

SIGNOS DE ACTIVIDAD ATRIBUIBLES A *ATTA*
(MYRMICIDAE, HYMENOPTERA) EN EL MIOCENO
DE LA PROVINCIA DE LA PAMPA,
REPUBLICA ARGENTINA.
SIGNIFICACION PALEOZOOGEOGRAFICA

José H. LAZA¹

ABSTRACT: TRACE FOSSILS ATTRIBUTED TO *Atta* (MYRMICIDAE, HYMENOPTERA) FROM THE MIOCENE OF LA PAMPA PROVINCE, ARGENTINA. PALAEOZOOGEOGRAPHICAL SIGNIFICANCE. — The first record of an ant's trace fossil referable to *Atta* is described. The remains (chambers and parts of nests) occur in palaeopedological horizons in the Epecuén Formation (Huayquerian age, Late Miocene) at Salinas de Hidalgo, Atreucó Department, La Pampa Province. The locality is situated 6° to the south of the known present-day range of the genus *Atta*. These ants live today in subtropical environments, with two seasons (dry and rainy).

A new ichnogenus and ichnospecies (*Attaichnus kuenzelii*) is proposed. *A. kuenzelii* differs from the nests built by other Attini (except *Atta*) in its laying and characteristic chamber distribution and its very large nest size.

INTRODUCCION

En un trabajo publicado en 1957, Laza y Haedo Rossi describieron los primeros restos de formicidos fósiles para la América del Sur. Atribuyeron éstos a la Subfamilia Ponerinae, sobre la base de un hallazgo realizado por A. Piatnitzky en un afloramiento donde J. R. Mazú descubriera la flora de Pichiñán en la provincia de Río Negro. Laza (1979) asigna a la flora mencionada una Edad Paleoceno superior-cenozoico inferior.

En el presente trabajo se dan a conocer los signos de actividad ("Lebensspu-

ren") de hormigas pertenecientes a la Familia Myrmicidae, adoptándose la sistemática empleada para este grupo por F. Bernard in Grassé, 1951. Se trata de cámaras de cultivo y fragmentos de conductos de hormigueros asignables al género *Atta* Fabricius, 1804.

GEOLOGIA

El material estudiado, aportado por el geólogo Jorge San Cristóbal, proviene de la parte media de las barrancas que bordean Salinas Grandes de Hidalgo, Departamento Atreucó, provincia de La Pampa, unos 1000 metros al oeste de las instalaciones de explotación industrial.

Pascual (1961) creó el nombre de

¹División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata. Miembro de la Carrera del Técnico, CONICET.

Formación Epecuén para denominar sedimentos que afloran en lagunas y arroyos situados al SO de las nacientes del arroyo Vallimanca, en la provincia de Buenos Aires. Dicha denominación también involucra los sedimentos que forman las barrancas de Salinas Grandes de Hidalgo, en La Pampa.

La descripción litológica de dicha Formación (Pascual y Bocchino, 1963), si bien generalizada, reconoce algunas características regionales. Entre ellas se mencionan niveles arcillosos con estructuras (*op. cit.*: 99) que inducen a pensar en niveles de paleosuelos. Tal caracterización se efectuó al describir un nuevo marsupial fósil proveniente del mismo yacimiento que aportó los materiales que motivan el presente trabajo.

Teruggi *et al.* (1957), y González Bonorino (1965) realizaron estudios mineralógicos de distintas áreas de la región pampásica. Basándose en estos criterios litoestratigráficos, Fidalgo *et al.* (1975) denominan a todo este conjunto sedimentario (que transgrede los límites políticos de la provincia de Buenos Aires) como "sedimentos pampeanos" y agregan: "Desde el punto de vista geológico resulta por ahora imposible diferenciar no sólo las unidades mencionadas sino todas aquellas que van desde la Formación Arroyo Chasicó hasta la Formación Buenos Aires" (*op. cit.*: 107).

Esta es una de las razones que motivaron la propuesta de Pascual *et al.* (1965) al crear el esquema bioestratigráfico de Edades Mamífero para el Cenozoico de la Argentina. El agregado de los fósiles de vertebrados de esta Formación es asignado a la Edad Huayqueriense.

Posteriormente, Marshall *et al.* (1977) y Marshall y Pascual (1979) refieren dicha Edad al Mioceno tardío, tomando en consideración el esquema propuesto por Berggren y van Couvering (1974, fig. 1).

El hallazgo de restos de hormigueros

fósiles en la parte media de las barrancas del yacimiento de Salinas Grandes de Hidalgo, así como la descripción litológica efectuada por Pascual y Bocchino (1963: 99) "... y otras con fracciones de arcillas dominantes, presentándose en caso con un cuarteamiento vertical, sugieren la existencia de paleosuelos en la Formación Epecuén aflorante en este sitio. Los hormigueros terrestres son elementos pedobiológicos —es decir, estructuras que forman parte del mismo suelo— y la posibilidad de que sean erosionados y transportados, sin ser destruidos, es prácticamente imposible. Asimismo, la descripción litológica puede compararse con la de un horizonte "B" de suelo.

Los numerosos hallazgos de restos de vertebrados en todo el espesor de los afloramientos se hicieron sin tener en cuenta la posibilidad de la existencia de más de un nivel estratigráfico. El análisis de los fósiles (Pascual y Bocchino, 1963; Zetti, 1972) coincidió en su totalidad a la misma Edad. Por lo tanto, en este sitio, el paleosuelo sería intraformacional. Trabajos más detallados de colección de fósiles, quizá permitan elaborar un esquema bioestratigráfico más preciso. Tal ocurrió con la Formación Chasicó (Fidalgo *et al.*, 1979).

El estudio de los paleosuelos del Cenozoico en Argentina comienza a manifestarse activamente a principios de la década de los años 70: Teruggi, 1971; Andreis, 1972; Andreis *et al.*, 1975; Fidalgo *et al.*, 1973; Teruggi, *et al.*, 1973; Spalletti y Mazzoni, 1977, 1979). De esta manera progresó notoriamente este tipo de estudios en referencia al Terciario y Cuaternario argentinos. No lo fue así el estudio paleobiopedológico de los mismos (signos de actividad de insectos, vertebrados y vegetales). Al referirnos a los signos de actividad de insectos (nidos, madrigueras, huellas, etc.) debemos mencionar como excepcionales los trabajos de Frenguelli

1938 a y b, 1939) en los que las correlaciones biológicas se refieren exclusivamente a la ubicación sistemática de los hallazgos con alguna anotación biológica. Al tratar los aspectos geológicos relacionados, en ningún caso se hizo alusión a posibles formas pedológicas. Las áreas de sedimentación durante la Edad Huayqueriense se agregan a las ya desarrolladas durante la Chasiquense. Pascual y Odreman Rivas (1973), mencionan una larga lista de formaciones atribuidas a esta Edad.

El registro de fósiles de vertebrados de la Edad Huayqueriense se extiende desde el oeste de la República del Uruguay y Mesopotamia argentina, hasta la región de las Huayquerías al este de la provincia de Mendoza y desde el sur de la provincia de La Pampa hasta la República de Bolivia, localizándose salteadamente en Córdoba, San Juan, Canelones, Tucumán, es decir todos al norte de Patagonia. Tal extensión areal de los 5 millones de años aproximados, atribuidos al desarrollo de la Edad, conducen a interpretar la totalidad de acontecimientos geológico biológicos como un efectivo conjunto de hechos históricamente relacionados.

Es probable que la sucesión sedimentaria que abarca las Edades Chasiquense-Huayqueriense se depositó en momentos de relativa calma diastrófica. Este ciclo se vería afectado, por lo menos en el área noroccidental de nuestro país desde los comienzos del Plioceno, durante la Edad Montehermosense. La deposición de sedimentos de formaciones como el Corral Quemado y Tunuyán, en discordancia sobre unidades terciarias anteriormente plegadas, (de Edad Chasiquense-Huayqueriense), así lo sugiere.

Pascual y Odreman Rivas (1973: 309) sostienen: "Si consideramos la continuidad areal de los sedimentos que nosotros asignamos al Plioceno —frecuentemente asignadas por otros autores al Mioceno— los límites de esta área resultan prácti-

camente irreconocibles. Como lo expresáramos ya, la depositación de los sedimentos de esa antigüedad no estuvieron gobernados por los lineamientos geotectónicos precedentes de manera que transgreden las cuencas sedimentarias reconocidas en nuestro territorio e inclusive las áreas aquí reconocidas". Estos autores utilizaban en el momento de esa publicación, la escala cronológica que asignaba al Plioceno una mayor extensión temporal.

Al exhaustivo análisis de la numerosa documentación geológica consultada por Pascual y Odreman (1973) deben agregarse posteriores observaciones (parciales o de síntesis). Diversos autores (en Turner, 1971), como así también Ramos y Ramos (1978), Pascual y Bondesio (1981), al tratar la parte correspondiente a este momento geológico suministran una serie de observaciones coincidentes que pueden resumirse así:

1. — Durante el II y III movimiento de la orogénesis andina se produjo la depositación de los sedimentos de edad Huayqueriense. Las distintas formaciones asignadas a ella comienzan con paquetes conglomerádicos, tornándose arenosas, limolíticas y arcílicas. La selección sedimentaria se expresa también en forma descendente hacia el Este, al alejarse de los centros de aporte situados al oeste y sudoeste.
2. — La casi totalidad del área antes mencionada fue una región llana o de muy escaso relieve, donde apenas intervenirían en la fisonomía del paisaje algunos elementos elevados. Estos fueron, en algún caso la forma embrionaria de las actuales Sierras Pampeanas y Subandinas.
3. — La Cordillera de los Andes, con alturas inferiores a las actuales permitía que los vientos (dominantes?) provenientes del Océano Pacífico transportaran los sedimentos más finos hacia el este (Teruggi *et al.*, 1957).
4. — La red de drenaje adquiriría tendencia preponderantemente atlántica, formada por corrientes de llanura. Dichas corrientes contribuían al transporte de sedimentos finos, extendiendo las llanu-

ras aluviales hacia el este. Tales elementos (arenas y limos) conforman la casi totalidad de las sedimentitas aflorantes en la región Pampásica pertenecientes a esta edad.

SISTEMATICA

Los signos de actividad biológica descriptos ("lebensspuren") fueron posibles de identificar gracias a la buena conservación de los mismos. Así se asignan como pertenecientes a hormigueros del género *Atta* (Attini, Myrmicidae). Dicho género, actualmente compuesto por algo menos de 25 especies (Borgmeier, 1959), desarrollan un patrón de nidificación semejante. Las diferencias estructurales de sus hormigueros son menores y sólo pueden clasificarse (al menos por el momento) previa identificación taxonómica de los individuos que las habitan.

En el caso del hallazgo que se describe, no fue posible hallar restos de sus antiguos constructores, pese al exhaustivo análisis de los sedimentos que rodean y rellenan estas estructuras biogénicas sedimentarias o cuerpo fósil.

Las discusiones sobre clasificación y nomenclatura de trazas fósiles se concentran sobre dos puntos principales: 1) clasificación morfológica; 2) distinción entre clasificación de objetos y los procesos que producen éstos. En realidad creemos que la clasificación debe basarse en la interpretación morfológica de los caracteres distintivos de los objetos clasificados; interpretación que nos conduce a verificar aspectos ecológicos y/o de preservación.

Los criterios utilizados en la clasificación de trazas fósiles (vegetales y animales) y aquellos de los códigos internacionales de Nomenclatura Zoológica y Botánica poseen puntos en común, así como otros contradictorios. A raíz de esto, durante el XXV Congreso Geológico Internacional celebrado en Sidney,

Australia (1976) fue propuesto un "Código internacional de Nomenclatura de rastros fósiles" (Basan, 1979). De acuerdo con éste se propone la siguiente asignación parataxonómica de los icnofósiles que se describen:

ATTAICHNUS icnogen. nov.

ICNOESPECIE TIPO: *Attaichnus kuenzeli* icnoesp. nov.

DIAGNOSIS: Estructura en forma de túmulo de unos 7 m de diámetro por 3 m de altura, formada por innumerable cámaras globulares con formas y medidas comparables a aquellas de los hormigueros de las especies actuales del género *Atta*. Las cámaras u hogueras se intercomunican entre sí y el exterior a través de dos sistemas de conductos, mayores y menores. Los mayores acceden a las cámaras, generalmente desde su parte inferior y forman en el interior de la cámara un reborde plegado.

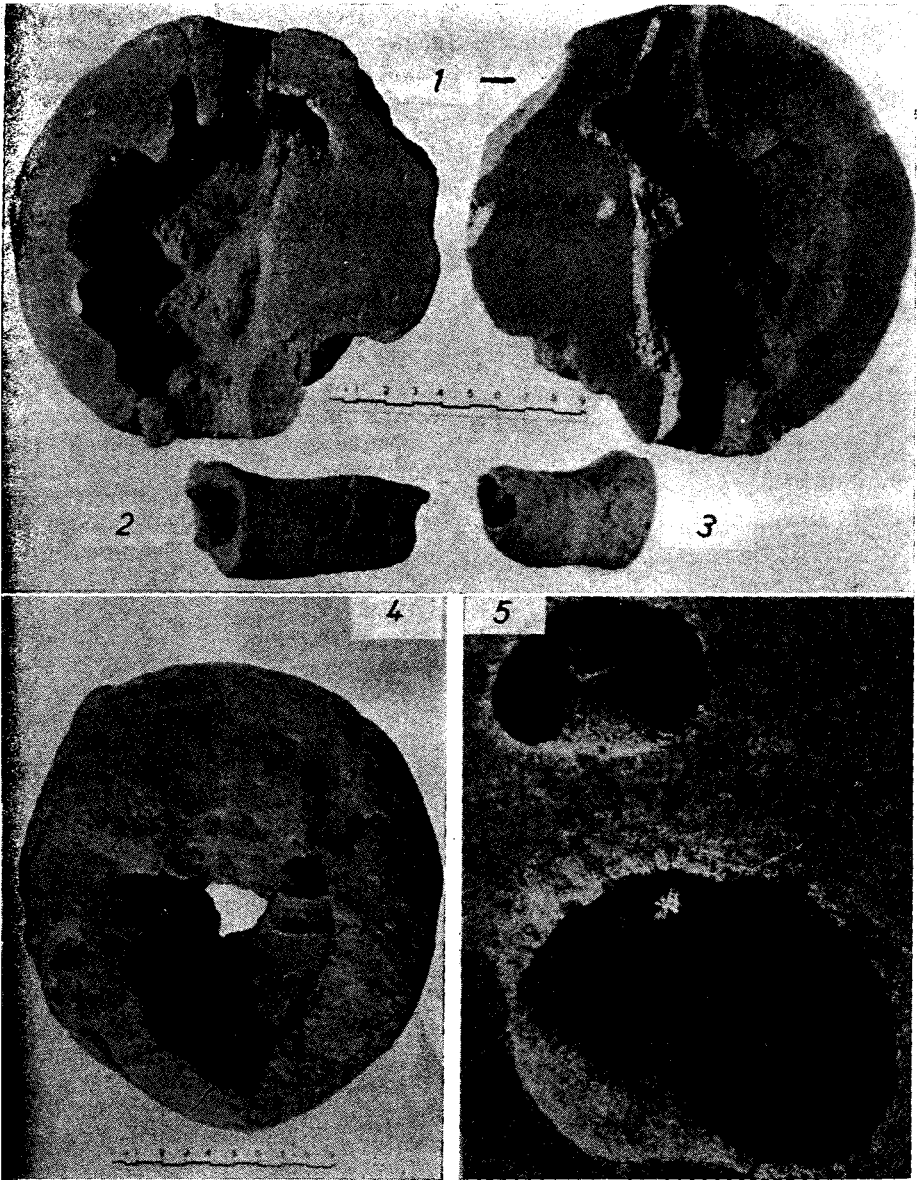
Los conductos o galerías de intercomunicación mayores, con diámetros subovales que miden entre 15 y 30 mm. Los conductos menores, intercomunican cámaras y conductos mayores con diámetros cuyas medidas oscilan entre 5 y 10 mm. Las medidas de los conductos mayores y menores se mantienen constantes.

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA: Salinas Grandes de Hidalgo, Departamento Atréu, provincia de La Pampa.

PROCEDENCIA ESTRATIGRÁFICA: Formación Epecuén, Edad Huyqueriense (Mioceno tardío).

Attaichnus kuenzeli icnoespecies nov.

ETIMOLOGÍA: La denominación específica asignada en honor a la familia Kuenzeli de la localidad de Eldorado, provincia



1.— *Attaichnus kuenzeli*. *Ignogén. et icnosp. nov.* Holotipo MLP 15 375. 1. Cámara de cultivo seccionada. 2-3. Fragmentos de conductos. 4. Vista superior de cámara de cultivo. Nótese sobre el costado derecho de la misma, la estructura de acceso interior. 5. Corte de dos cámaras de hormiguero actual de *Trachymyrmex pruinosus* Emery, con acceso interior muy parecido a la del fósil de la figura anterior. Tamaño $\times 3/4$ del natural (tomado de Bruch, 1917, fig. 7).

cia de Misiones, por la generosa ayuda ofrecida en observaciones de campo sobre formicidos actuales. Para esta denominación se adopta la reglamentación anteriormente citada (Basan, 1979).

HOLOTIPO: Dos cámaras de cultivo y dos fragmentos de conductos de un mismo hormiguero. División Paleozoología Invertebrados, Museo de La Plata. — MLP n° 15 375/1 a 4. (Lám. I, figs. 1-4).

PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA: La misma del icnogénero.

DIAGNOSIS: La misma del icnogénero.

DESCRIPCIÓN: Las cámaras, una de las cuales fue seccionada en su parte media (Lám. I, fig. 1), son globulares con las superficies internas y externas algo irregulares. Los diámetros mayores de ambas varían de 140 a 170 mm. Las paredes, cuyo espesor es marcadamente irregular (entre 15 y 50 mm), determinan una cavidad globular de considerable amplitud.

Los conductos que intercomunican las cámaras pueden clasificarse por su tamaño y posición en dos tipos: 1) conductores mayores; acceden a las cámaras u hongueras por su parte inferior y en los casos en que hubiere otro conducto, se lo ubica normalmente opuesto al primero. El diámetro de éstos varía entre 15 y 27 mm; 2) conductos menores; ubicados saltuariamente, unen distintos puntos de las cámaras con los conductos mayores. El diámetro de éstos varía entre 5-9 mm. El acceso de los conductos menores a las cámaras no fue observado en su totalidad, pues éstos se presentan deteriorados y enmascarados por la fuerte impregnación y acreción de "tosca".

Los fragmentos de conductos o galerías tienen una sección transversal sub-oval que oscila entre 17-20 mm de diámetro. El espesor de las paredes, irregular, alcanza en algunas secciones va-

lores de 12 mm aún cuando ambos trozos muestran signos de erosión. El trozo mayor, recto, mide 85 mm de largo; el menor, con una pequeña curvatura en uno de sus extremos, mide 65 mm de largo. Al igual que las cámaras presentan una gran impregnación de carbonato de calcio (Lám. I, figs. 2-3).

Una de las cámaras presenta en uno de sus orificios de entrada una cavidad tubular o torrecilla con bordes algo replegados en forma de labio (Lám. I, fig. 4). A excepción de las medidas —mayores en el ejemplar fósil— la descripción coincide totalmente con la efectuada por Gallardo (1916) y Bruch (1917, fig. 7) al describir el nido de *Trachymyrmex pruinosus* Emery, perteneciente a la tribu Attini. Es posible que este carácter sea común a los integrantes más evolucionados de la tribu en la construcción de los nidos (Lám. I, fig. 5).

DISCUSION

El examen de los materiales fósiles y su comparación con descripciones (u. gr. Gallardo, 1916; Bruch, 1917; Daguerre, 1945 y Bonetto, 1959), fotos y esquemas (ver también Forel, 1923 y Bernardin Grassé, 1951), permiten ubicar los restos como pertenecientes a nidos de hormigas del género *Atta* (ver esquema comparativo de distintos nidos pertenecientes a los dos géneros más evolucionados de la tribu Attini, lám. II).

Durante un viaje de campaña efectuado en febrero de 1981 con el geólogo Jorge San Cristóbal al yacimiento mencionado, se comprobó que en este sector de barrancas la secuencia estratigráfica presenta dos niveles. El hormiguero se encuentra ocupando la parte superior del nivel inferior. Sobrepuesto a los restos que mencionamos se observa un nivel superior de unos 3 m de espesor. Los dos niveles mencionados brindaron una

abundante cantidad de restos de vertebrados que en todos los casos fueron atribuidos a la edad Hayqueriense.

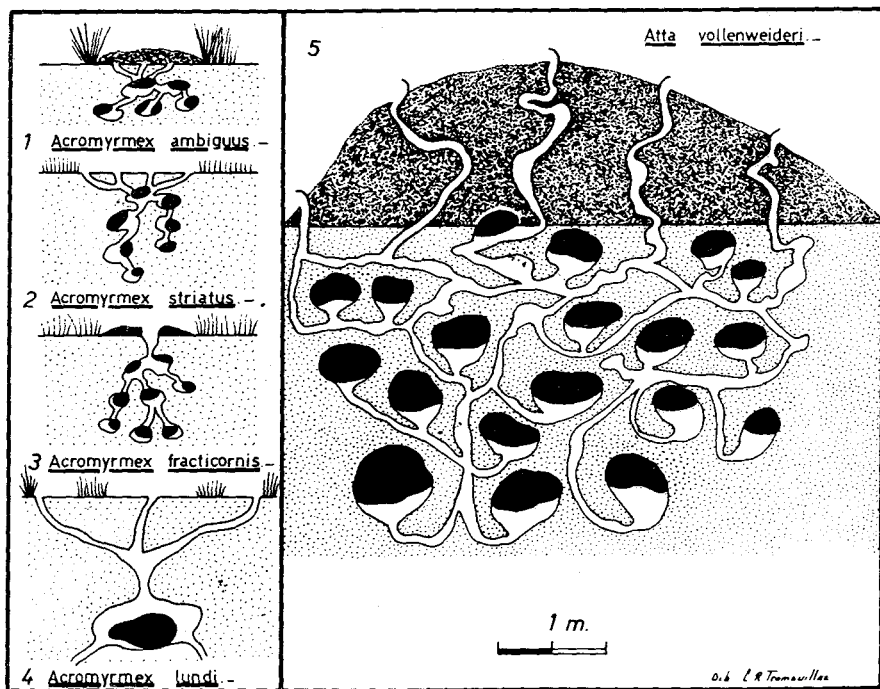
El autor pudo observar "in situ" los restos de hormiguero del que provienen los materiales estudiados. Aquellos ocupan un área de unos 7 por 4 m y un espesor de unos 2,8 m (Lám. III, fig. 1).

El túmulo, descubierto en parte, deja ver una numerosa cantidad de cámaras y conductos en su posición original (Lám. III, figs 3-4).

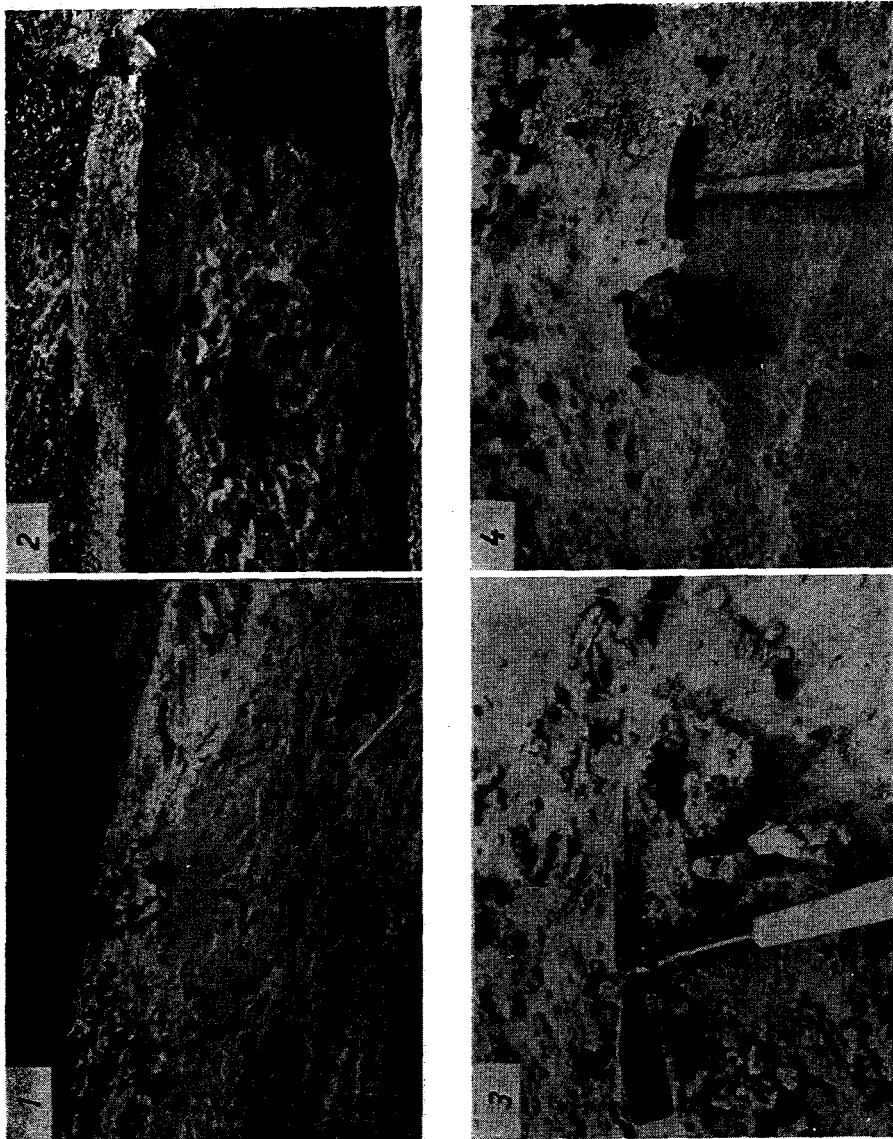
Dichos restos se encuentran en su totalidad reemplazados y con fuerte acreción de "tosca", caso también frecuente en los restos de vertebrados fósiles. En el caso de los conductos menores llega a obliterar éstos, manteniéndose la for-

ma externa sub-tubular. Se observan así las intercomunicaciones y conexiones entre sí, su acceso a conductos mayores y de éstos a las cámaras de cultivo. Todos estos detalles quedan al descubierto merced a la erosión. Conductos mayores y cámaras sólo están rellenos por sedimentos limo-arenosos algo compactados, los mismos que conforman el nivel portador.

La posibilidad de comparar fragmentos de estructuras tan complejas como puede ser un hormiguero fósil, con una antigüedad entre 6-9 millones de años, determina que la clasificación a nivel genérico resulte en este caso relativamente clara, ya que involucra una cantidad apreciable de detalles.



Lám. II.—Esquemas de nidos pertenecientes a dos géneros de Attini. 1 a 4, distintas estructuras del género *Acromyrmex*. 5, corte esquemático del hormiguero de una especie de *Atta*. Obsérvese en éste el acceso infero a las cámaras de cultivo y compárese con la figura 4 de lámina III. En negro, posición de la masa de hongos cultivados. Todos los esquemas a una misma escala. Tomado de Daguerre, 1945 y Bonetto 1959, modificados.



Lám. III. — 1. Túmulo del hormiguero que proveyó los materiales descritos. Nótese los tubos y cámaras al descubierto por la erosión. El mango del pico mide 0,50 m. 2. Corte de un nido de *Atta vollesweideri* mostrando cámaras y conductos (tomado de Bruch, 1917). 3. Cámara de cultivo y distintos fragmentos de conductos "in situ" descubiertos por la erosión. La herramienta mide 0,40 m. 4. Cámara de cultivo mostrando el conducto de acceso infero. El martillo mide 0,40 m aproximadamente.

Las observaciones de campo efectuadas corroboran la asignación de la estructura fósil a un hormiguero del género *Atta*, cuyas especies construyen los más complejos y de mayores dimensiones de la tribu.

El género *Atta*, comprende a los más grandes representantes de la tribu Attini. Bruch (1917), Daguerre (1945) y Bonetto (1959) describen nidos de especies argentinas asignadas a dicho género. Mencionaremos, a modo de ejemplo, la descripción del de la especie de *A. vollenweideri* Forel, 1893. El hormiguero presenta exteriormente la forma de un tronco de cono o semi-esférico, con la parte superior casi siempre achatada. El tamaño, variable, es de 3 a 5 m de diámetro por 40 a 80 cm de altura; se han mencionado ejemplares con dimensiones que duplican tales magnitudes. Las bocas de entrada, numerosas, alcanzan el número de 50 y tienen 20 a 30 mm de diámetro. El nido se compone de millares de cavidades sub-esféricas, a veces alargadas, dispuestas irregularmente y comunicadas por numerosos conductos y galerías. Las cámaras de cultivo se encuentran, a veces, separadas por un delgado tabique y en otros casos más distantes. Entre ellas se encuentran otras cavidades o galerías semi-abovedadas, que conducen a los canales de entrada. Las galerías anexas a las grandes cámaras son más pequeñas, laberínticas. Las cámaras de cultivo miden unos 10 cm de diámetro, habiendo también de mayores dimensiones. Sus paredes, lisas, cubiertas de una pátina pardo oscura debida posiblemente a la exudación de las hongueras o a excreciones de las hormigas. La profundidad del hormiguero llega a los 2 m (Lám. III, fig. 2).

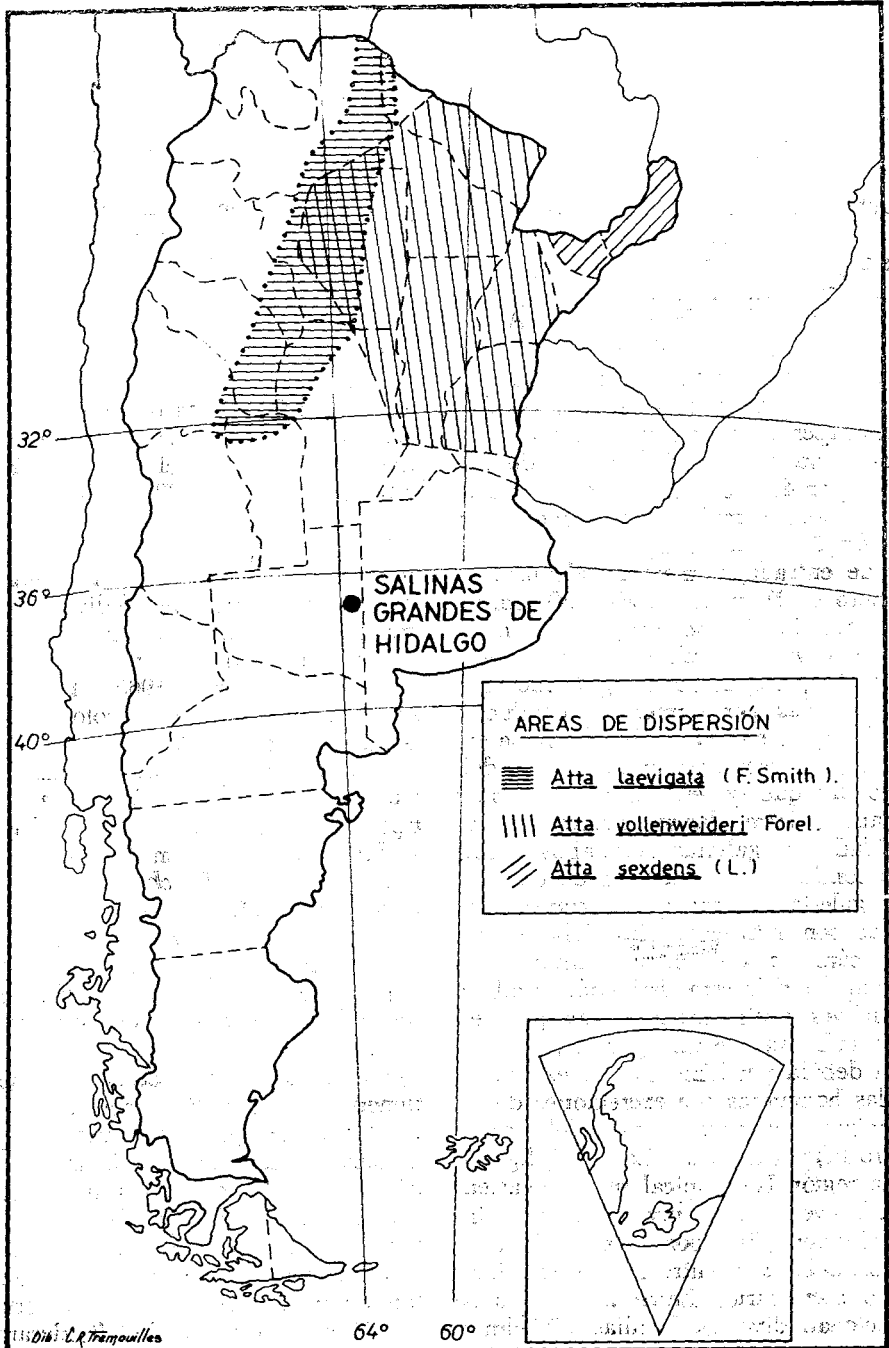
La región Neotropical sirvió de asiento a la evolución de diversos taxa de invertebrados (Rapoport, 1968). Para algunos, debió ser centro de origen primario o secundario. Entre las arañas se mencionan diversas familias (Pikelin y

Schiapelli, 1963). También la región pudo ser centro de dispersión de las termitas, encontrándose aquí la mayor diversidad y los géneros más primitivos (Weesner, 1960). A su vez, las abejas Meliponinae (Kerr y Maule, 1964) habrían tenido su centro de origen en dicha región, con un mayor número de formas, conviviendo las más primitivas y las más evolucionadas.

Otro grupo de aborlengo sudamericano, es el de las hormigas Attini, cultivadoras de hongos, que penetraron posteriormente en América del Norte. La distribución de la tribu se extiende desde los 44° de latitud sur hasta los 40° de latitud norte sobre la costa este de Norteamérica (Carolina del Norte, *in* Forel, 1923, I: 7), y los 37° en la costa Pacífica.

La tribu Attini se compone de varios géneros de los cuales se han distinguido numerosas especies. Se subdivide en dos grupos: Paleoattini: 3 géneros con 48 especies y Neoattini: 8 géneros con 114 especies, (Kusnezov, 1963). Las Paleoattini, mesófilas y con colonias poco populosas, habitan siempre zonas subtropicales. Las Neoattini forman colonias populosas y se adaptan a varios tipos de ambientes, desde mesófilos a áridos. Los géneros más evolucionados de este grupo, *Trachymyrmex* Forel, *Acromyrmex* Mayr, y *Atta*, se consideran etapas consecutivas de un mismo linaje (Kusnezov *op. cit.*: 63).

Según Forel, las Attini difieren de todos los otros grupos de hormigas de América y otros continentes. Sólo una forma de Sumatra y otras de América tienen cierto parecido morfológico con las Attini más primitivas, pero ninguna de ellas cultiva hongos. Solamente los géneros de Neoattini cortan hojas de vegetales para nutrir sus hongos; los géneros de Paleoattini con instintos de cultivadoras menos desarrollados, se alimentan de mandioca, excrementos, orugas, etc. Este autor (1923: I: 7-8) desarrolla



Lám. IV. — Mapa de distribución de las tres especies de *Atta* que habitan Argentina. Señálase en el mismo la zona del hallazgo de fósiles.

la hipótesis de que el instinto cultivador de hongos nació en la América tropical, a partir de especies primitivas que se alimentaban de madera podrida y hongos. El hábito fue desarrollado y perfeccionado a través del tiempo, favorecido por el aislamiento continental.

La distribución del género *Atta* es: sur de la subregión Sonorense, aproximadamente 30° de latitud norte hasta los 32° latitud sur.

Al sur del Ecuador, estas hormigas se encuentran solamente en la vertiente oriental de los Andes hasta los 1 000 m de altura. El valle del Amazonas prácticamente divide en dos la distribución del grupo.

Fowler (1979) menciona que en uno de los últimos trabajos de revisión del género, Borgmeier (1959) le asigna algo menos de 25 especies. Las áreas con mayor diversidad de especies se manifiestan en los bordes de las zonas selváticas. Una idea aproximada de la distribución en relación a la vegetación está representada en el mapa fitogeográfico confeccionado por Cabrera y Willink (1973). Como zona de mayor población específica deberá tomarse el Dominio de los Campos Cerrados; el registro se empobrece enormemente hacia el este (Caatinga). Hacia el oeste y sur, en el Dominio Chaqueño presenta un empobrecimiento gradual llegando en Argentina a estar solamente representada por dos especies y otra que penetra en la provincia de Misiones desde Brasil (Lám. IV).

Al norte del valle del Amazonas, la distribución se presenta a través de ecotons transicionales no inundables entre montes y pastizales de Ecuador, Colombia, Venezuela y Guayanas. A través de Centroamérica se encuentran instaladas sobre las dos vertientes andinas y penetran en el sur de EE.UU., llegando al estado de Texas.

Las investigaciones sobre las Attini argentinas realizadas por Bruch (1921),

fueron complementadas con el estudio e identificación de cada hongo relacionado con cada especie por C. Spegazzini. Estas observaciones coinciden con aquellas de laboratorio, realizadas por Möller (1893), en base a las cuales Forel (1923, V: 79) concluye que por lo menos las Attini superiores (entre las que se encuentra el género *Atta*) serían incapaces de vivir sin sus cultivos de hongos y a su vez éstos no podrían existir si no fuesen cultivados.

La estrecha relación trófica entre las *Atta* y la vegetación es evidente. Son numerosas las observaciones etológicas efectuadas sobre las distintas etapas de la estrategia alimenticia desarrollada por estas hormigas (selección del alimento, corte, transporte, cultivo, territorialidad, división del trabajo, etc.). Debemos agregar a los autores antes mencionados: Fowler (1977); Fowler y Robinson (1979 a y b); Fowler y Stiles (1980); Huxley (1949); Quinlan y Cherret (1979); Weber (1972), quienes se ocuparon de estos aspectos.

De acuerdo a los datos obtenidos, podemos enumerar lo siguiente:

- Las hormigas Attini son importantes herbívoros neotropicales e importantes reguladores de los ecosistemas vegetales.
- Cada especie cultiva un solo tipo de hongos pero utiliza una gama variada de materiales vegetales como sustrato para los mismos. El consumo de vegetales se orienta hacia dicotiledóneas y pastizales. Prefieren consumir las formas vegetales indígenas. El forrajeo varía en intensidad durante las distintas estaciones; es mayor en verano (nocturno) y decrece notablemente en invierno, coincidiendo con el desarrollo de las formas caducifolias.
- La recolección se efectúa a modo de parches, dentro del dominio de la colonia. De esta manera la relación trófica se mantiene en equilibrio. En esta tarea las obreras se dividen en tres grupos: a) podadoras, sobre los vegetales; b) desmenuzadoras y acarreadoras, hasta las sendas; c) transportadoras, hasta el nido.
- Construyen sendas muy claras para el transporte de alimentos. En zonas donde

abundan las colonias los caminos a partir del nido se desarrollan en forma radial, evitando superposiciones. En colonias solitarias los caminos pueden ser lineales. Las sendas suelen alcanzar distancias de 60 y más metros.

- La construcción del túmulo y basurero superficial permite posteriormente la instalación sobre el mismo de malezas. El aumento de éstas transforma el paisaje de pastizales y obliga a la retracción de las colonias hacia áreas más libres.
- La región donde se originó este grupo, así como su particular forma de vida deberá buscarse en América del Sur. Para la explicación del fenómeno se formularon dos propuestas: a) Weber (1972, *in* Halffer, 1976: 56) sostiene que el origen de las Attini debería ubicarse en el norte de América del Sur, en tierras bajas, tropicales y húmedas; b) según Kusnezov (1960, 1963), la Región Neotropical es un centro de evolución poderoso y el área mesófila brasileña el más activo. Este centro, antiguo y activo, habría irradiado hacia ambientes menos favorables algunos de los representantes más antiguos (por ejemplo, las Attini). Según este autor, dentro de la fauna mirmecológica sudamericana, las Attini (Neoattini) pueden ubicarse como un grupo xerófilo proveniente de elementos ancestrales mesófilos.

El aporte paleontológico permite aseverar que el género *Atta* ya se encontraba presente en la Región Neotropical durante el Mioceno tardío.

Sabemos por innúmeras evidencias paleontológicas que durante el Cenozoico, los patrones de temperatura, a nivel mundial, sufrieron un gradual descenso, con ciertas oscilaciones. En América del Sur las fajas climáticas se fueron retrayendo latitudinalmente de sur a norte, en parte como consecuencia de las distintas fases del diastrofismo andino. La retracción provocó migraciones de elementos faunísticos y vegetales. Es posible que el suelo formado en La Pampa a fines del Mioceno —que conserva “Lebensspuren” del género *Atta*— se haya desarrollado bajo condiciones subtropicales.

El análisis de los distintos taxa de vertebrados fósiles que integran la fauna

Hauyqueriense permite inferir condiciones paleoecológicas. Algunos elementos de esta fauna son determinantes. Bondesio (1978), al hacer una evaluación general de las potencialidades ecológicas de los vertebrados de dos yacimientos de esta edad, de La Pampa y Córdoba, infiere que los elementos representados “...vivieron en regiones llanas con abundantes pastizales y cuerpos de agua próximos a regiones arboladas y/o arbustivas o en regiones llanas, con pastizales y cuerpos de agua con “islas de vegetación arbustiva o boscosa”. También la presencia de los edentados Euphractini es definitoria para considerar que las condiciones mesológicas de la región durante la edad Huayqueriense fueron intertropicales (Scillato Yané, 1975; Baez y Scillato Yané, 1979).

Tonni (1980) al hacer una revisión de las aves fósiles de Argentina, menciona para los yacimientos de esta edad en las provincias de Buenos Aires y La Pampa: *Onactornis*, el mayor forracoide graviportal carroñero (Tonni, 1977) y también al enorme predator, el teratornio *Argentavis* (Campbell y Tonni, 1980). Los restos hallados en yacimientos de la provincia de Catamarca corresponden a forracoideos y psiloptéridos, cursoriales y predadores todos ellos, a los que habría que agregar a los segundos la capacidad de efectuar vuelos cortos (Tonni, 1977). Todas las fomas mencionadas necesitaban de espacios más o menos abiertos, tales como se dan en la actualidad en las sabanas.

El examen de los elementos faunísticos y sus posibles relaciones ecológicas conducen a afirmar que durante este momento las diferencias mesológicas en todo el área eran uniformes, constituyendo una sola región zoogeográfica de cariz chaqueño. Concluiríamos con Ringuélet (1979) que el Dominio Central o Subandino no se extendía como hoy y que tal vez no existía.

Basándonos en los posibles componen-

tes fisiográficos en los cuales se desarrolló una fauna bastante bien conocida, así como una flora en gran parte inferida, intentamos una aproximación paleoclimática. Basándonos en Papadakis (1980) hacemos referencia a la caracterización de los grupos de climas que actualmente existen en las regiones habitadas por el género *Atta*.

I. — *Climas pampeanos*. a) *Pampeano subtropical*, con excedente estacional de lluvia (25 %), absorbido por la evapotranspiración. Este equilibrio lo sitúa entre clima húmedo a desértico. Las amplitudes térmicas anuales son bajas. La vegetación es de estepa con invasión de especies leñoso-espinosas.

II. — *Climas subtropicales*. Las subdivisiones de estos climas abarcan los semi-tropicales, semi-estépicos hasta el subtropical continental con meses de sequía y lluvias periódicas (en general primaverales). La vegetación varía desde sabana tupida, bajo condiciones húmedas a monte abierto espinoso en condiciones secas. Las sabanas desarrollan una rica flora de gramíneas.

III. — *Climas tropicales*. Las subdivisiones que mencionamos corresponden a sabanas continentales con climas tropicales semiáridos e inviernos frescos. El régimen de lluvias es monzónico con tres meses de sequía. Las lluvias permiten un excedente superior al de los climas pampeanos (44 %), aún cuando en otros lugares es menor. Los árboles (caducifolios) están dispersos y las gramíneas crecen entre ellos durante la época húmeda. Ecosistemas con árboles bajos, espinosos y gramíneas en períodos húmedos. Cactáceas o plantas de hojas carnosas en regiones más secas.

Sólo se hallaron elementos florísticos fósiles de edad Huayqueriense en la región del valle de Santamaría (provincias de Catamarca y Tucumán). Se mencionaron: restos de madera petrificada atribuida al género *Acacioxylon* (Méndez, 1962). Dicho autor señaló también la presencia de otros numerosos restos de dicotiledóneas. Fowler y Ro-

binson (1979 a), al estudiar cinco especies del género *Atta* que habitan al sur de la cuenca amazónica, aclaran que por lo menos tres de ellas usan en su estrategia alimenticia hojas de dicotiledóneas.

Freguelli (1936: 435), para el mismo perfil de donde provienen los troncos anteriormente citados, menciona el hallazgo, en niveles inferiores de "... gran cantidad de impresiones de tallos y hojas de *Potamogeton*...". Debido a la gran plasticidad y distribución de este sólo puede decirse de él que se lo encuentra habitando cuerpos de agua, lóticos y lénticos; perennes o estacionales.

CONCLUSIONES

1. — En la zona donde se encuentran las Salinas Grandes de Hidalgo, provincia de La Pampa, durante el Mioceno superior, Edad Mamífero Huayqueriense, vivieron hormigas del género *Atta*. El paleosuelo que contiene rastros de actividad de estos himenópteros está íntimamente asociado a una tafofauna de vertebrados típicos de la edad mencionada.
2. — El hallazgo constituye el único registro fósil conocido de actividad de hormigas del género mencionado, así como de otras Myrmicinae para América.
3. — Las especies más australes del género *Atta* representadas en la actualidad, viven unos 6° de latitud al norte del yacimiento.
4. — El análisis paleoecológico de las tafofaunas de vertebrados de los distintos yacimientos permite inferir condiciones ambientales subtropicales. Toda el área donde aparecen los distintos yacimientos constituiría una sola región zoogeográfica y florística de cariz chaqueño.

5. — La reconstrucción paleoclimática basada en elementos antes mencionados, lleva a postular: 1) Clima semi-estépico a subtropical continental con amplitudes térmicas anuales relativamente bajas. Estación seca y lluvias periódicas. Bajo estas condiciones se desarrollaría un paisaje de tipo sabana en condiciones húmedas, a monte abierto espinoso en condiciones de aridez, con gran desarrollo de gramíneas. En zonas donde actualmente se desarrollan esas características, viven los representantes del género *Atta*.

AGRADECIMIENTOS

El autor expresa su agradecimiento a las siguientes personas: Geól. Jorge San Cristóbal, Lic. Alberto Cione, Dr. Eduardo Tonni, Dr. Juan Quiroga, Dra. Nora Sabattini, Dr. Miguel Manceñido, por la lectura crítica y valiosas sugerencias efectuadas.

Los señores Carlos Tremouilles, padre e hijo, dibujantes y señores Luis Ferreyra y Héctor Laza, fotógrafos, facilitaron la ilustración del trabajo, a ellos el reconocimiento del autor.

BIBLIOGRAFIA

Andreis, R. R., 1972. Paleosuelos en la Formación Musters (Eoceno medio), Laguna del Mate, provincia del Chubut, República Argentina. — *Rev. Asoc. Argent. Min. Petrogr. Sediment.* 3 (1-2): 91-97.

Andreis, R. R., Mazzoni, M. M. & Spalletti, L. A., 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, provincia del Chubut, República Argentina. — *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 30 (1): 85-103.

Báez, A. M. & Scillato Yané, G. J., 1979. Late Cenozoic Environmental changes in temperate Argentina. — En: William E. Duellman (Ed.): *The South American herpetofauna, its origin, evolution, and dispersal.* — *Monogr. Mus. Nat. Hist. Kansas* 7: 141-156.

Basán, P. B., 1979. Trace fossil nomenclature the developing picture. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 28: 143-167.

Berggren, W. A. & van Couverin, 1974. The late Neogene: biostratigraphy, geochronology of the last 15 million years of marine and continental sequences. — *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 16 (2): 1-216.

Bondesio, P., 1978. Nuevos restos de *Cardiatheriinae* (Rodentia, Hydrochoeridae) en territorio argentino. Inferencias paleoambientales. Nota preliminar. — *Ameghiniana* 15 (1-2): 229-234.

Bonetto, A. A., 1959. Las hormigas cortadoras de la provincia de Santa Fe. (Género *Atta* y *Acromyrmex*). — *Procc. Santa Fe Mus. Agric. Ganad. Direc. Gral. Rec. Nat.* 1-79.

Borgmeier, T., 1959. Revision der Gattung *Atta* Fabricius (Hymenoptera, Formicidae). — *Stud. Entomol.* 2: 321-390.

Bruch, C., 1917. Costumbres y nidos de hormigas. I. — *An. Soc. Cient. Argent.* 83: 302-316.

— 1921. Estudios mirmecológicos. — *Rev. Mus. La Plata* 26: 175-211.

Cabrera, A. L. & Willink, A., 1973. Biogeografía de América Latina. — *OEA. Ser. Biol. Monogr.* 3: 1-120.

Campbell, K. E. Jr. & Tonni, E., 1980. A new genus of Teratorn from the Huayqueriana of Argentina (Aves: Teratornithidae). — *Contrib. Sci. Los Angeles City Nat. Hist. Mus.* 330: 59-68.

Daguerré, J. B., 1945. Hormigas del género *Atta* Fabricius de la Argentina (Hymenoptera: Formicidae). — *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 12: 438-460.

Fidalgo, F., De Francesco, F. & Colado, U., 1973. Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Provincia de Buenos Aires). — *Actas V Congr. Geol. Argent.* 4: 27-39.

Fidalgo, F., De Francesco, F. & Pascual R., 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. — *In: Relat. V Congr. Geol. Argent.* 103-139.

Fidalgo, F., Laza, J., Porro, N. & Tonni, E., 1979. Algunas características de la Formación Arroyo Chasicó y sus relaciones geológicas. — *Actas VII Congr. Geol. Argent.* 1: 213-225.

Forel, A., 1923. *Le monde social des fourmis.* — E. Librairie Kundig, Ginebra, 5 tomos.

Fowler, H. G., 1977. Some factors influencing colony spacing and survival in the grass-cutting ant *Acromyrmex landolfi fracticornis* (Forel) (Formicidae: Attini) in

- Paraguay. — *Rev. Biol. Trop.* 25 (1): 89-99.
1979. Las hormigas cortadoras del Paraguay de los géneros *Atta* Fabricius y *Acromyrmex* Mayr: bionómico, distribución y sistemática. — *Rev. Soc. Cien. Paraguay* 2 (1): 30-66.
- Waller, H. G. & Robinson, S. W., 1979 a. Field identification and relative pest status of Paraguayan leaf-cutting ants. — *Turrialba* 29 (1): 11-16.
- 1979 b. Foraging by *Atta sexdens*: (Formicidae: Attini): seasonal patterns, caste and efficiency. — *Ecol. Entomol.* 4 (3): 239-247.
- Waller, H. G. & Stiles, E. W., 1980. Conservative resource management by Leaf-cutting ants? The role of foraging territories and trails, and environmental patchiness. — *Sociobiology* 5 (1): 25-41.
- Wengueli, J., 1936. Investigaciones geológicas en la zona salteña del valle de Santa María. — *Obra del Cincuentenario. Mus. Plata* 2: 215-572.
- 1938 a. Nidi fossili di Scarabeidi e Vespidi. — *Boll. Soc. Geol. Ital.* 57 (1): 77-96.
- 1939 b. Bolas de Escarabeidos y nidos de véspidos fósiles. — *Physis* 12: 348-352.
1939. Nidos fósiles de insectos en el Terciario del Neuquén y Río Negro. — *Not. Mus. La Plata* 4: 379-402.
- Willardo, A., 1916. Notas sistemáticas y etológicas sobre las hormigas Attinas de la República Argentina. — *An. Mus. Nac. Hist. Nat.* 28: 317-344.
- Zambrano, F., 1965. Mineralogía de las fracciones arcilla y limo del pampeano en el área de Buenos Aires y su significado estratigráfico y mineralógico. — *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 20 (1): 57-150.
- Zar, P. P., 1951. *Traité de Zoologie* — Super-Famille des Formicoidea. (Por Francis Bernard) 10 (2): 997-1119.
- Zimmerman, G., 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. — *Folia Entomol. Mex.* 35: 1-64.
- Wheeler, J., 1949. *Hormigas*. Ed. Sudamericana. Buenos Aires. 133 pp.
- Wheeler, W. & Maule, V., 1964. Geographic distribution of stingless bees and its implications (Hymenoptera: Apidae). — *New York Entomol. Soc.* 72: 2-18.
- Wheeler, N., 1960. Zoogeografía de Formicidae en Sud América. — *Actas IV Congreso Internacional de Entomología* 1: 509-512. Viena.
1963. Zoogeografía de las hormigas en Sudamérica. — *Acta Zool. Lilloana* 19: 85-186.
- Marshall, L. G. & Pascual, R., 1979. Una escala temporal radiométrica preliminar de las edades mamífero del Cenozoico Medio y Tardío sudamericano. — *Obra Centen. Mus. La Plata* 5: *Paleontol.*: 11-28.
- Marshall, L. G., Pascual, R., Curtiss, G. H. & Drake, R. E., 1977. South American Continental Geochronology — a preliminary radiometric time scale for middle to late Tertiary mammals — bearing horizons, Patagonia, Southern Argentina. — *Science* 195: 1325-1328.
- Menéndez, C. A., 1962. Leño petrificado de una leguminosa del Terciario de Tiopuncó, Provincia de Tucumán. — *Ameghiniana* 2 (7): 121-129.
- Moller, A., 1893. Die Pilzgarten einiger Sudamerikanischer Ameisen. — [Mencionado en Forel (1923) 5: 67].
- Papadakis, J., 1980. *El clima*. — Editorial Albatros. Buenos Aires: 1-377.
- Pascual, R., 1961. Un nuevo Cardiomyinae (Rodentia, Caviidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno inferior de la Provincia de Buenos Aires. — *Ameghiniana* 2 (4): 61-74.
- Pascual, R. & Bocchino, A. R., 1963. Un nuevo borhyaeninae (Marsupialia) del Plioceno Medio de Hidalgo (La Pampa). — *Ameghiniana* 3 (4): 97-107.
- Pascual, R. & Bondesio, P., 1981. Sedimentitas cenozoicas. — In: *Relat. VIII Congr. Geol. Argent.*: 117-154.
- Pascual, R. & Odreman Rivas, O., 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos, su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. — *Actas V Congr. Geol. Argent.* 4: 293-338.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. & Tonni, E., 1965. Las Edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. — *Anal. Com. Inv. Cient. Prov. Buenos Aires* 6: 165-193. La Plata.
- Pikelin, B. & Schiapelli, R., 1963. Clave para la determinación de las familias de arañas argentinas. — *Physis* 24 (67): 43-72.
- Quinlan, R. J. & Cherret, J. R., 1979. The role of fungus in the diet of the leaf-cutting ant *Atta cephalotes* (L.). — *Ecol. Entomol.* 4 (2): 151-161.
- Ramos, E. D. & Ramos, V. A., 1978. Los ciclos magmáticos de la República Argentina. — *Actas VII Congr. Geol. Argent.* 1: 771-786.
- Rapoport, E., 1968. Algunos problemas biogeog-

- gráficos del nuevo mundo con especial referencia a la región Neotropical. — En: C. Delamere Deboutville y E. Rapoport (Eds.): *Biología de l'Amérique Australe* 4: 53-110. CNRS y CNICT. Paris.
- Ringuélet, R., 1979. Dinamismo histórico de la fauna brasilica en la Argentina. — *Ameghiniana* 15 (1-2): 255-262.
- Romero, E. J., 1979. Paleocología y Paleofitología de las taflofloras del cenofítico de la Argentina y áreas vecinas. — *Ameghiniana* 15 (1-2): 209-227.
- Scillato Yané, G. J., 1975. Nuevo género de Dasypodidae (Edentata, Xenarthra) del Plioceno de Catamarca (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y zoogeográficas sobre los Euphractini. — *Actas I Congr. Argent. Paleontol. y Bioestratigr.* 2: 449-461.
- Spalletti, L. & Mazzoni, M., 1977. Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al Sudeste del lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. — *Obra Centen. Mus. La Plata* 4: *Geol.*: 261-283.
- 1979. Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhue Huapi, Provincia del Chubut. — *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 34 (4): 271-281.
- Teruggi, M. E., 1971. Criterios para el reconocimiento y estudio de los paleosuelos. — *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 26 (4): 485-490.
- Teruggi, M. E., Etchichury, M. C. & Remiro, J. R., 1957. Estudio sedimentológico de los terrenos de las barrancas de la zona Mar del Plata-Miramar. — *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. "B. Rivadavia", Inst. Nac. Invest. Cienc. Nat., Cienc. Geol.* 4 (2): 167-250.
- Teruggi, M. E., Spalletti, L. & Dalla Salda, L., 1973. Paleosuelos en la sierra de Chichica, Partido de Balcarce, Provincia de Bs. As. — *Rev. Mus. La Plata. n.s. Geol.* 8 (67): 227-256.
- Tonni, E. P., 1977. El rol ecológico de algunas aves fororracoideas. Reunión de cient. 7-XII-77. — *Ameghiniana* 14 (1-2): 316.
- 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. — *Contrib. Sci. Los Angeles Cty., Nat. Hist. Mus.* 330: 105-114.
- Turner, J. C. (Ed.), 1979. *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina*. Vol. I. Acad. Nac. Cienc. Córdoba: 1-869.
- Viana, J. M. & Haedo Rossi, J. A., 1957. Primer hallazgo en el Hemisferio sur de Formicidae extinguidos y catálogo mundial. Primera parte. — *Ameghiniana* 1 (1-2): 108-113.
- Weber, N. A., 1972. *Gardening Ants, the Americas*. — The American Philosophical Society. Philadelphia: 1-146.
- Weesner, F. M., 1960. Evolution and biology of the termites. — *Ann. Rev. Entomol.* 153-170.
- Zetti, J., 1972. Los mamíferos fósiles de El Huayqueriense. — *Tesis Fac. Cienc. Nat. Mus. Univ. Nac. La Plata*: 1-240 (inédita).

Manuscrito recibido el 13 de octubre 1981:

Manuscrito revisado recibido el 6 de marzo de 1982.