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 5a:229-253.
- Gallardo, A. 1916a. Las hormigas de la República Argentina: subfamilia Dolichoderinae. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires* 28:1-130.
- Gallardo, A. 1916b. Notas complementarias sobre las dolichoderinas argentinas. *Anales Museo Nacional de Historia Natural Buenos Aires* 28:257-261.
- Kusnezov, N. 1952. El estado real del grupo *Dorymyrmex* Mayr (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica Lilloana* 10:427-448.
- Kusnezov, N. 1953. Die Ameisenfauna Argentinien. *Zoologischer Anzeiger* 150:15-25.
- Longino, J. T. 1989. Taxonomy of the *Cecropia*-inhabiting ants in the *Azteca alfari* species group (Hymenoptera: Formicidae): Evidence for two broadly sympatric species. *Contributions in Science* 412:1-16.
- Mackay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 22(1):1-148.
- Page, R. E. Jr. 1986. Sperm utilization in social insects. *Annual Review of Entomology* 31:297-320.
- Shattuck, S. O. 1992a. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 21(1):1-181.
- Shattuck, S. O. 1992b. Higher classification of the ant subfamilies Aneuretinae, Dolichoderinae and Formicinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 17:199-206.

- Shattuck, S. O. 1995. Generic-level relationships within the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology* 20:217-228.
- Snelling, R. R. 1973. The ant genus *Conomyrma* in the United States (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 238:1-6.
- Snelling, R. R. 1975. Descriptions of the new Chilean ant taxa (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 274:1-19.
- Snelling, R. R. 1995. Systematics of Nearctic ants of the genus *Dorymyrmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Contributions in Science* 454:1-14.
- Snelling, R. R. and J. H. Hunt. 1975. The ants of Chile (Hymenoptera: Formicidae). *Revista Chilena de Entomología* 9:63-130.
- Weber, N. A. 1941. Four new genera of Ethiopian and Neotropical Formicidae. *Annals of the Entomological Society of America* 34:183-194.
- Wilson, E. O. 1985. Ants of the dominican amber (Hymenoptera: Formicidae). 3. The subfamily Dolichoderinae. *Psyche* 92(1):17-37.

