

HORMIGAS DE COLOMBIA

Capítulo 17. Subfamilia Agroecomyrmecinae

Donoso D. A.

Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Av. Ladrón de Guevara
E11-253, Quito, Ecuador.

&

Universidad de Cuenca, Facultad de Ciencias Agropecuarias. Ave. 12 de Abril s/n, Cuenca,
Ecuador.

Correo electrónico: david.donosov@gmail.com

RESUMEN

La subfamilia de hormigas Agroecomyrmecinae Carpenter 1930 está compuesta por cinco géneros, de los cuales dos: *Ankylormyrma* Bolton 1973 y *Tatuidris* Brown y Kempf 1968 viven en la actualidad; y solo uno, i.e. *Tatuidris*, está presente en la región Neotropical y en Colombia. *Tatuidris*, al ser actualmente monotípico, cuenta con una sola especie, *Tatuidris tatusia* Brown y Kempf 1968. *T. tatusia* está ampliamente distribuida en el Neotrópico, desde México hasta el Sur de Perú, Brasil y Surinam. En Colombia, *Tatuidris* está presente en tres de las 5 regiones naturales del país, Pacífica, Caribe y Amazonía, pero la mayoría de registros vienen desde el flanco occidental de la Cordillera Occidental de los Andes, a lo

largo de la zona conocida como “Eje cafetero”. La especie habita en la hojarasca y se la puede reconocer fácilmente por una cabeza grande con un vertex amplio en forma de escudo; surcos antenales grandes y profundos; un mesosoma compacto y fusionado; y un gáster que se recoge ventralmente con un agujón fuerte. Estudios recientes proveen análisis detallados de una glándula mandibular única entre las hormigas, la ecología trófica de *T. tatusia* (que apoya la idea de *Tatuidris* como un superdepredador de los suelos), la variabilidad morfológica y genética (CO1 barcodes) en su rango de distribución conocida, la morfología comparada de trabajadores y machos, y la posición filogenética del género dentro de Formicidae. Estudios comparativos de la ecología de *Tatuidris* y *Ankylomyrma* y el establecimiento de las relaciones morfológicas entre los géneros de la subfamilia podrían aportar los aportes más significativos a la biología de la subfamilia en los próximos años.

PALABRAS CLAVE

Ankylomyrma, bosques montanos, Neotrópico, *Tatuidris tatusia*,

ABSTRACT

The ant subfamily Agroecomyrmecinae Carpenter 1930 is composed by five genera, two of which: *Ankylomyrma* Bolton 1973 and *Tatuidris* Brown and Kempf 1968 are extant; and only one, i.e. *Tatuidris*, is present in the Neotropical region and Colombia. Up to now, *Tatuidris* is a monotypic genus, and thus is composed by only one species, *Tatuidris tatusia* Brown and Kempf 1968. *T. tatusia* is amply distributed in the Neotropics, from Mexico to South Peru, Brazil and Surinam. In Colombia, *Tatuidris* is present in three of the 5 natural country regions, Pacific, Caribbean and Amazonia, but most records come from the west

side of Cordillera Occidental, from a zone known as “Colombian triangle”. The species inhabits the leaf litter and can be easily diagnose by a broad head with an ample shield-like vertex; large and deep antennal sockets; compact and fused mesosoma; and a ventrally curved gaster with a large sting. Recent studies have provided detailed analyses of a mandibular gland unique among ants, the trophic ecology of *T. tatusia* (which supports the idea of *Tatuidris* as top predator of litter environments), the morphological and genetic (CO1 barcode) variability of the genus in its known distribution range, the comparative morphology of workers and males, and the phylogenetic position of the genus among ants. Comparative studies of the ecology of *Tatuidris* and *Ankylomyrma*, and the assessment of the morphological relationships among genera members of the subfamily will likely provide the most significant inputs to the biology of the subfamily in coming years.

KEYWORDS

Ankylomyrma, cloud forests, Neotropics, *Tatuidris tatusia*.

CARACTERIZACIÓN Y DIAGNOSIS

El género de hormigas *Tatuidris* Brown y Kempf 1968 reúne a hormigas crípticas que habitan la hojarasca del Neotrópico. Las trabajadoras de *Tatuidris* presentan una morfología distintiva que consiste de una cabeza en forma de escudo con un vertex muy amplio; mandíbulas gruesas y dobladas ventralmente que no se superponen cuando están completamente cerradas; surcos antenales amplios y profundos, con ojos en o cerca de su ápice; mesosoma compacto y fusionado; antena con 7 segmentos; primer segmento del gáster dirigido hacia el interior (ventralmente), y único entre hormigas, el aparato de la caja antenal localizado boca abajo en el techo de un lóbulo frontal expandido. Estas

características, combinadas con un integumento grueso y fuerte y habitus redondeado, son reminiscentes de armadillos. Tanto “tatuidris” como “tatusia” significan “armadillo” (Brown y Kempf 1968), por lo que el nombre de hormiga armadillo ha sido propuesto para las hormigas pertenecientes a este género monotípico (Lacau *et al.* 2012).

SISTEMÁTICA

La posición filogenética de *Tatuidris* ha sido una de las discusiones más apasionadas del mundo de la mirmecología en las últimas tres décadas. El género *Tatuidris* fue originalmente descrito por Brown y Kempf (1968) para recoger a la especie *tatusia* dentro de la tribu Agroecomymecini en la subfamilia Myrmicinae. Agroecomymecini también incluye a dos géneros fósiles, *Agroecomymex* Wheeler del ámbar báltico [44.1 Millones de años de antigüedad] y *Eulithomyrmex* Carpenter de las pizarras del Mioceno, en Florissant (Colorado, USA) (34 Millones de años de antigüedad; Carpenter 1930, 1935; Moreau y Bell 2011). Bolton (2003) fue el primero en sugerir la inestabilidad taxonómica de *Tatuidris* dentro de Myrmicinae y levantó la tribu a rango de subfamilia, la Agroecomymecinae, usando varios caracteres morfológicos. *Tatuidris* fue re-instalado dentro de Myrmicinae por Baroni Urbani y de Andrade (2007) en su último tratado sobre dacetinos, el cual fue el primero que incluyó a *Tatuidris* como un taxón terminal en su matriz de caracteres filogenéticos. Los análisis filogenéticos, basados en una matriz morfológica más amplia y completa, de Keller (2011) volvieron a reconocer a *Tatuidris* como un taxón cercano a Myrmicinae. Sin embargo, Myrmicinae anidó dentro de los poneromorfos (Keller 2011). Recientemente Boudinot (2015) re-evaluó las relaciones morfológicas de los machos de hormigas, a nivel de subfamilia, y con especial atención a los grupos basales, Martialinae, Amblyoponinae y Leptanillinae. Boudinot (2015) trata a

priori a la subfamilia Agroecomyrmecinae como cerca o dentro del grupo poneromorfo, excluyéndolo de los linajes basales.

A diferencia de los estudios filogenéticos basados en morfología, los análisis moleculares de la filogenia interna de Formicidae siempre han descartado la inclusión de *Tatuidris* dentro de Myrmicinae (Brady *et al.* 2006, Moreau *et al.* 2006 y Rabeling *et al.* 2008) y han apoyado su inclusión dentro del grupo de subfamilias poneroides, cercano a Paraponerinae. Recientemente, Ward *et al.* (2014), establecieron las relaciones filogenéticas internas de la subfamilia Myrmicinae. En su revisión Ward *et al.* (2014) incluyeron a *Tatuidris*, pero también a *Ankylomyrma* (un género monotípico, arborícola, raramente encontrado en los bosques húmedos de África del Oeste, y que hasta entonces estaba dentro de su propia tribu Ankylomyrmini, Bolton 2003). Sin esperarlo, *Ankylomyrma* fue recuperado por el análisis filogenético como hermano a *Tatuidris*.

BIOGEOGRAFÍA

El género *Tatuidris* se restringe al Neotrópico, pero, dentro de éste, tiene una distribución amplia que va desde México, Guyana Francesa (Lacau *et al.* 2012) y la Amazonía de Perú y Brasil (Donoso 2012). Todas las colecciones provienen desde continente, i.e. no se conocen colecciones de las islas del Caribe o Galápagos. La mayoría de los especímenes y colecciones vienen de la parte occidental de los Andes, principalmente de América Central y México. La mayoría de colecciones son de zonas montañosas pre-montanas (usualmente 800–1.200 metros de altura). Las colecciones del Este de los Andes y la Amazonía son raras. Aunque todavía poco común entre las colecciones y los muestreos, en las localidades

donde *Tatuidris* aparece usualmente lo hace en altas abundancias (Donoso 2012, Jacquemin *et al.* 2014)

ESPECIES EN COLOMBIA

Tatuidris es monotípico, y la única especie conocida, *Tatuidris tatusia*, se encuentra ampliamente distribuida en Colombia. Los registros para el país provienen en su mayoría del flanco occidental de la Cordillera Occidental de los Andes, a lo largo de la zona conocida como “Eje cafetero”. Ha sido reportada en los Departamento de Antioquia (Vergara-Navarro y Serna 2013, García-Cárdenas y Méndez-Rojas 2013), Quindío (García-Cárdenas y Méndez-Rojas 2013), Risaralda (Chacón de Ulloa *et al.* 2012) y Valle del Cauca (Chacón de Ulloa *et al.* 2012, Armenteras *et al.* 2004, García-Cárdenas y Méndez-Rojas 2013, Marín *et al.* 2015). También ha sido reportada para la Amazonía colombiana; en el Parque Nacional Chiribiquete (Departamentos de Caquetá y Guaviare; Anónimo 2000). Finalmente, Donoso (2012) la reporta en bosques secos de la región Caribe de Colombia, en El Campano, Departamento de Magdalena al norte del país. *Tatuidris* no ha sido reportada en las restantes dos regiones colombianas, i.e. la región Andina y la Orinoquia o Llanos Orientales.

BIOLOGÍA

Dieta y forrajeo (ecología trófica)

Poco se sabe sobre la dieta de *Tatuidris*, pero un análisis de isotopos estables realizado recientemente por Jacquemin *et al.* (2014) encontró que *T. tatusia* podría ser un súper depredador (*top predator*) del suelo y la hojarasca. La técnica de isotopos estables

encuentra la relación entre isotopos de nitrógeno ΔN pesados ^{15}N y livianos ^{14}N en los tejidos de la hormiga. Se asume que esta relación cambia en 3.4 ‰ unidades por cada nivel trófico. Y se encontró que *T. tatusia*, con un ΔN de 9.64, está al mismo nivel que algunas especies de *Strumigenys*, y por encima de algunas especies de *Pheidole*, *Brachymyrmex* y *Nylanderia*, entre otras.

Jacquemin *et al.* (2014) también examinaron los caracteres morfológicos, con ayuda de imágenes SEM, que probablemente se relacionan al forrajeo de *Tatuidris*. Entre ellos, tres caracteres del género llaman la atención. 1) El peine de setas largas y gruesas en el borde ventral de las mandíbulas compactas (Donoso 2012), usualmente atribuidas a la adaptación para la caza de presas con texturas escurridizas o rápidas. 2) Las setas verticales del ángulo extensor de la tibia de la pata anterior, que se sospecha son usadas por *Tatuidris* para limpiar el peine mandibular (Lacau *et al.* 2012); y 3) un aguijón muy grande y fuerte proyectado antero-ventralmente, reminiscente de otros cazadores especializados como *Gnamptogenys*, *Proceratium* y *Discothyrea*. Sin embargo, existe la posibilidad de que la curvatura del gáster tenga una función fragmótica reversa (*reverse phragmosis*) como presente en algunas especies de *Proceratium* (Baroni Urbani y de Andrade 2003) y por lo tanto *Tatuidris* use su gáster para proteger posibles entradas a su nido.

Algunos aspectos de la ecología trófica de *Tatuidris* se los puede inferir por su comportamiento. Observaciones por Jacquemin *et al.* (2014) sugieren que *T. tatusia* puede ser un depredador de acecho (*sit-and-wait predator*). En conversaciones con T. Delsinne (pers. comm.) y reportadas en Donoso (2012) se determinó que “tanto trabajadores como reinas se mueven lentamente y son muy toscas. A menudo permanecen estáticas por

decenas de minutos o incluso minutos si se las molesta (al tocarlas con la mano o en contacto con otros artrópodos). ¡Es difícil verlas como poderosos depredadores!”. En experimentos de cafetería descritos en Jacquemin *et al.* (2014) (¡Y disponibles en video!) los autores determinaron que *Tatuidris* no fue atraído por una gran serie de insectos del suelo, que incluyeron termitas muertas y vivas, ácaros oribátidos, pescado como atún en lata, galletas saladas, moscas de la fruta vivas y muertas, colémbolos vivos, ciempiés y milpiés vivos, dipluros vivos y muertos, arañas pequeñas, pseudoescorpiones, larvas de hormigas y varias especies de hormigas. Sin lugar a dudas, *Tatuidris* es un género de hormigas que escoge sus alimentos. Debido a que 1) estas observaciones comportamentales fueron hechas principalmente en la noche; 2) los patrones de colecta de *Tatuidris* en Otongachi (*Tatuidris* cae principalmente en trampas *pitfalls* que se abren por 48 horas continuas frente a trampas *winklers*, y en colecciones manuales); y 3) los ojos reducidos de los trabajadores, llevaron a Donoso (2012) a sugerir que *Tatuidris* es un género de hormigas que tienen hábitos nocturnos.

Glándulas

La captura de especímenes vivos permitió a Billen y Delsinne (2013) hacer un primer análisis de las glándulas exocrinas de *Tatuidris*. Los resultados fueron novedosos. Además de confirmar la presencia de glándulas típicas de las hormigas (glándulas mandibulares, pro- y postfaringueales, glándulas labiales y metapleurales en el tórax, glándulas de veneno y Dufour en el abdomen), Billen y Delsinne (2013) descubrieron una glándula intramandibular única entre las hormigas. Estas glándulas difieren de otras glándulas por que las células secretoras llenan casi todo el espacio intramandibular, y porque los ductos se abren a una placa con aberturas conspicuas en la parte ventral interna de las mandíbulas

(Billen y Delsinne 2013). La función de esta nueva glándula permanece en misterio. Posibles funciones hipotetizadas por Billen y Delsinne (2013) podrían ser la de atracción de presas, o la de (pre)procesamiento de material ingerido.

CONCLUSIÓN Y PERSPECTIVAS

En los últimos años se han hecho importantes avances en nuestro entendimiento del género de hormigas *Tatuidris* y de la subfamilia a la que representa, Agroecomyrmecinae. Estudios recientes han provisto a los mirmecólogos de análisis detallados de una glándula mandibular única entre las hormigas, la ecología trófica de *T. tatusia* (que apoya la idea de *Tatuidris* como un superdepredador de los suelos), la variabilidad morfológica y genética (CO1 barcodes) en su rango de distribución conocida, la morfología comparada de trabajadores y machos, y la posición filogenética del género dentro de Formicidae. Queda mucho por saber de la Agroecomyrmecinae. Primeramente, hacen falta estudios detallados de las relaciones morfológicas entre *Tatuidris* y *Ankylomyrma*, y entre éstos y los otros géneros agroecomyrmecinos ya extintos. La revisión de machos por parte de Boudinot (2015) es un buen comienzo, pero como Boudinot (l.c.) lo nota, hacen falta machos de *Ankylomyrma*, al igual que hace falta un trabajo detallado de la morfología de los trabajadores.

Jacquemin *et al.* (2014) sugieren que nuevos aspectos de la ecología trófica de *Tatuidris* podrían dilucidarse con análisis detallados de la dieta usando “CO1 barcodes”. Por ejemplo, las dietas (herbívoras) de varias especies escarabajos fueron descritas usando CO1 barcodes extraídos de los residuos de plantas que se encontraron en los estómagos de los escarabajos (Hebert *et al.* 2003, García-Robledo *et al.* 2013). Sin lugar a dudas *Tatuidris* promete dar a

los futuros mirmeecólogos y biólogos de campo muchos nuevos e interesantes descubrimientos.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a F. Fernández, R. Guerrero y T. Delsinne por haberme invitado a escribir este capítulo. Además, T. Delsinne ayudó a mejorar una versión preliminar de este trabajo y aportó con discusiones profundas de la literatura disponible. E. Vergara y F. Serna ayudaron con información sobre localidades en Colombia y A. Castillo aportó con interpretaciones de la geografía colombiana.

LITERATURA CITADA

- Anónimo (2000) Boletín del Proyecto Insectos de Colombia IAVH- UK-UAESPNN. No. 1. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAVH).
- Armenteras, D., Rincón, A. & Ortiz, N. (2004) Ecological Function Assessment in the Colombian Andean Coffee-growing Region. Sub-global Assessment Working Paper.
- Baroni Urbani, C. & De Andrade, M.L. (2003) The ant genus *Proceratium* in the extant and fossil record (Hymenoptera: Formicidae). *Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografie*, 36, 1–492.
- Baroni Urbani, C. & De Andrade, M.L. (2007) The ant tribe Dacetini: Limits and constituent genera, with descriptions of new species. *Annali del Museo Civico di Storia Naturale "G. Doria"*, 99, 1–191.
- Billen, J. & Delsinne, T. (2013) A novel intramandibular gland in the ant *Tatuidris tatusia* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 19, 61-64.
- Bolton, B. (2003) Synopsis and classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institution*, 71, 1–370.
- Boudinot, B.E. (2015) Contributions to the knowledge of Formicidae (Hymenoptera, Aculeata): a new diagnosis of the family, the first global male-based key to subfamilies, and a treatment of early branching lineages. *European Journal of Taxonomy*, 120, 1–62.
- Brady, S.G., Schultz, T.R., Fisher, B.L. & Ward, P.S. (2006) Evaluating alternative hypotheses for the early evolution and diversification of ants. *Proceedings of the National*

Academy of Sciences, USA, 103, 18172–18177.

Brown, W.L. y Kempf, W.W. (1968) *Tatuidris*, a remarkable new genus of Formicidae (Hymenoptera). *Psyche*, 74, 183–190.

Carpenter, F.M. (1930) The fossil ants of North America. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 70, 1–66.

Carpenter, F.M. (1935) A new name for *Lithomyrmex* Carp. (Hymenoptera). *Psyche*, 42, 91.

Chacón de Ulloa, P., Osorio-García, A.M., Achury, R. & Bermúdez- Rivas, C. (2012) Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Bosque seco Tropical (Bs-T) de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 13 (2), 165–181.

Donoso DA. 2012. Additions to the taxonomy of the armadillo ants (Hymenoptera, Formicidae, *Tatuidris*). *Zootaxa*, 3503, 61–81.

García-Cárdenas, D.R. & Méndez-Rojas, D.M. (2013) Presencia de *Tatuidris tatusia* Brown y Kempf, 1968 (Formicidae: Agroecomyrmecinae) en paisajes cafeteros de Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 14(2) Suplemento, 1–69.

García-Robledo, C., Erickson, D.L., Staines, C.L., Erwin, T.L. y Kress, W.J. (2013). Tropical Plant–Herbivore Networks: Reconstructing Species Interactions Using DNA Barcodes. *PLoS ONE*, 8(1), e52967. doi:10.1371/journal.pone.0052967

Hebert, P.D.N., Cywinska, A., Ball, S.L. & Dewaard, J.R. (2003) Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 270, 313–321.

Jacquemin, J., Delsinne, T., Maraun, M. & Leponce, M. 2014. Trophic ecology of the armadillo ant, *Tatuidris tatusia*, assessed by stable isotopes and behavioral observations. *Journal of Insect Science*, 14, 108.

Keller, R.A. (2011) A phylogenetic analysis of ant morphology (Hymenoptera: Formicidae) with special reference to the poneromorph subfamilies. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 355, 1–90.

Lacau, S, Groc, S., Dejean, A. de Oliveira, M.L. & Delabie J.C.H. (2012) *Tatuidris kapasi* sp. nov.: a new armadillo ant from French Guiana (Formicidae: Agroecomyrmecinae). *Psyche*, 2012, Article ID 926089, 6 pages, doi:10.1155/2012/926089

Marín, E.P., Sánchez de Prager, M., Sierra, A. & Peñaranda, M.R. (2015) Poblaciones de Ácaros, Colémbolos y otra Mesofauna en un Inceptisol bajo Diferentes Manejos. *Revista Facultad Nacional Agraria - Medellín*, 68(1), 7411–7422.

Moreau, C.S. & Bell, C.D. (2011) Fossil Cross-validation of the dated ant phylogeny (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Americana*, 117, 127–133.

Moreau, C.S., Bell, C.D., Vila, R., Archibald, S.B. & Pierce, N.E. (2006) Phylogeny of the

ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, 312, 101–104.

Rabeling, C. Brown, J.M. & Verhaagh, M. (2008) Newly discovered sister lineage sheds light on early ant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 14913–14917.

Vergara-Navarro, E.V. & Serna, F. (2013) A checklist of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of the department of Antioquia, Colombia and new records for the country. *Agronomia Colombiana*, 31(3), 324–342.

Ward, P.S., Brady, S.G., Fisher, B.L. & Schultz, T.R. (2015) The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae). *Systematic Entomology*, 40, 61–81. doi: 10.1111/syen.12090