



## Biodiversidad de hormigas en México

### Biodiversity of ants in Mexico

Leticia Ríos-Casanova<sup>✉</sup>

Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

✉ leticiarc@campus.iztacala.unam.mx

**Resumen.** En este trabajo se hace una breve descripción de la biología de la familia Formicidae además de un análisis del estado de conocimiento de las especies de este grupo para México. Con base en la revisión más reciente de hormigas de México y con los datos de AntWeb se estimaron 973 especies de hormigas pertenecientes a 21 subfamilias, lo cual representa alrededor del 8% de la mirmecofauna descrita mundialmente. Las subfamilias Myrmicinae (498) y Formicinae (200) tienen el mayor número de especies. Chiapas (387), Veracruz (319) e Hidalgo (229) son los estados con mayor número de especies. La curva de acumulación de especies indica que se conoce el 50% de las especies que se esperaría encontrar hasta ahora. Este resultado junto con el registro de las especies de cada estado de la república indica que aún existen áreas cuyas hormigas todavía no han sido estudiadas. Los intentos por conocer la mirmecofauna mexicana han sido valiosos, pero aún se necesitan más estudios.

**Palabras clave:** endemismos, Formicidae, Hymenoptera, mirmecofauna, relación superficie-riqueza, riqueza de especies.

**Abstract.** This work presents a short description of the biology of the family Formicidae as well as an analysis of the knowledge of the species in this group for Mexico. Based on AntWeb data and the most recent revision of Mexican ants, a total of 973 species is reported. These species belong to 21 subfamilies which represents 8% of the ants described for the world. Myrmicinae (498) and Formicinae (200) are the subfamilies with the highest number of species. Chiapas (387), Veracruz (319) and Hidalgo (229) are the Mexican states with highest number of species. The analysis of the species cumulative curve indicates that we know 50% of the species expected until now. This result and the number of species reported for each Mexican state show that many areas of Mexico are still unexplored. Also, important efforts have been done to study the Mexican ant fauna, however more work is needed.

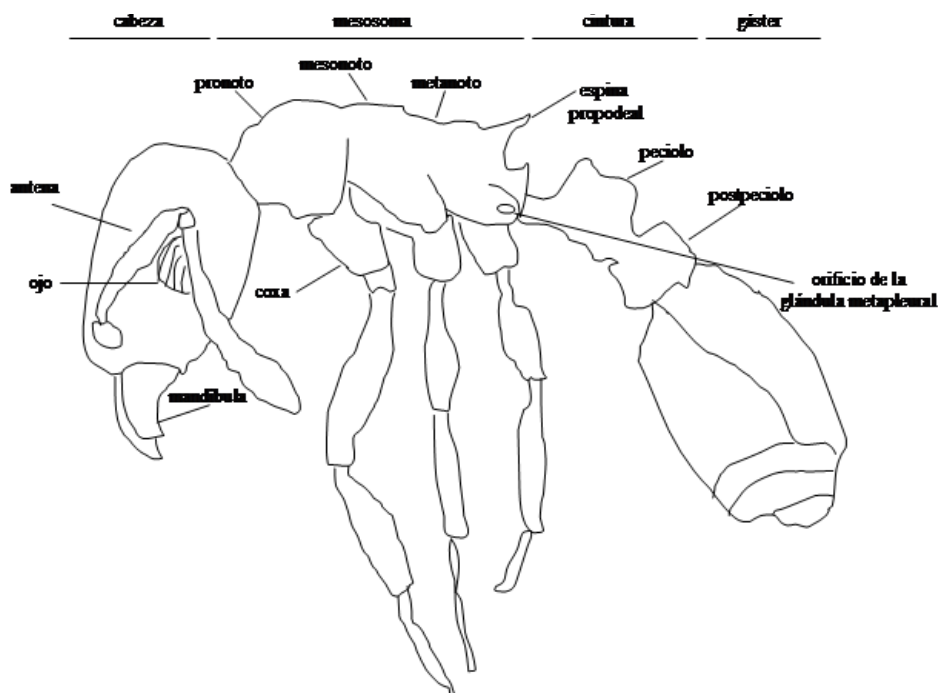
**Key words:** endemisms, Formicidae, Hymenoptera, myrmecofauna, species-area relationship, species richness.

### Introducción

Las hormigas son insectos pertenecientes a la familia Formicidae del orden Hymenoptera. Quizá uno de los aspectos más interesantes de estos organismos es que todas son sociales, es decir, viven en colonias dentro de las cuales es posible distinguir una casta obrera y una reproductora. Aunque ha habido esfuerzos importantes por conocer la mirmecofauna mexicana, hasta ahora sólo conocemos una pequeña parte de las hormigas de México ya que existen muchos sitios aún inexplorados o bien, existen ejemplares colectados pero que no han podido ser determinados. En México es posible encontrar hormigas en prácticamente todos los ecosistemas y hábitats. Sin embargo, aún no sabemos con certeza cuántas especies hay y cómo se distribuyen en el país.

La mejor forma de describir morfológicamente a una hormiga es representar a una obrera en un esquema (Fig. 1). El cuerpo de una hormiga obrera está conformado por la cabeza, el mesosoma que incluye los 3 segmentos del tórax más el primero del abdomen, la cintura que está compuesta por el segundo y/o tercer segmento(s) del abdomen y que se denominan peciolo y postpeciolo respectivamente, y finalmente el gáster. No todas las hormigas tienen peciolo y postpeciolo, en algunos casos la cintura la forma únicamente el peciolo.

Respecto al tamaño que pueden tener las hormigas, es necesario considerar que una colonia es una unidad reproductiva, por lo que el tamaño de las hormigas puede referirse al tamaño de cada uno de los individuos que componen la colonia, o al tamaño de la colonia completa en número de individuos (Kaspari y Vargo, 1995). Considerando el tamaño de los individuos, las especies para México cuyas obreras son las más pequeñas corresponden a *Brachymyrmex depilis* y *Monomorium*



**Figura 1.** Esquema de las partes del cuerpo de una hormiga obrera.

*minimum* con menos de medio milímetro de longitud total. Los individuos más grandes pertenecen a *Camponotus atriceps* y *Atta mexicana* (Cuadro 1). Respecto a las colonias, las más grandes podrían ser las de *Atta mexicana*, aunque no se tienen datos muy precisos. Otras especies con colonias muy grandes son las hormigas legionarias como las del género *Eciton*. Entre las colonias más pequeñas se encuentran las de *Megalomyrmex drifti*, y *Pachycondyla stigma* compuestas por menos de 10 individuos que por lo general son de talla grande. En el cuadro 1 se presentan otras especies cuyas colonias o individuos se encuentran en los extremos de tamaño.

Una característica por la cual las hormigas se han considerado como organismos exitosos y ampliamente diversos, es precisamente la gran diversidad de hábitats en los que pueden desarrollarse. Aunque es posible encontrar hormigas en prácticamente cualquier hábitat, suele decirse que son organismos del suelo, sin embargo, de manera secundaria, una gran cantidad de hormigas están adaptadas a la vida arbórea viviendo en troncos, ramas, o cavidades subcorticales (Hölldobler y Wilson, 1991). En cuanto a los ecosistemas mexicanos en los que es posible encontrar hormigas, los desiertos, bosques, selvas, zonas urbanas, campos de cultivo y prácticamente cualquier sitio alberga alguna especie de hormiga. Aunque las hormigas de las zonas tropicales mexicanas han recibido más atención (Quiroz-Robledo y Valenzuela-González,

1995; Rojas y Cartas, 2007; Del Toro et al., 2009), los estudios sobre hormigas realizados en las zonas desérticas (Ríos-Casanova, 2004, 2006; Johnson y Ward, 2006; Guzmán-Mendoza et al., 2010), zonas urbanas (Cupul-Magaña, 2009) y aquellas asociadas a cultivos (Perfecto y Vandermeer, 2002; Philpott, 2005) han permitido conocer un gran número de especies.

Sobre su ciclo de vida, existen muchas variantes de acuerdo con las diferentes especies de hormigas; sin embargo, el ciclo de vida general consiste en 3 estados: el estado de fundación, el cual se lleva a cabo después del vuelo nupcial de las hembras y machos reproductores de la colonia y ocurre cuando la reina busca un lugar adecuado para anidar (suelo o materia vegetal). La reina que ya ha elegido un sitio para anidar produce la primera generación de obreras a las que alimenta con sus reservas. Cuando estas obreras alcanzan el estado adulto, se encargan de forrajear, agrandar el nido y de cuidar a la progenie que la reina sigue produciendo. Poco a poco el tamaño promedio de las obreras aumenta al igual que el número de obreras de la colonia, inclusive pueden añadirse algunas castas nuevas. En este momento en que la colonia sólo se encarga del crecimiento se llama estado ergonómico. Cuando la colonia ha madurado y ha producido nuevas hembras y machos reproductores que saldrán a realizar el vuelo nupcial y a iniciar colonias nuevas se le llama estado reproductivo (Hölldobler y Wilson, 1990).

**Cuadro 1.** Tamaño de las colonias (número de individuos) y de los individuos (longitud promedio del cuerpo de obreras en mm) de algunas hormigas que viven en México

<i>Especie</i>	<i>Tamaño de la colonia (Núm. de individuos)</i>	<i>Tamaño de los individuos (mm)</i>	<i>Referencias</i>
Entre las más grandes por el tamaño de la colonia:			
<i>Atta mexicana</i> *	≈1x10 <sup>6</sup>	2-12	Mintzer, 1979; Kaspari y Vargo, 1995; Sánchez-Peña, 2005
<i>Eciton hamatus</i>	150 000 - 700 000	3-12	Hölldobler y Wilson, 1990; Powell y Frankz, 2006
<i>Eciton burchelli</i>	160 000 - 500 000	3-12	Hölldobler y Wilson, 1990; Powell y Frankz, 2006
<i>Solenopsis invicta</i>	250 000	3-6	Hölldobler y Wilson, 1990; Tschinkel et al., 2003
<i>Neivamyrmex nigrescens</i>	80 000 - 140 000	≈ 4	Hölldobler y Wilson, 1990; Du Bois, 1988 AntWeb 2012
<i>Pogononmyrmex rugosus</i>	2 586 - 14 742	7-9.5	Hölldobler y Wilson, 1990; Taber, 1998
<i>Pogonomyrmex barbatus</i>	12 358	7-9.5	Kaspari y Vargo, 1995; Welton 1998
<i>Camponotus atriceps</i>	≈ 10 000	4-15	MacGown, 2003
<i>Monomorium minimum</i>	3 000	0.45	Geraghty et al., 2007
Entre las más pequeñas por el tamaño de la colonia:			
<i>Pachycondyla obscuricornis</i>	57	4-5	Kaspari y Vargo, 1995; ant web
<i>Megalomyrmex silvestrii</i>	36	4.89	Hölldobler y Wilson, 1990; Brandao, 1990
<i>Cyphomyrmex minutus</i>	29	1.2	Kaspari y Vargo, 1995; antWeb
<i>Proceratium silaceum</i>	28	0.68	Hölldobler y Wilson, 1990; ant web
<i>Brachymyrmex depilis</i>	22	0.44	Geraghty et al., 2007
<i>Ephebomyrmex imberbicus</i>	21	4-4.8	Hölldobler y Wilson, 1990; Taber, 1998
<i>Odontomachus laticeps</i>	15	≈ 7.8	Hölldobler y Wilson, 1990; AntWeb 2012
<i>Acanthognathus ocellatus</i>	10	3.5- 4.6	Hölldobler y Wilson, 1990; Brown y Kempf, 1969
<i>Pachycondyla stigma</i>	9	4-5	Hölldobler y Wilson, 1990; Ant Web 2012
<i>Megalomyrmex drifti</i>	9	2.46	Hölldobler y Wilson, 1990; Brandao, 1990

\*Debido a que no hay datos muy precisos para el tamaño de las colonias de *A. mexicana*, se presentan datos de *A. colombica*, aunque para esta especie se ha documentado un máximo de 2.5X10<sup>6</sup> (Hölldobler y Wilson, 1990). Para *A. mexicana* se tiene un registro de más de 17 000 individuos aunque este dato es para colonias en cautiverio (Sánchez-Peña, 2005).

Las revisiones más importantes sobre la familia Formicidae para México son: Rojas-Fernandez (1996, 2001) y Vázquez-Bolaños (2011). Aunque el artículo de Johnson y Ward (2006) no es precisamente una revisión, hace un estudio muy completo de las hormigas de la península de Baja California y menciona la presencia de muchas especies endémicas.

### Diversidad

Hasta ahora se sabe que en el mundo hay 12 500 especies de hormigas descritas pertenecientes a 290 géneros incluidos en 21 subfamilias; sin embargo, se cree que existen aún muchas especies que no han sido descubiertas o formalmente descritas, por lo que se sugiere

que la inclusión de éstas podría incrementar el número total a más de 30 000 especies (Fisher, 2010; Ward, 2010). De este total, 973 especies se encuentran en México lo cual representa casi el 8% del total mundial. Estas especies pertenecen a 94 géneros en 12 subfamilias, las cuales se encuentran distribuidas en todos los estados de la república incluidas algunas islas.

Para conocer el número de especies de hormigas registradas para México hasta la fecha, se consultaron principalmente la revisión publicada por Vázquez-Bolaños (2011) y los datos para México almacenados en AntWeb, que es la base de datos de hormigas en línea más grande del mundo. En la lista de AntWeb no se incluyeron las especies que no han sido determinadas hasta nivel específico o cuya localidad no estaba especificada hasta estado.

En el cuadro 2 se presenta el número de géneros y especies para cada estado de la República Mexicana. Chiapas es el estado con más especies y géneros seguido de Veracruz e Hidalgo, los estados que tienen menos especies y géneros son Tlaxcala y Aguascalientes (Cuadro 2). El cuadro 3 muestra el número de especies que pertenecen a cada una de las 12 subfamilias que se encuentran en México. Las familias Myrmicinae y Formicinae tienen el

**Cuadro 2.** Número de géneros y especies de hormigas para cada uno de los estados de la República Mexicana

<i>Estado</i>	<i>Géneros</i>	<i>Especies</i>
Aguascalientes	6	9
Baja California	36	150
Baja California Sur	27	72
Campeche	17	37
Chiapas	80	387
Chihuahua	29	109
Coahuila	26	51
Colima	21	40
Distrito Federal	11	18
Durango	25	60
Estado de México	11	16
Guanajuato	10	16
Guerrero	32	81
Hidalgo	57	229
Jalisco	39	109
Michoacán	19	36
Morelos	25	91
Nayarit	29	90
Nuevo León	40	116
Oaxaca	27	84
Puebla	29	61
Querétaro	12	17
Quintana Roo	28	93
San Luis Potosí	36	89
Sinaloa	22	48
Sonora	37	138
Tabasco	43	142
Tamaulipas	45	115
Tlaxcala	3	3
Veracruz	71	310
Yucatán	40	91
Zacatecas	15	21

**Cuadro 3.** Número de especies de hormigas por subfamilia para México

<i>Subfamilia</i>	<i>Número de especies</i>
Amblyoponinae	5
Cerapachyinae	11
Dolichoderinae	51
Ectatomminae	18
Ecitoninae	62
Formicinae	200
Heteroponerinae	1
Leptanilloidinae	1
Myrmicinae	498
Ponerinae	69
Proceratiinae	11
Pseudomyrmecinae	46
Total	973

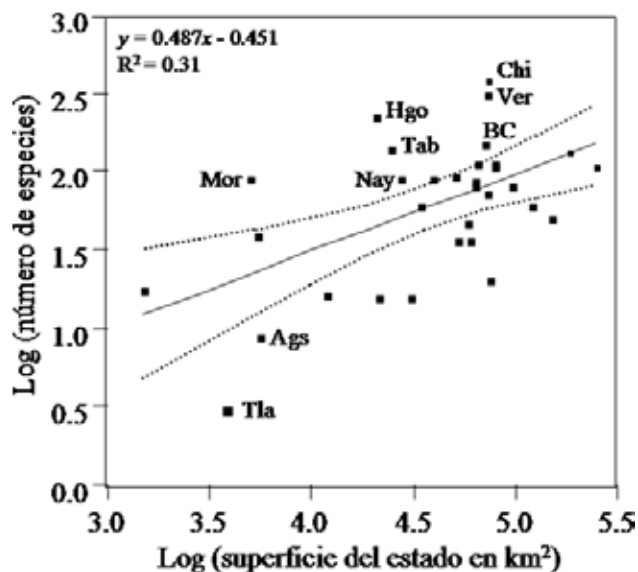
mayor número de especies, siguiendo el patrón que ya se ha señalado que presenta la mirmecofauna mundial (Ward, 2000, 2010).

Tomando en cuenta la superficie de cada uno de los estados, es posible suponer que los estados con mayor área tendrán un mayor número de especies en comparación con los estados de menor área. Para poner a prueba esta hipótesis se hizo un análisis de regresión entre la superficie de cada estado (Inegi, 2009) y el número de especies presente en cada uno de ellos. Los resultados sugieren que existe una regresión lineal positiva y significativa ( $F=13.51$ ,  $p=0.0009$ ; Fig. 2), lo cual apoya la hipótesis planteada. Sin embargo, hay 7 estados que presentan más especies que las que se esperaría de acuerdo con su área, entre ellos se encuentran Chiapas, Veracruz, Hidalgo y Baja California (Fig. 2). En estos estados se ha realizado la mayor parte del trabajo faunístico y ecológico de hormigas en México, por lo que el mayor número de especies encontrado podría deberse a un mayor esfuerzo de colecta.

El conocimiento de las especies de hormigas endémicas de México es escaso. Sin embargo, Johnson y Ward (2006) registran 47 especies de hormigas endémicas de la península de Baja California, entre las que se encuentran *Pogonomyrmex snellingi* y *Pheidole granulata* (Fig. 3). Asimismo, Latke (2011) describe 8 especies del género *Leptogenys*, las cuales hasta el momento son endémicas de México.

Respecto al conocimiento a nivel poblacional de las especies de hormigas de México, puede decirse que es muy escaso y que ha recibido poca atención. Solamente algunas especies muy conspicuas o que son plagas como

las hormigas arrieras del género *Atta* o las del género *Solenopsis*, han sido estudiadas (Sánchez-Peña, 2005; Sánchez-Peña et al., 2005). Algunas otras como *Azteca* y *Pseudomyrmex*, las cuales establecen interacciones estrechas con árboles en la selva como *Acacia* y *Cecropia*, respectivamente, también han sido objeto de algunos estudios



**Figura 2.** Relación entre el número de especies y la superficie para cada estado de la República Mexicana. Se señalan los estados que tuvieron más (por arriba de la línea recta) o menos (por debajo de la recta) especies que las que se esperaba de acuerdo con el tamaño del estado. Ags= Aguascalientes, BC= Baja California, Chi= Chiapas, Hgo= Hidalgo, Mor= Morelos, Nay= Nayarit, Tab= Tabasco, Tla= Tlaxcala, Ver= Veracruz.

poblacionales (Mintzer y Vinson, 1985; Vandermeer et al., 2002). Hasta el momento, no se ha detectado ninguna especie cuyas poblaciones estén en alguna categoría de riesgo.

Para tener una idea del grado de conocimiento que se tiene actualmente de la mirmecofauna mexicana, se graficó una curva de acumulación de especies de acuerdo con el año de descripción de cada una de las 973 especies reportadas para México. Los datos fueron agrupados en intervalos de 5 años, desde 1758 hasta 2011, cuando fue descrita la última especie registrada (Fig. 4). Con estos datos fue posible calcular una curva de acumulación de especies esperadas realizando 100 iteraciones por medio del método Jackknife de primer orden utilizando el programa EstimateS 8.2.0 (Colwell, 1997). La curva de especies esperadas (Fig. 4) indica que para el año 2011 deberían conocerse 1 926 especies, es decir aproximadamente el doble de las especies que conocemos hasta ahora. Si bien se han realizado esfuerzos importantes por conocer la mirmecofauna de México, las curvas de la figura 4 aún no alcanzan una asíntota.

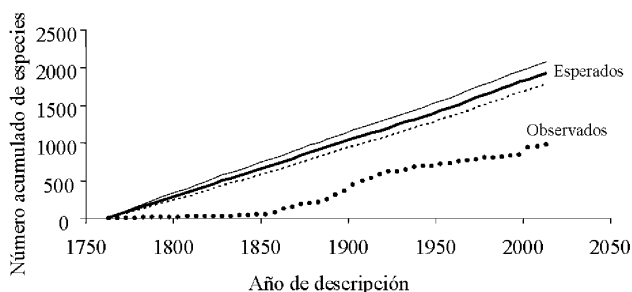
Los datos aportados por el presente trabajo indican que el estudio de las hormigas en México requiere aún abordar muchos tópicos que deberán incluir, no solamente estudios faunísticos, sino estudios poblacionales, de comunidades y conductuales entre otros, además de que muchas regiones todavía inexploradas deberán ser estudiadas.

### Agradecimientos

Agradezco la invitación del Dr. Fernando Álvarez Noguera para escribir este artículo. Al Dr. Brian Fisher



**Figura 3.** Dos especies endémicas de México. A) *Pogonomyrmex snellingi*, B) *Pheidole granulata* Copyright AntWeb.org, 2000-2009.



**Figura 4.** Curvas de acumulación de especies observadas y esperadas ( $\pm 1$  desviación estándar) para las hormigas de México de acuerdo con el año de descripción.

por permitirme usar las imágenes y por tener disponible la información sobre ejemplares mexicanos en AntWeb y al Dr. Héctor Godínez-Álvarez por la revisión del manuscrito.

#### Literatura citada

Antweb [http://www.antweb.org] 2102; última consulta: 21.IV.2012.

Brandao, C. R. 1990. Systematic revision of the neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of thirteen new species. *Arquitos de Zoología* 31:1-91.

Brown, W. L. Jr. y W. W. Kempf. 1969. A revision of the Neotropical dacetine ant genus *Acanthognathus*. *Psyche* 76:87-109.

Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's Guide and application published at: <http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates>; última consulta: 30.V.2012

Cupul-Magaña, F. G. 2009. Diversidad y abundancia de hormigas (Formicidae) en las viviendas de Puerto Vallarta, Jalisco, México. *Ecología Aplicada* 8:115-117.

Del Toro, I., M. Vázquez, W. P. MacKay, P. Rojas y R. Zapata-Mata. 2009. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Tabasco: explorando la diversidad de la mirmecofauna en las selvas tropicales de baja altitud. *Dugesiana* 16:1-14.

Du Bois, M. E. 1988. Distribution of army ants (Hymenoptera: Formicidae) in Illinois. *Entomological News* 99:157-160.

Fisher, B. L. 2010. Biogeography. In *Ant Ecology*, L. Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott (eds.). Oxford University Press. Oxford. p. 18-37.

Geraghty, M. J., R. R. Dunn y N. J. Sanders. 2007. Body size, colony size, and range size in ants (Hymenoptera: Formicidae): are patterns along elevational and latitudinal gradients consistent with Bergmann's rule? *Myrmecological News* 10:51-58.

Guzmán-Mendoza, R., G. Castaño y M. C. Herrera-Fuentes. 2010. Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas

en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:427-435.

Hölldobler, B. y E. Wilson. 1990. *The Ants*. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 732 p.

Inegi (Instituto nacional de estadística, geografía e informática). 2009. Información Geográfica. [www.inegi.gob.mx](http://www.inegi.gob.mx); última consulta: 21.IV.2012

Johnson, R. A. y P. S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. *Journal of Biogeography* 29:1009-1026.

Kaspari, M. y E. L. Vargo. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *American Naturalist* 145:610-632.

Lattke, J. S. 2011. Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). *Arthropod Systematics and Phylogeny* 69:127-264.

Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a Sonoran Desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 26:364-372.

Mintzer, A. y B. Vinson. 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. *Behavioural Ecology Sociobiology* 17:75-78.

Perfecto, I. y J. H. Vandermeer. 2002. The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. *Conservation Biology* 16:174-182.

Philpott, S. M. 2005. Changes in arboreal ant populations following pruning of coffee shade-trees in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 64:219-224.

Powell, S. y N. R. Franz. 2006. Ecology and the evolution of worker morphological diversity: a comparative analysis with *Eciton* army ants. *Functional Ecology* 20:1105-1114

Quiroz-Robledo, L. N. y J. Valenzuela-González. 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Southwestern Entomologist* 20:203-213.

Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán: comparación con otras zonas áridas de México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)* 20:37-54.

Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2006. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. *Acta Oecologica* 29:316-323.

Rojas-Fernández, P. 1996. Hymenoptera: Formicidae. In *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*, J. Llorente, A. García y E. González (eds.). Conabio-UNAM, México, D. F. p. 483-500.

Rojas-Fernández, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) Número especial* 1:189-238.

Rojas, P. y A. Cartas. 1997. Ecitoninae (Hymenoptera: Formicidae). In *Historia natural de Los Tuxtlas*, E. González,

- R. Dirzo y R. Vogt (eds.). UNAM-Conabio. México, D.F. p. 349-353.
- Sánchez-Peña, S. R. 2005. Essays on organismal aspects of the fungus-growing ant symbiosis: ecology, experimental symbiont switches and fitness of *Atta*, and a new theory on the origin of ant fungiculture. Tesis doctoral, The University of Texas at Austin. Austin. 170 p.
- Sánchez-Peña, S. R., J. W. Patrock y L. A. Gilbert. 2005. The red imported fire ant is now in Mexico: documentation of its wide distribution along the Texas-Mexico border. *Entomological News* 116:363-366.
- Taber, S. W. 1998. The world of the harvester ants. Texas A&M University Press. Austin. 213 p.
- Tschinkel, W. R., A. S. Mikheyev y S. R. Storz. 2003. Allometry of workers of the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Science* 3:1-11.
- Vandermeer, J., I. Perfecto, G. Ibarra, S. Phillpott y A. García. 2002. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* 56:271-276.
- Vásquez-Bolaños, M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. *Dugesiana* 18:95-133.
- Ward, P. S. 2001. Broad scale patterns of diversity in eaf litter ant communities. *In* Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity, D. Agosti, J. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. p. 99-121.
- Ward, P. S. 2010. Taxonomy, phylogenetics, and evolution. *In* Ant ecology, L. Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott (eds.). Oxford University Press. Oxford. 3-17 p.
- Wheeler, W. M. 1910. The North American ants of the genus *Camponotus* Mayr. *Annals of the New York Academy of Sciences* 6:295-354.