

Universidad Nacional del Nordeste



**ICNOLOGÍA DE LAS ASOCIACIONES
PLANTA-INSECTO DE PALEOFLORES DE
LAS FORMACIONES SAN JOSÉ
(MIOCENO MEDIO), CHIQUIMIL Y PALO
PINTADO (MIOCENO TARDÍO) DE LOS
VALLES CALCHAQUÍES**

Juan Manuel Robledo

Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura



ICNOLOGÍA DE LAS ASOCIACIONES
PLANTA-INSECTO DE PALEOFLORES
DE LAS FORMACIONES SAN JOSÉ
(MIOCENO MEDIO), CHIQUIMIL Y
PALO PINTADO (MIOCENO TARDÍO)
DE LOS VALLES CALCHAQUÍES

Tesis para optar al Título de Doctor de la UNNE, especialidad Biología

Lic. Juan Manuel Robledo

Directora: Dra. Luisa M. Anzótegui

Subdirectora: Dra. Laura C. Sarzetti

A los amores de mi vida Nidia y Stefano



Detrás de cada línea de llegada, hay una de partida.

Detrás de cada logro, hay otro desafío...

...Sigue aunque todos esperen que abandones.

Cuando por los años no puedas correr, trota.

Cuando no puedas trotar, camina.

Cuando no puedas caminar, usa el bastón...

¡Pero nunca te detengas!

Madre Teresa de Calcuta



INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	7
RESUMEN.....	8
ABSTRACT.....	10

CAPITULO I: MARCO GENERAL

I.I Introducción.....	12
I.II. Antecedentes del estudio de las asociaciones planta-insecto en el registro fósil.....	15
I.III. Clasificación de las trazas fósiles.....	17
I.IV. Tipos de trazas fósiles, su registro icnofosilífero e icnotaxonomía.....	20
I.IV.I. Excisiones marginales (<i>Margin feeding</i>).....	20
I.IV.II. Excisiones no marginales (<i>Hole Feeding</i>).....	23
I.IV.III. Esqueletonizaciones (<i>Skeletonizations</i>).....	24
I.IV.IV. Excisiones en ventana (<i>Surface feeding</i>).....	25
I.IV.V. Minaciones (<i>leaf mines</i>).....	26
I.IV.VI. Picaduras (<i>Piercing and sucking</i>).....	30
I.IV.VII. Oviposiciones (<i>Ovipositions</i>).....	31
I.IV.VIII. Agallas (<i>Galls</i>).....	33
I.V. Objetivos.....	35
I.V.I. Objetivos generales.....	35
I.V.II. Objetivos particulares.....	35

CAPÍTULO II: GEOLOGÍA

II.I. Descripción del área de estudio.....	36
II.II. Marco geológico.....	37
II.II.I Formación San José.....	37
II.II.Ia. Km 107.....	38
II.II.Ib. La Quenquiada.....	38
II.II.Ic. Río Salinas.....	38
II.II.II. Formación Chiquimil (Valle de Santa María).....	40

II.II.III. Formación Chiquimil (Valle de Villavil).....	41
II.II.IIIa. Río Vallecito, Miembro B, Valle de Santa María.....	42
II.II.IIIb. Corral Quemado, Miembro El Jarillal (A), valle de Villavil.....	42
II.II.IIIc. Cerro Pampa, Miembro el Áspero, valle de Villavil.....	42
II.II.IV. Aloformación Playa del Zorro.....	42
II.II.IVa. Río Totoral.....	43
II.II.V. Formación Palo Pintado.....	43
II.II.Va. Quebrada de Alfredo.....	44
II.II.Vb. Quebrada del Estanque.....	44
II.II.Vc. Peñas Blancas.....	44
II.II.Vd. Quebrada Salta (=El Caimán).....	45
II.II.Ve. Quebrada del Horno.....	45

CAPÍTULO III: MATERIALES Y METODOS

III.I. Materiales examinados.....	46
III.II. Procesamiento del material.....	46
III.III. Procesamiento del material actual.....	49
III.IV. Reseña de las localidades.....	49
III.IV.I. Reserva Horco Molle.....	49
III.IV.II. Parque Nacional Mburucuyá.....	49

CAPITULO IV: ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

IV.I. Lista de icnotaxones identificados.....	51
Excisiones.....	51
Excisiones marginales.....	51
Excisiones no marginales.....	51
Esqueletonizaciones.....	51
Excisiones en ventana.....	51
Minaciones.....	52
Picaduras.....	52

IV.I.IV. Oviposiciones.....	52
IV.I.V. Agallas.....	53
IV.II Descripciones sistemáticas.....	56
IV.II.I. Excisiones.....	56
IV.II.I.I. Excisiones marginales.....	56
IV.II.I.II. Excisiones no marginales.....	66
IV.II.I.III. Esqueletonizaciones.....	89
IV.II.I.IV. Excisiones en ventana.....	92
IV.II.II. Minaciones.....	103
IV.II.III. Picaduras.....	120
IV.II.IV. Oviposiciones.....	125
IV.II.V. Agallas.....	128
CAPÍTULO V: DISCUSIÓN	
V.I. Sistemática.....	141
V.I.I. Excisiones marginales.....	141
V.I.II. Excisiones no marginales.....	142
V.I.III. Excisiones en ventana.....	144
V.I.IV. Esqueletonizaciones.....	145
V.I.V. Minaciones.....	146
V.I.VI. Picaduras.....	147
V.I.VII. Oviposiciones.....	148
V.I.VIII. Agallas.....	149
V.II. Productores.....	150
V.II.I. Las icnoespecies y sus productores.....	152
V.III. Análisis de las trazas fósiles.....	160
V.III.I. Porcentaje relativo de los organismos productores.....	165
V.IV. Comparación de las trazas halladas en la flora de los Valles (Mioceno Medio-Tardío) y la flora de Río Pichileufú (Eoceno Medio).....	166
CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES.....	171
BIBLIOGRAFÍA.....	174

AGRADECIMIENTOS

- A mis Directores: La Dra. Luisa Anzótegui, por su constante apoyo, por confiar en mí desde el primer momento, por sus sabios consejos y por las anécdotas en las campañas que nunca voy a olvidar. a la Dra. Laura Sarzetti, por aportarme su invaluable conocimiento, por estar presente a cada momento, por contribuir y pretender siempre un crecimiento en mi formación como profesional. Al Dr. Jorge Genise, por el apoyo recibido y por desearme siempre lo mejor.
- A la Dra. Yanina Horn, quien sin darse cuenta, fue mi primera mentora. A ella le agradezco por su tiempo y sus sugerencias.
- Al Dr. Rafael Herbst, quien supo prestarme su tiempo para acompañarme en el campo. Por su constante interés en mi formación y por las anécdotas.
- A los Investigadores y Becarios del CECOAL, por estar siempre para darme ideas, palabras de aliento o simplemente para compartir una buena charla.
- Al Sr. Lolo, técnico del CECOAL, que me acompañó en los viajes de campaña.
- Esta Tesis se realizó en las instalaciones del CECOAL, por lo que agradezco a las autoridades de dicha institución.
- A mi familia: A mi esposa Nidia, por su amor incondicional, por ser mi alegría, mi amiga, mi compañera. A ella le agradezco todo el tiempo que estuvo a mi lado y el haberme dado los recuerdos más felices. A mi hijo Stefano, quien es mi sonrisa de todos los días. A mis padres y hermanos que siempre se preocuparon por mí. A mis suegros y cuñados por los gratos momentos en familia.
- A Zafira por estar siempre.

RESUMEN

El registro de las asociaciones fósiles planta-insecto se ha ido incrementando desde finales del siglo pasado. Los estudios publicados desde ese entonces abordan distintos aspectos de estas asociaciones. En particular, esta Tesis se enfoca principalmente en el tratamiento icnotaxonómico de las trazas halladas en hojas procedentes de las Formaciones San José (Mioceno Medio), Chiquimil, Palo Pintado y la Aloformación Playa del Zorro (Mioceno Tardío). Estas formaciones afloran en el límite entre las provincias de Catamarca, Salta y Tucumán, en un área que es comprendida por los valles Calchaquies, Argentina. Como resultado se hallaron 1082 trazas en láminas foliares de “dicotiledóneas” y helechos. Estas trazas se agruparon en 40 icnoespecies, de las cuales 15 icnoespecies ya son conocidas en la literatura para otras formaciones y las restantes 25 icnoespecies corresponden a nuevos icnotaxones. Las excisiones no marginales representaron más de la mitad de las trazas halladas. Por otro lado, las especies vegetales con más diversidad de trazas fueron *Cedrela fissiliformis* Anzótegui y Horn 2011 (Meliaceae) y *Schinus herbstii* Anzótegui 1998 (Anacardiaceae). Puntualmente en la Formación San José, *Malvaciphyllum quenquiadensis* Anzótegui y Cristalli 2000 fue la especie vegetal con más trazas de fitofagia. Complementariamente al análisis icnotaxonómico, se realizó la inferencia de los posibles productores a través del análisis de las trazas, lo que demostró un predominio de los órdenes Coleoptera, Acari, Hemiptera y Diptera. La comparación entre las trazas halladas en la flora de Río Pichileufú y la de los Valles Calchaquies, arrojó como resultado una abundancia de agallas y excisiones en las dos paleofloras; los otros tipos de trazas no se registraron en gran número y/o no presentan diferencias significativas entre las dos paleofloras. Por último, el análisis de las agallas y minaciones permitió inferir un clima cálido y húmedo en la Formación Palo Pintado (Mioceno Tardío), clima bastante similar al propuesto en la flora del Río

Pichileufú (Eoceno Medio de Río Negro). Este paleoclima inferido para la Fm. Palo Pinto se condice claramente con lo establecido por el registro paleobotánico. No fue posible inferir el paleoambiente de las restantes formaciones (San José, Chiquimil y Afm. Playa del Zorro), dado el escaso número de trazas identificadas.

Palabras clave: *Neógeno, Fitofagia, Schinus, Cedrela, Trazas fósiles.*

ABSTRACT

The fossil record of plant-insect associations has been increasing since the final period of the last century. The studies published since then address different aspects of these associations. In particular, this thesis mainly focuses on the ichnotaxonomic treatment of the traces found in leaves from San José (Middle Miocene), Chiquimil, Palo Pintado Formations and Playa del Zorro Alloformation (Late Miocene). These formations crop out on the border of Catamarca, Salta and Tucuman Provinces, in an area that is known as the Calchaquíes Valleys, Argentina. 108 traces on dicots and ferns leaves were found. These traces were included into 40 ichnospecies, 15 ichnospecies are already known in the literature for other formations and 25 ichnospecies correspond to new ichnotaxa. Non marginal excisions accounted for more than half of those traces. On the other hand, the plant species with more diversity traces were *Cedrela fissiliformis* Anzótegui and Horn 2011 (Meliaceae) and *Schinus herbstii* Anzótegui 1998 (Anacardiaceae). Punctually at the San José Formation, *Malvaciphyllum quenquiadensis* Anzótegui y Cristalli 2000 was the plant species with more traces of phytophagy. In addition to the ichnotaxonomic analysis, inference of potential producers was also performed, which showed a predominance of orders Coleoptera, Acari, Hemiptera and Diptera. Comparison between the traces found in the flora of Rio Pichileufú and the Calchaquíes Valleys was made. These results showed an abundance of galls and excisions in both paleofloras; the other traces were scarce and/or no significant between the two paleofloras. Finally, analysis of galls and leaf-mines infer a warm and humid climate in Palo Pintado Formation (Late Miocene), quite similar to Rio Pichileufú flora (Middle Eocene in Río Negro). This palaeoenvironment inferred for Palo Pintado Fm. is clearly consistent with the palaeobotanist record. It was not possible to infer the paleoenvironment of the remaining

formations (San Jose, Chiquimil and Afm. Playa del Zorro), due to the limited number of the traces identified.

Keywords: *Neogene, Phytophagy, Schinus, Cedrela, Fossil traces.*

CAPITULO I: MARCO GENERAL

I.I. Introducción

Las asociaciones entre los insectos y las plantas se establecieron tempranamente hace casi 400 Ma. entre los primeros habitantes terrestres Taylor et al. (2009). Desde entonces y hasta la actualidad, estas interacciones han sufrido transformaciones adaptativas que derivaron, en muchos casos, en una evolución conjunta (Kevan et al., 1975; Coca Abia et al., 1999; Gardner y Agrawal, 2002; Ash, 2007; Becerra, 2003; Agrawal, 2007; Agrawal y Konno, 2009; Agrawal et al., 2009; Futuyma y Agrawal, 2009; McKenna et al., 2009). Las necesidades de nutrición, refugio, nidificación y reproducción de los insectos hicieron que encontraran en las plantas un hospedador propicio para dichos procesos (Taylor y Scott, 1983; Nieves-Aldrey, 1998). Se estima que actualmente la mitad de las especies de insectos presenta algún grado de dependencia con las plantas, siendo la alimentación (fitofagia) una de las principales relaciones, dado que los vegetales son una fuente segura y accesible de alimento (Rasnitsyn y Krassilov, 2000; Taylor et al., 2009). La coevolución de estos organismos se ha dado de una forma tan íntima que en la mayoría de los casos una especie de insecto está relacionada a una sola familia de plantas o incluso unas pocas especies, siendo menos numerosos los casos de insectos polípagos (insectos que se alimentan de muchas especies de plantas) (Strong et al., 1984; Bemays y Chapman, 1994; Schoonhoven et al., 2005; Futuyma y Agrawal, 2009).

Las diferentes estrategias que tienen los insectos para explotar las plantas como alimento pueden ser clasificadas dentro de los Grupos Alimenticios Funcionales (*Functional Feeding Groups* = FFG); dicha clasificación fue propuesta originalmente para insectos acuáticos (Cummins, 1973, 1974; Merritt y Cummins, 1984; 1996a, b; Gullan y Cranston, 2005; entre otros) aunque el concepto también ha sido usado informalmente para referir a los tipos de alimentación hallados entre los clados de insectos

terrestres, tanto actuales como extintos (Coulson y Witter, 1984; Johnson y Lyon, 1991; Labandeira 2002a, 2007; Wilf et al., 2005a; Schowalter, 2006). Cummins et al. (2005) explican que la clasificación de los FFG está basada en un reconocimiento morfológico elemental y en las características de comportamiento de los invertebrados, que están relacionados directamente al modo en que estos adquieren su alimento. Dentro de este esquema, la categoría más estudiada es la fitofagia. Existen numerosos trabajos que tratan la fitofagia con enfoques variados, como ser aquellos estudios que analizan las estrategias de las plantas para repeler a los insectos, ya sea a través de compuestos químicos secundarios (terpenoides, alcaloides, fenoles, etc.) (Agrawal, 2011; Fürstenberg-Hägg et al., 2013), mecanismos físicos (espinas, pelos, tricomas glandulares y no glandulares) (Valverde et al., 2001; Handley et al., 2005; Hanley et al., 2007; Dalin et al., 2008; Krokene et al., 2008), exudado de latex y resinas, etc. (Zalucki y Malcolm, 1999; Zalucki et al., 2001a, b; Huang et al., 2003; Konno et al., 2004; Sethi et al., 2008; Agrawal y Konno, 2009). Los estudios en floras fósiles sugieren que la diversidad de las trazas de fitofagia están directamente relacionados a los climas cálidos; así proponen que los climas tropicales presentan niveles de fitofagia mayores a los que podrían encontrarse en un clima templado (Wilf y Labandeira, 1999; Wilf et al., 2003, 2005b, 2008; Smith, 2008; Currano et al., 2010; Wappler et al., 2012). Dicha idea está soportada también por estudios en floras actuales (Adams et al., 2009; Zhang et al., 2011). En los últimos años se han llevado a cabo trabajos de carácter cuantitativo, los cuales tienen como objetivo establecer y comparar los niveles de fitofagia en la flora fósil con sus análogos actuales (Coley y Barone, 1996; Beck y Labandeira, 1998; Labandeira et al., 2002c; Adami-Rodrigues et al., 2004a; Currano et al., 2008; Smith, 2008; Prokop et al., 2010; Wappler, 2010; Wappler y Denk, 2011; Gunkel y Wappler, 2015). El análisis de las trazas fósiles en hojas genera información relevante y en muchos casos es complementaria a los datos que se

obtienen del registro paleoflorístico y paleofaunístico. Dos ejemplos de estudios cuantitativos nombrados anteriormente son el análisis de los niveles de fitofagia como una respuesta sensible a los cambios climáticos en el pasado, lo cual aporta datos paleoambientales significativos. De la misma forma, el estudio cuantitativo de las trazas fósiles, permite entre otras cosas, comparar la intensidad de la fitofagia, así como también la preferencia de los insectos productores a determinadas especies hospedadoras (Smith, 2008). Asimismo, las trazas fósiles proveen evidencia indirecta de los posibles productores, dato importante especialmente en formaciones como las estudiadas en esta tesis, donde los hallazgos de insectos fósiles (cuerpos o partes de ellos) son muy escasos. Otro aporte del estudio de trazas fósiles en hojas, es el de poder determinar los orígenes de la fitofagia y su evolución a través de los primeros registros de las principales estrategias de alimentación (Kevan et al., 1975; Taylor y Scott, 1983; Rozefelds y Sobbe, 1987; Labandeira y Allen, 2007; Iannuzzi y Labandeira, 2008; Laaß y Hoff, 2015; Schachat y Labandeira, 2015).

En la presente tesis se han examinado las trazas producidas por insectos en hojas fósiles, que corresponden a helechos y angiospermas procedentes de las Formaciones San José (Mioceno Medio), Palo Pintado, Chiquimil y la Aloformación Playa del Zorro (Mioceno Tardío); las cuales afloran en la provincias de Catamarca, Tucumán y Salta. Al Plan original se ha incorporado la Aloformación Playa del Zorro, debido al escaso número de trazas halladas en la Formación Chiquimil. Estas dos formaciones son equivalentes estratigráfica y cronológicamente (Bossi y Muruaga 2009; Georgieff et al., 2012), y si bien afloran en dos valles diferentes (Valle del Cajón y Valle de Santa María, respectivamente) separadas por las Sierras de Quilmes, sus características litológicas, historia deposicional, antigüedad, relaciones estratigráficas y condiciones paleoclimáticas, sugieren una historia común (Bossi et al., 1992; Bossi y Muruaga, 2009;

Galli et al., 2011); lo que confirmaría la propuesta de Strecker et al. (1989), quienes consideran al levantamiento de las Sierras de Quilmes como un suceso posterior al inicio de la sedimentación Neógena. Por ende, tanto la Formación Chiquimil como la Aloformación Playa del Zorro, se habrían depositado en una misma cuenca.

Por otro lado, las trazas fueron comparadas con ejemplares tanto actuales como fósiles, a fin de establecer sus posibles productores, intentando así, conocer la entomofauna miocénica, sus preferencias alimenticias y su evolución desde el Mioceno Medio al Mioceno tardío. Por último, y por comparación con ejemplares patagónicos, se intentó inferir posibles cambios paleoclimáticos desde el Eoceno al Mioceno Tardío.

I.II. Antecedentes del estudio de las asociaciones planta-insecto en el registro fósil

El estudio de las asociaciones fósiles planta-insecto es relativamente reciente, aunque algunos de sus primeros registros datan del siglo XIX (von Heyden, 1862; Friê, 1882; Hagen, 1882; Potonié, 1893). Estos registros describen hallazgos particulares de trazas de insectos sobre hojas fósiles, pero en su mayoría carecen de caracteres diagnosticos, por lo que es cuestionable la legitimidad de estas trazas (Zherikhin, 2002). A partir de la década de los 90' el registro fósil comienza un incremento progresivo (Jarzembowski 1989a, b; Scott, 1991; Scott et al., 1994; Guerra-Sommer, 1995; Ash, 1997, 1999; Castro, 1997; Peñalver, 1997; Labandeira, 1997, 1998a, b; Beck y Labandeira, 1998), y principalmente en los últimos años (Braz et al., 2011; Wappler y Denk, 2011; Jarzembowski, 2012; Paik et al., 2012; Slater et al., 2012; Knor et al., 2013; Carvalho et al., 2014; Donovan et al., 2014; Gallego et al., 2014; Gnaedinger et al., 2104; Schachat y Labandeira, 2015; Su et al., 2015). Estos estudios provienen en su mayoría del Hemisferio Norte (Europa y Estados Unidos), con autores relevantes como

Labandeira (1997, 1998a, 2002a, b, 2006a, b, 2007, 2013) Vasilenko (2005, 2006, 2007, 2008), Krassilov (2007, 2008a, b, c), Scott (1977, 1991) entre otros.

En Sudamérica en comparación, existen escasos registros, como son los trabajos de Martins-Neto (1989); Guerra-Sommer (1995); Gallego et al. (2003); Adami-Rodrigues et al. (2004a, b, 2009, 2011); Wing et al. (2009); Pinheiro et al. (2012, 2015); Gnaedinger et al. (2014), entre otros. Argentina es uno de los países que en los últimos años ha generado una importante contribución en esta temática. Ejemplo de ello son los aportes Wilf et al. (2005a), quienes cuantificaron las asociaciones planta-insecto identificadas en la flora de Laguna del Hunco (Eoceno inferior, Chubut), estimando a partir de estos resultados, una gran riqueza de especies que superaba a localidades coetáneas en Norteamérica. Posteriormente, Sarzetti et al. (2008) describieron una nueva icnoespecie de excisiones marginales proveniente de la localidad patagónica de Río Pichileufú (Eoceno medio, Río Negro) y más tarde Sarzetti et al. (2009) reportaron tres icnoespecies de oviposiciones en hojas de “dicotiledóneas” procedentes de la localidad Laguna del Hunco. En otro caso, Cariglino y Gutierrez (2011) describieron diferentes tipos de excisiones marginales y oviposiciones en hojas de *Glossopteris* Brongniart 1828 provenientes de la Formación La Golondrina (Pérmico, Santa Cruz). Horn et al. (2011) dieron a conocer los primeros hallazgos de trazas en hojas fósiles de “dicotiledóneas” en el Noroeste de la Argentina. Dichos hallazgos consistieron en excisiones marginales y no marginales, minaciones y oviposiciones halladas en varias localidades de las fms. San José y Palo Pintado (Mioceno medio y Mioceno tardío respectivamente) en los valles Calchaquies. En otro trabajo también proveniente de la localidad Laguna del Hunco, se describieron excisiones marginales sobre una impresión de una Osmundacea (Carvalho et al., 2013). Posteriormente, Gallego et al. (2014) identificaron excisiones marginales, no marginales, excisiones en ventana y oviposiciones en diferentes especies de

gimnospermas de edad Pérmico inferior, procedentes de la Fm. Río Genoa en la Provincia de Chubut. En la flora de la Fm. Río Leona (Oligoceno tardío) fueron identificados múltiples picaduras y una excisión no marginal en improntas fósiles helechos y “dicotiledóneas” respectivamente (Césari et al., 2015). Robledo et al. (2015) describieron dos nuevas icnoespecies correspondientes a excisiones no marginales y excisiones en ventana, sobre helechos procedentes de la Formación Palo Pintado. Robledo et al. (2016) reportaron un total de cinco icnoespecies de minaciones sobre hojas de angiospermas provenientes de la misma formación, tres de las cuales corresponden a nuevas icnoespecies.

I.III. Clasificación de las trazas fósiles

Hasta finales del siglo XX no se contaba con un sistema icnotaxonómico formal para designar a las trazas de insectos en hojas fósiles. Anteriormente algunos autores nombraron taxonómicamente a ciertas trazas, pero estas no fueron agrupadas dentro de un sistema de estructura jerárquica (Friê, 1882, 1901; von Heyden, 1862; Lesquereux, 1892; Potonié, 1893, 1921; Hering, 1930; van Amerom, 1966; Kinzelbach, 1970; van Amerom y Boersma, 1971). En la actualidad existen tres sistemas de clasificación vigentes para designar a las trazas fósiles; 1) el primero fue establecido por Vjalov en 1975; el autor decidió incluir a todas las trazas que evidenciaban el consumo de materia vegetal por parte de los insectos en el grupo Phagophytichnidea, que a su vez constaría de dos subgrupos Phagophytichnida (con tres familias) y Phagophylignichnida, para diferenciar aquellos daños producidos en hojas de los producidos en maderas fósiles; 2) el segundo tipo corresponde a un sistema de clasificación informal propuesta por Labandeira (2002a, c), que fue complementada posteriormente (Labandeira et al., 2007). En este caso el sistema está basado en los FFG; en esta clasificación existen categorías

que agrupan a las trazas según el comportamiento alimenticio del insecto (*hole feeding*= alimentación en agujero; *margin feeding*= alimentación del margen; *surface feeding*= alimentación superficial; *skeletonizations*= esqueletonizaciones; *leaf-mining*= minaciones; *galls*= agallas; *piercing-and-sucking*= picadores-succionadores y *ovipositions*= oviposiciones) y dentro de estas categorías se incluyen a los DTs (*Damage types*= tipos de daños), que se diferencian principalmente por sus características morfológicas (forma, tamaño y disposición en la lámina). Algunos inconvenientes que presenta esta clasificación es que las descripciones son muy acotadas y con escaso contenido en cuanto a caracteres diagnosticos que permitan diferenciar claramente un DT de otro; en algunos casos, solo la diferencia de tamaño (a veces de 0.1 milímetro) es utilizada para separar a los DTs (ej. DT1, DT2 y DT4). En otros, por ejemplo, la identificación de un DT está condicionada a la presencia de otro (DT18); 3) El último sistema fue propuesto por Krassilov (2008a), que cuenta de 72 icnoespecies donde se incluyen oviposiciones, agallas, minaciones, capullos y ejemplos excepcionales de excisiones no marginales, que se hallan sobre minaciones o agallas y que corresponderían a casos de predación de larvas. El autor realizó aquí una clasificación parcial, ya que no incluyó otros tipos de asociaciones tales como las excisiones marginales y en ventana, esqueletonizaciones y picaduras. Por otro lado, la nomenclatura (que está basada en una nomenclatura informal utilizada en ejemplares actuales) se realizó sin tener en cuenta a las icnoespecies ya descriptas.

Los ejemplares estudiados en esta tesis son estrictamente hablando “trazas”. Actualmente los principios de la icnología son incluidos dentro del ICZN (*International Code of Zoological Nomenclature*= Código Internacional de Nomenclatura Zoológica), aunque algunos autores han propuesto crear un Código Icnológico independiente de los Códigos de Nomenclatura Botánica y Zoológica (Sarjeant y Kennedy, 1973; Sarjeant,

1979), argumentando que las trazas fósiles no solo son el resultado de la actividad de los animales. Una propuesta diferente es la de Krassilov (2008a), quienes sugieren incluir este tipo de trazas (“*phyllostigmas*” según Krassilov (2008a)) dentro del código botánico, ya que el sustrato donde ellas se encuentran es el tejido vegetal. Bromley y Fürsich (1980) (ver también Kelly, 1990; Stephenson, 1991; Pemberton y MacEachern, 2013) detallaron los seis principios fundamentales de la nomenclatura en trazas fósiles:

1.- Las trazas fósiles son estructuras producidas en sedimentos y sustratos duros (ya sea de origen orgánico o inorgánico) por la actividad de los organismos (animales, plantas y protistas).

2.- La nomenclatura de las trazas fósiles está basada solamente en las características morfológicas de la estructura.

3.- Una determinada estructura puede ser producida por el trabajo de dos o varios organismos diferentes conviviendo juntos, o en sucesión, dentro de la estructura.

4.- El mismo individuo o especie de organismo puede producir estructuras diferentes que corresponden a distintos patrones de comportamiento.

5.- El mismo individuo o especie de organismo puede producir estructuras diferentes que corresponden a un comportamiento idéntico, pero en diferentes sustratos, por ejemplo en la arena, en la arcilla, o en la interface arena – arcilla.

6.- Estructuras idénticas pueden ser producidas por la actividad de organismos productores sistemáticamente diferentes, donde el comportamiento es similar.

Por lo expuesto anteriormente, la descripción icnotaxonómica de las trazas fósiles estudiadas en la presente tesis, fue realizada de acuerdo a estos seis principios.

I.IV. Tipos de trazas fósiles, su registro icnofosilífero e icnotaxonomía

Las trazas fósiles en hojas pueden ser agrupadas de la siguiente manera: 1) excisiones marginales (*margin feedings*); 2) excisiones no marginales (*hole feedings*); 3) excisiones en ventana (*surface feedings* o *window feedings*); 4) esqueletonizaciones (*skeletonizations*); 5) minaciones (*leaf mines*) 6); picaduras (*piercing and sucking*); 7) oviposiciones (*ovipositions*) y 8) agallas (*galls*) (Gráfico 1). Esta clasificación está basada principalmente en Labandeira (2002c), Labandeira et al. (2007) y sus modificaciones en castellano de Sarzetti (2010).

I.IV.I. Excisiones marginales (*Margin feeding*): son cortes que ocurren exclusivamente en el margen de la lámina foliar, con eliminación de todas las capas de tejido, pudiendo variar en forma, tamaño y localización a lo largo de los márgenes. Los bordes de las excisiones son típicamente oscuros y su superficie puede ser continua, aunque también es posible observar restos de tejidos vasculares hacia el exterior. La evidencia actual revela que el proceso de alimentación desde el margen de la hoja involucra capacidades y necesidades diferentes por parte de los insectos productores. Si se comparan con las excisiones no marginales, son más comunes los ejemplares donde las venas de mayor orden son removidas, lo que denota un aparato mandibular más fuerte que en el caso de las excisiones no marginales, donde los cortes no suelen afectar a este tipo de venación. En cuanto a las necesidades, algunos insectos utilizan el tejido foliar removido como elemento de construcción o como sustrato. En estos casos se ha observado que los bordes de las trazas siempre son lisos y regulares en su morfología, lo cual se debe al tipo de aparato bucal; por el contrario, aquellos insectos que utilizan el tejido como alimento, suelen mostrar selectividad en cuanto al tejido consumido, los bordes por lo general son irregulares y es frecuente también hallar restos de venación no consumidos.

El registro más antiguo de este tipo de daño, es el descrito por Iannuzzi y Labandeira (2008), quienes estudiaron hojas de *Triphyllopteris austrina* (Etheridge Jr.) Morris 1975 (Pteridospermales), de edad Missisipiano tardío (Carbonífero medio, ~320 Ma.), provenientes de la localidad Sugar Loaf Creek, Australia. Otros registros de edades similares, fueron descritos en diferentes clados vegetales (Filicales, Pteridospermales, Cycadales, Pentoxylales), provenientes del Carbonífero superior a Pérmico Inferior, principalmente de Europa y los Estados Unidos (van Amerom, 1966; Kerp, 1988; Castro, 1997; Labandeira, 1998a; Beck y Labandeira, 1998; Labandeira y Allen, 2007; Labandeira et al., 2007; Jarzembowski, 2012; Schachat et al., 2014). Recientemente se han reportado los registros más antiguos de este tipo de trazas en Argentina que corresponden con excisiones marginales en hojas de gimnospermas provenientes de la Formación Río Genoa, de edad Pérmico temprano, en la Provincia de Chubut (Gallego et al., 2014). Pinheiro et al. (2015), también descubrieron estos cortes marginales en hojas de *Botrychiopsis* Kurtz 1895 en las formaciones Arroyo Totoral (La Rioja) y Bajo de Véliz (San Luis), ambas de edad Pérmico temprano. Registros más actuales provienen del Eoceno de la Patagonia (Wilf et al., 2005a, b; Sarzetti et al., 2008; Carvalho et al., 2013; Aquino et al., 2015) y Mioceno tardío del NOA argentino (Horn et al., 2011).

I.IV.Ia. Registro icnotaxonómico de la Excisiones marginales: el único icnogénero reconocido actualmente es *Phagophytichnus*, descrito en hojas de *Neuropteris* sp. Brongniart 1828 por van Amerom (1966) y más tarde citado para diferentes localidades en el mundo (van Amerom y Boersma, 1971; Straus, 1977; Scott y Taylor, 1983; Givulescu, 1984; Geyer y Kelber, 1987; Zherikhin, 2003; Vasilenko, 2006; Iannuzzi y Labandeira, 2008; Wedmann et al., 2009; LoBue, 2010; Pott et al., 2012). En la Argentina, este icnogénero es citado en hojas de *Glossopteris* (Pérmico medio-tardío)

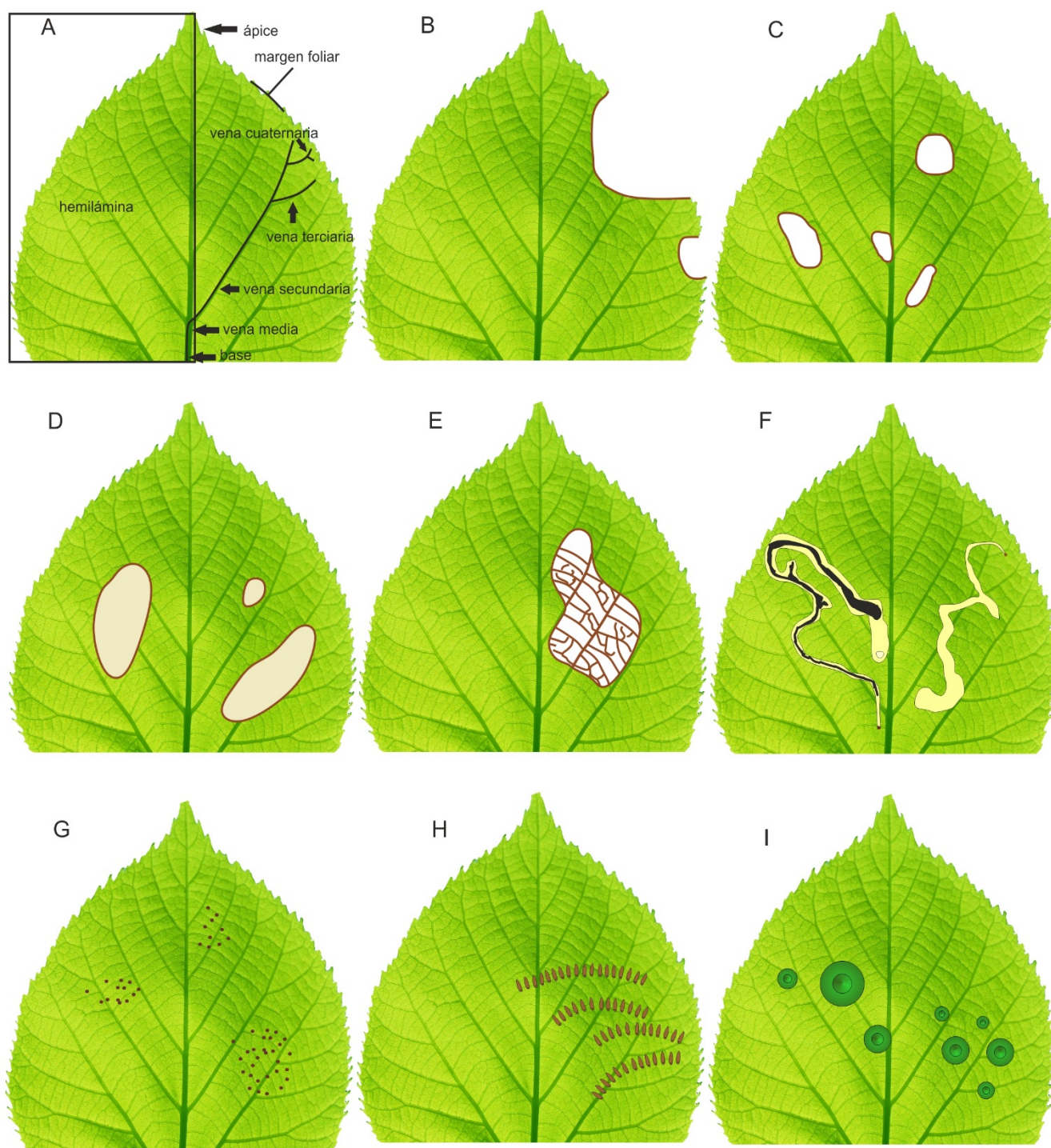


Gráfico 1: fig. A.- Esquema representando las partes de una hoja; B.- Excisiones marginales; C.- Excisiones no marginales; D.- Excisiones en ventana; E.- Esqueletonizaciones; F.- Minaciones; G.- Picaduras; H.- Oviposiciones; I.- Agallas.

(Cariglino y Gutiérrez, 2011) y dicotiledóneas del Eoceno de la Patagonia (Sarzetti et al., 2008; Sarzetti, 2010).

I.IV.II. Excisiones no marginales (*Hole feeding*): excisiones que ocurren exclusivamente en el interior de la lámina foliar, con eliminación de todas las capas de tejidos y venas en el área donde ocurren. Sus formas, tamaños y ubicación pueden variar dentro de la lámina foliar. Generalmente están ubicadas entre las venas primarias y secundarias y pueden o no contactarlas. Son raras las ocasiones donde la vena primaria también es removida. Los bordes de corte comúnmente aparecen como bordes netos y oscuros, en ocasiones con restos de venas hacia el interior de las trazas.

Las excisiones no marginales en hojas fósiles, tienen su registro más antiguo en el Carbonífero superior (Estefaniense C, ~300 Ma.) de España (Castro, 1997) y Estados Unidos (Trout et al., 2000). Castro (1997) identificó una excisión no marginal en una pinnula de *Mixoneura wagneri* Lorenzo 1980 (Medullosales) y Trout et al. (2000) hallaron estas trazas en pinas de *Macroneuropteris* sp. Cleal et al. 1990 (Medullosales). El registro de las excisiones no marginales es casi continuo temporalmente y se extiende hasta el Plioceno (Ash, 1972; Straus, 1977; Givulescu, 1984; Scott et al., 1992; Stephenson y Scott, 1992; Grauvogel-Stamm y Kelber 1996; Ash, 1997; Beck y Labandeira, 1998; Labandeira, 1998a, 2002a, b, 2006b, 2012; Labandeira et al., 2002c, 2007; Glasspool et al., 2003; Adami-Rodrigues et al., 2004a, b; Labandeira y Allen, 2007; Vasilenko, 2007a; Krassilov, 2008a; Krassilov y Shuklina, 2008; Prokop et al., 2010; Sarzetti, 2010; Wappler, 2010; Wappler y Denk, 2011; Pinheiro et al., 2012; Khan et al., 2014; Schachat et al., 2014). En la Argentina existen unos pocos registros de este tipo de trazas; Cúneo (1987) reportó lo que posiblemente sería el primer y uno de los casos más antiguos de excisiones no marginales, en una hoja de *Ginkgoites eximia* Feruglio 1942

(Ginkgoales), en el Pérmico temprano de Chubut. Recientemente, Gallego et al. (2014), Aquino et al. (2015) y Pinheiro et al. (2015) describieron estas trazas en hojas de gimnospermas del Pérmico temprano de la Patagonia y La Rioja. Por otro lado, Cariglino y Gutiérrez (2011), también identificaron trazas de este tipo en hojas de *Glossopteris* provenientes del Pérmico tardío de Santa Cruz. Excisiones no marginales también fueron halladas en hojas fósiles más recientes, provenientes del Eoceno de Chubut y Rio Negro (Sarzetti, 2010; Aquino et al., 2015) y Mioceno tardío de Salta (Horn et al., 2011; Robledo et al., 2015).

I.IV.IIa. Registro icnotaxonómico de las Excisiones no marginales: las excisiones no marginales fueron incluidas por algunos autores dentro del icnogénero *Phagophytichnus* (Straus, 1977; Givulescu, 1984), aunque esta inclusión no concuerda con la diagnosis previamente propuesta por van Amerom (1966), quien describió el icnogénero para agrupar a las excisiones marginales. Vasilenko (2007a) describió el icnogénero *Folifenestra*, con una sola icnoespecie (*F. dubia*), y que corresponde a excisiones no marginales halladas en gimnospermas del Pérmico de Rusia. Robledo et al. (2015) describieron este icnogénero en las especies de helechos *Thelypteris interrupta* (Willd.) Iwatsuki 1963 y *Blechnum serrulatiformis* Anzótegui y Horn 2011 procedentes del Mioceno tardío de la Provincia de Salta, Argentina.

I.IV.III. Esqueletonizaciones (*Skeletonizations*): excisiones de todos los tejidos de la hoja, excepto el tejido vascular. Como resultado, las venas no cortadas quedan expuestas como un entramado fino en las áreas de la lámina donde se han producido estas trazas. Los patrones de corte son de distinta forma, tamaño y distribución sobre la hoja, pero típicamente ocurren en el interior de la lámina. En la mayoría de los casos se observa una línea oscura en los bordes del corte.

Los registros más antiguos datan del Pérmico temprano de los Estados Unidos y Argentina, estos fueron identificados en hojas de *Gigantopteridium americanum* (White) Koidzumi 1936, *Russellites taeniata* Mamay 1968 y *Glossopteris retifera* Feistmantel 1881 respectivamente (Beck y Labandeira, 1998; Labandeira y Allen, 2007; Aquino et al., 2015). Adami-Rodrigues et al. (2004b) describieron esqueletonizaciones en una hoja de *Glossopteris communis* Feistmantel 1881 proveniente del Pérmico temprano-medio (Artinskiano-Kunguriano) de Brasil. En edades más recientes, el registro aumenta progresivamente (Straus 1977; Givulescu, 1984; Wilf y Labandeira, 1999; Labandeira et al., 2002a; 2007; McDonald et al., 2007; Krassilov, 2008a; Smith, 2008; Wilf, 2008; Prevec et al., 2009; Braz et al., 2011; Prokop et al., 2010; Wappler, 2010; Wappler y Denk, 2011; Paik et al., 2012; Pinheiro et al., 2012; Feng et al., 2014; Khan et al., 2014; Gunkel y Wappler, 2015).

I.IV.IIIa. Registro icnotaxonómico de las Esqueletonizaciones: Straus (1977), propuso incluir estas trazas en el icnogénero *Phagophytichnus*, aunque como ocurre con las excisiones no marginales, van Amerom (1966) describió este icnogénero solo para excisiones marginales. Hasta la fecha no ha sido erigido ningún otro icnotaxón que agrupe a las esqueletonizaciones.

I.IV.IV. Excisiones en ventana (*Surface feeding*): son remociones incompletas del tejido, es decir, que se preservan algunas capas. Las excisiones en la lámina foliar poseen una coloración levemente más clara respecto del tejido de la lámina que las contiene. Los márgenes suelen ser líneas oscuras y las venas de tercer o cuarto orden pueden estar presentes o ausentes en el interior y dentro de los márgenes de la excisión.

Las evidencias más tempranas de excisiones en ventana datan del Pérmico inferior de Estados Unidos. Ejemplo de ello son los trabajos de Beck y Labandeira (1998) quienes reportaron estas trazas en hojas de *Comia* sp. (Zalessky 1934), y Schachat et al. (2014)

las describieron en hojas de *Taeniopteris* Brongniart 1828. En Sudamerica, Pinheiro et al. (2012) describieron excisiones en ventana en hojas de *Glossopteris indica* (Schimper) Seward 1914 y *G. communis* procedentes de Brasil y Gallego et al. (2014) documentaron este tipo de trazas en hojas de *Glossopteris*, *Ginkgoites* Seward 1919 y *Cordaites* Unger 1850 provenientes de la Argentina. Por otro lado, Ash (1997) describió excisiones elongadas en pinnas de *Zamites* sp. Brongniart 1828 (Bennettitales) del Triásico Superior de Estados Unidos. Otro reporte en bennettitales fue el realizado por Banerji (2004), quien documentó excisiones en ventana circulares en *Ptilophyllum* sp. Morris 1840 del Cretácico inferior de la India. Labandeira et al. (2002c) describieron excisiones en ventana de forma elongada y localizadas entre las venas secundarias de *Nilssonina yukonensis* Hollick 1930 (Nilssoniales), en el Cretácico tardío de Estados Unidos. Excisiones en ventana también se identificaron en dos especies de Zingiberales del Cretácico Superior y Eoceno Inferior del mismo país (Wilf et al., 2000). Por último Givulescu (1984) las describió sobre *Acer integerrimum* Viviani 1833 en el Mioceno Superior de Rumania. Además del aporte de Gallego et al. (2014), en la Argentina existen solo otros dos registros. Por un lado, Sarzetti (2010) describió estas excisiones en hojas del Eoceno medio y tardío de Río Negro y Robledo et al. (2015) las describieron en helechos del Mioceno tardío del NOA.

I.IV.IVa. Registro icnotaxonómico de las Excisiones en ventana:

Recientemente, Robledo et al. (2015) propusieron el icnogénero *Infderrefolia* para agrupar a los distintos tipos de excisiones en ventana. Este corresponde al primer icnotaxón formalmente descripto para dichas trazas fósiles.

I.IV.V. Minaciones (*leaf mines*): las minaciones son interacciones endofíticas causadas por las larvas de los insectos, los cuales excavan túneles dentro del parénquima

o la epidermis de las hojas, pero dejando intactas las capas celulares más externas (Hering, 1951). Especies minadoras de hojas se conocen en los órdenes Lepidoptera, Diptera, Coleoptera e Hymenoptera (Needham et al., 1928; Hering, 1951), siendo los lepidópteros el grupo más abundante en términos del número de especies con este comportamiento (Needham et al., 1928). Hay un alto grado de especialización de los insectos productores, lo cual a su vez influye en las diferentes morfologías presentes en las minaciones, desde minas lineares a aquellas del tipo cámara u ocasionalmente una combinación de estas (Needham et al., 1928). Específicamente las minaciones lineales muestran diferentes grados de sinuosidad, existen minas con pocos desvíos que resultan en una trayectoria casi recta o levemente sinuosa (Givulescu, 1984; Lewis, 1969). Otras en cambio presentan trayectorias más sinuosas, y se las llama “minaciones serpentiformes” (*serpentine mines*) e incluyen dos tipos diferentes, “heliconoma” (altamente sinuosas, algunas veces las trazas forman una espiral en la sección proximal) y “visceronoma”, también conocidas como minaciones intestiniiformes; las trazas en estos casos presentan desvíos de 180° y generalmente se apoyan sobre tramos de la misma galería formados previamente (Doorenweerd et al., 2015). En otros casos, las minas comienzan siguiendo una morfología lineal, para posteriormente ensanchar su diámetro, convirtiendo el resto de la mina en una cámara, es decir que ambas morfologías estarían combinadas en una misma traza. Esto está relacionado con un fenómeno ontogenético de hipermetamorfosis (Labandeira, 1994). Por último, existen minaciones que se desarrollan exclusivamente como una cámara, esto se debe a que la larva se alimenta en diferentes direcciones. Las dos últimas morfologías, no han sido tan extensamente estudiadas en el registro fósil como las minaciones lineales, quizá porque las primeras no presentan un set de caracteres distintivos que las identifiquen inequívocamente (Lang et al., 1995), dificultando así la propuesta de una icnotaxonomía formal para dichas minaciones (observ. person.).

Los registros más antiguos de minaciones foliares datan del Carbonífero tardío (Labandeira y Beall, 1990; Castro et al., 1997) y Pérmico (Potonié, 1921; Müller, 1982; Maheshwari y Bajpai, 1990; Beck y Labandeira, 1998, Adami-Rodrigues et al., 2004b); aunque en ellas no se observan caracteres diagnósticos que permitan su reconocimiento como minas verdaderas. Inequívocamente, las minas fósiles son reconocidas desde el Triásico (Rozefelds, 1985; Rozefelds y Sobbe, 1987; Zherikhin, 2002; Scott et al., 2004; Labandeira, 2006a, 2012; Krassilov y Karasev, 2008); y su registro se va incrementando a lo largo del Mesozoico y Cenozoico (Hickey y Hodges, 1975; Liebhold et al., 1982; Kuroko, 1987; Scott et al., 1992; Labandeira et al., 1994, 2007; Labandeira 1998a, b, 2012; Banerji, 2004; Peñalver y Delclòs, 2004; Krassilov, 2007; Krassilov y Shuklina, 2008; Ding, et al., 2014; Donovan et al., 2014; Khan et al., 2014; Gunkel y Wappler, 2015; Su et al., 2015).

La mayoría de los registros provienen del Hemisferio Norte, principalmente Europa y Estados Unidos (Freeman, 1965; Opler, 1973, 1982; Lang et al., 1995; Peñalver y Delclòs, 2004; Labandeira, 2007; Krassilov, 2008b, c; Wappler et al., 2009; Wappler, 2010). En Sudamérica el registro más antiguo corresponde a una posible mina linear en *Glossopteris cf. indica* (Edwards, 1928) del Pérmico inferior de Brasil (Sakmariano o Artinskiano) (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Por otra parte, Gallego et al. (2003) describieron dos probables minas sobre *Taeniopteris troncosoi* Gnaedinger y Herbst 2001 y *T. thomsoniana* Arber 1917 para el Triásico Superior de Chile. Adami-Rodrigues et al. (2011) describieron una mina serpentiforme y una circular de afinidad incierta, ambas en hojas de gimnospermas del Triásico de Brasil. En el Cretácico inferior Braz et al. (2011) identificaron minas de microlepidópteros sobre hojas de ninfeales. Martins-Neto (1989) reportó la icnoespecie *Nepticula? almeidae* (minación serpentiforme) y *Phyllonorycter? oliveirae* (mina tipo cámara) en cf. *Symplocos* (Oligoceno) del Sur de Brasil, la cual fue

relacionada a lepidópteros. Horn et al. (2011) describieron minaciones lineares en *Malvaciphyllum quenquiadensis* Anzótegui y Cristalli 2000 (Malvaceae) (Mioceno medio) y *Nectandra saltensis* Anzótegui 1988 (Lauraceae) (Mioceno tardío) en el Noroeste de la Argentina. Finalmente, en el Mioceno tardío – Plioceno de Brasil, una minación serpentiforme atribuida a un nepticulido fue registrada sobre una angiosperma por Adami-Rodrigues et al. (2009).

I.IV.Va. Registro icnotaxonómico de las Minaciones: la icnotaxonomía de las minaciones foliares es una de las más desarrolladas entre las asociaciones fósiles planta-insecto. Considerando la estrecha relación existente entre las diferentes morfologías de minaciones y los insectos productores, algunos autores han designado a las minas fósiles haciendo referencia a los posibles insectos productores. Algunos ejemplos son los icnogéneros *Nepticula* von Heyden 1862, *Tinea* Friç 1882, *Stigmellites* Kernbach 1967, *Fenusites* Straus 1977, *Phytomyzites* Straus 1977, etc. Otros autores en cambio, han considerado los caracteres morfológicos de las minaciones para proponer su nombre, por ejemplo *Cuniculonomus* y *Loconomus* definidos por Straus (1977) y asignados a dos tipos de minas hallados sobre *Carpinus betulus* L. 1753 y *Vitis* sp. L. 1753 respectivamente, del Plioceno de Alemania. Más tarde, Givulescu (1984) describió la icnoespecie *Cuniculonomus parallelus* Givulescu 1984 sobre *Quercus* sp. L. 1753 del Mioceno tardío de Rumania. Müller (1982) estableció cuatro icnoespecies de *Cuniculonomus*, además de los icnogéneros *Asteronomus* y *Mixophytonomus*, sobre hojas de gimnospermas del Carbonífero y Pérmico de Alemania. Además, Rozefelds y Sobbe (1987) describieron las icnoespecies *Triassohyponomus dimnoriensis*, que consisten en minaciones lineares sobre hojas de *Heidiphyllum elongatum* (Morris) Retallack 1981 (Triásico tardío de Australia). Jarzembowski (1989a) definió la icnoespecie *Foliofossor cranei* basado en

una mina previamente registrada por Crane y Jarzembowski (1980) en *Platanus schimperi* (Heer) Saporta y Marion 1885 del Paleoceno tardío de Inglaterra.

Siguiendo la clasificación informal propuesta por Hering (1951), quien diferencia los tipos de minaciones actuales de acuerdo a su morfología, Krassilov (2008a) describió 11 icnogéneros, registrando un total de 28 icnoespecies de minas fósiles descubiertas en angiospermas basales del Cretácico de Israel. Más tarde, Krassilov y Bacchia (2013) reportaron la icnoespecie *Troponoma constricta* Krassilov y Bacchia 2012 sobre *Cocculophyllum* cf. *furcinerve* Krassilov 1979 de edad Cretácico medio (Cenomaniano) proveniente de Marruecos. Por último, Ding et al., (2014) describieron la icnoespecie *Fossafolia offae*, una mina hallada sobre hojas de *Liaonincludus boii* Sun et al., 2000 en el Cretácico temprano de China.

I.IV.VI. Picaduras (*Piercing and sucking*): trazas producidas por insectos que poseen aparato bucal succionador (formado por uno o dos pares de estiletes), utilizados para perforar las capas más superficiales de las hojas, y así poder alimentarse de los fluidos internos (Labandeira, 2002b). Estas trazas son puntos pequeños, generalmente de forma circular a ovalados y de bordes lisos. Pueden presentar elevaciones en forma de domo, o depresiones sobre la superficie de la lámina. Poseen un diámetro promedio de 0.30 mm con valores extremos que van desde los 0.09 mm a 1 cm de diámetro (Labandeira et al., 2007; Sarzetti, 2010). La distancia a la que se distribuyen entre sí suele ser muy variable. En algunos ejemplares se observa una tendencia clara a aparecer sobre las venas terciarias o bien sobre las venas primarias o secundarias (Observ. Person.).

La evidencia más antigua de este tipo de lesión data del Devónico inferior, donde se observan daños en tallos de *Rhynia* sp. Kidston y Lang 1917, provocados por animales con aparato bucal sucto-picador (Kevan et al., 1975; Banks y Colthart, 1993). También

fueron documentados en tallos de *Psaronius* Cotta 1832 (Marattiales), provenientes del Carbonífero superior de Estados Unidos (Labandeira y Phillips, 1996a), en hojas del *Glossopteris* del Pérmico inferior de Brasil (Adami-Rodrigues et al., 2004a) y en hojas de *Taeniopteris* sp., *Zeilleropteris* sp. Koidzumi, 1936 y *Evolsonia texana* Mamay 1989, del Pérmico inferior de Estados Unidos (Schachat et al., 2014, 2015). En otro caso, fueron descritas picaduras posiblemente producidas por insectos en granos de polen del Pérmico de China (Wang et al., 2009). En el Mesozoico, Braz et al. (2011) reportaron picaduras en hojas de ninfales provenientes del Cretácico inferior de Brasil. En la Argentina estas trazas fueron identificadas en hojas de *Sphenophyllum* Brongniart 1828, procedente de la localidad Bajo La Leona (Pérmico inferior de Santa Cruz) (Aquino, 2015) y en hojas de angiospermas de la localidad Río Pichileufú (Formación Ventana, Eoceno medio de Río Negro) (Sarzetti, 2010).

I.IV.VIa. Registro icnotaxonómico de las Picaduras: Hasta el momento, el único icnotaxón referido a picaduras es *Circulipuncturites discinisporis* Wang et al., 2009, el cual se describe como orificios circulares encontrados en esporas de *Discinites sinensis*, provenientes del Pérmico inferior de China.

I.IV.VII. Oviposiciones (*Ovipositions*): Las plantas en ocasiones sirven como sitios donde los insectos realizan incisiones para depositar sus huevos. Las trazas de oviposición en los tejidos foliares se manifiestan externamente por la presencia de cicatrices generadas en respuesta a la lesión producida por el aparato ovipositor (Peñalver y Delclòs, 2004; Vasilenko, 2005; Sarzetti et al., 2009; Petruličius et al., 2011; Moisan et al., 2012) y solo excepcionalmente se preservan los huevos fosilizados (Pott et al., 2008). Dichas cicatrices son generalmente ovaladas (Labandeira et al., 2002c; Zherikhin, 2002; Bethoux et al., 2004; Moisan et al., 2012) y comúnmente se disponen sobre la hoja

siguiendo un patrón determinado. Se conocen evidencias de oviposición en hojas fósiles desde el Paleozoico y hasta el Cenozoico. Los registros más antiguos están datados en una edad Carbonífero superior; ejemplo de ello son los trabajos de Bethoux et al., (2004), quienes hallaron cicatrices de oviposición en tallos de *Calamites cystii* Brongniart 1828 en el Pensilvaniano tardío de Francia y Laaß y Hoff (2015) hallaron oviposiciones en una hoja de *Cordaites?* del Carbonífero de Alemania. Estos daños identificados en hojas y tallos han generado un registro casi continuo desde el Carbonífero hasta el Mioceno tardío.

En Argentina existen unos pocos registros de oviposiciones sobre hojas fósiles, los más antiguos son los descritos por Gallego et al. (2014), en hojas de gimnospermas del Pérmico inferior de Chubut y por Cariglino y Gutiérrez (2011) quienes describieron oviposiciones en hojas de *Glossopteris* procedentes del Pérmico tardío de Santa Cruz. Estas trazas solo vuelven a citarse para el Cenozoico, más específicamente en el Eoceno medio-tardío de la Patagonia (Sarzett et al., 2009; Sarzetti, 2010), y en el Mioceno tardío de Salta (Horn et al., 2011).

I.IV.VIIa. Registro icnotaxonómico de las Oviposiciones: El icnogénero *Paleoovoidus* Vasilenko 2005 fue establecido para incluir a las trazas de oviposición. Este icnogénero actualmente cuenta con más de una decena de especies (Gnaedinger et al., 2014), descritas principalmente para Europa (Alemania) y Sudamérica (Argentina, Chile) (Grauvogel-Stamm y Kelber, 1996; Adami-Rodrigues et al., 2004a; Vasilenko, 2005, 2007b, 2008; Labandeira, 2006; Krassilov et al., 2007; Labandeira et al., 2007; Prevec et al., 2009; Sarzetti et al., 2009; Wappler, 2010; Popa y Zaharia, 2011; Gnaedinger et al., 2014; McLoughlin et al., 2014). Vasilenko (2007b) en su tesis doctoral también propuso el icnogénero *Paleoexovoidus* para agrupar a aquellas trazas dejadas por los huevos situados sobre el tejido vegetal, es decir que no corresponden a incisiones.

I.IV.VIII. Agallas (*Galls*): Las agallas vegetales, son estructuras anormales que pueden formarse en cualquier parte de la planta, pero aparecen principalmente en sitios del tejido vegetal donde hay células activas en fase de crecimiento o división (Adler, 1894; Felt, 1940), siendo mucho más abundantes y diversas en las hojas que en cualquier otro órgano vegetal (Mani, 1964). Adoptan formas muy variadas, las cuales se desarrollan por la reacción específica a la presencia o actividad de un organismo inductor. Por lo general, cada especie formadora de agallas infecta un órgano concreto de la planta. El crecimiento de la agalla puede deberse a la hipertrofia extrema de las células individuales o a la división rápida de éstas situadas cerca del punto atacado por el parásito (Mani, 1964; Nieves-Aldrey, 1998; Coca Abia et al., 1999); proporcionando así, una cápsula protectora mientras se nutre de la planta.

Los registros fósiles de agallas son descriptos desde el Paleozoico, y este registro se hace más común hacia el Plioceno (Scott et al., 1994). El registro más antiguo conocido de agallas proviene del Carbonífero superior, de los Estados Unidos, las cuales fueron estudiadas en helechos arborescentes (Labandeira y Phillips, 1996a). Las citas proceden mayoritariamente de Europa y Estados Unidos, estas agallas son descriptas en todos los clados de plantas superiores, desde el Paleozoico hasta el Plioceno (Scudder, 1886; Berry, 1916, 1924; Hoffman, 1932; Brooks, 1955; Wittlake, 1969; Hickey y Doyle, 1977; Stephenson, 1991; Lang, 1996; Diéguez et al., 1996; Srivastava et al., 2000; Vasilenko, 2005; 2007b Krassilov, 2007, 2008a; Labandeira, 2007; Labandeira y Allen, 2007; Krassilov y Karasev, 2008; Krassilov y Shuklina, 2008; Stone et al., 2008; Wappler et al., 2009, Wappler, 2010; Adami-Rodrigues et al., 2011; McLoguhlin, 2011; Knor et al., 2012, 2013, 2015; Paik et al., 2012 Khan et al., 2014; Schachat et al., 2014, 2015; Barboni y Dutra, 2015).

En Argentina fueron identificadas agallas en hojas del Triásico Superior y Eoceno de la Patagonia (Adami-Rodrigues et al., 2008; Sarzetti, 2010) y en hojas del Mioceno tardío de la provincia de Salta (Robledo et al., 2013, 2014).

I.IV.VIIIa. Registro icnotaxonómico de las Agallas: Vjalov (1975) propuso el icnogénero *Paleogallus* Vjalov 1975 para definir a las agallas fósiles; aunque no fue descripto formalmente por el autor. Posteriormente Vasilenko (2005, 2007a, b) utilizó este nombre para diferenciar varias especies de agallas provenientes del Paleozoico Superior y Mesozoico Superior de Rusia. Por otro lado, el icnogénero *Antronoides* Waggoner y Poteet 1996 fue descripto para incluir a aquellas agallas de tipo columnares. Estas fueron registradas en hojas de angiospermas del Cretácico y Paleoceno de Europa y en el Mioceno de Estados Unidos (Waggoner y Poteet, 1996; Waggoner, 1999; Erwin y Schick, 2007, Krassilov, 2008a; Vasilenko y Maslova, 2015). Por último, icnogénero *Ovofoligallites* Stull et al., 2013 fue descripto para agallas circulares a ovoidales, encontradas en hojas de *Padgettia readi* Mamay 1960 (Medullosales) (estructuras originalmente interpretadas como semillas (Mamay, 1960)), del Pérmico inferior de los Estados Unidos.

I.V. OBJETIVOS

I.V.I. Objetivos generales

Identificar las morfologías de trazas de insectos en hojas en las paleofloras de las formaciones San José, Chiquimil, Palo Pintado y la Aloformación Playa del Zorro, (Catamarca, Tucumán y Salta) e incluirlas dentro de un marco icnotaxonómico formal.

I.V.II. Objetivos particulares

- 1) Describir icnotaxonómicamente las trazas fósiles halladas en las hojas de las Formaciones San José y Chiquimil (Catamarca y Tucumán) y Palo Pintado (Salta) y aportar al ordenamiento icnotaxonómico de este tipo de trazas.
- 2) Proponer hipótesis sobre los posibles productores de las trazas mediante comparaciones neoicnológicas con material proveniente de reservas y parques nacionales de las provincias fitogeográficas de las Yungas, Paraná y Chaqueña, y aquellos provenientes de publicaciones de referencia.
- 3) Comparar las trazas fósiles encontradas en las hojas de las paleofloras de las Formaciones San José, Chiquimil, Palo Pintado y la Afm. Playa del Zorro, para inferir posibles cambios paleoclimáticos.
- 4) Comparar las trazas fósiles de los valles calchaquíes con otras patagónicas, especialmente las del Río Pichileufú, dado que constituye el estudio más completo realizado hasta el momento de trazas sobre hojas fósiles de la Argentina.

CAPITULO II: GEOLOGÍA

II.I. Descripción del área de estudio

Las formaciones estudiadas en esta tesis afloran en el Noroeste argentino, en un área que se encuentra entre los $25^{\circ}39'013''\text{S}$ – $66^{\circ}04'140''\text{W}$ y $27^{\circ}13'304''\text{S}$ – $66^{\circ}5'536''\text{W}$ (Gráfico 2), justo en el límite entre las provincias de Salta, Tucumán y Catamarca. La Formación San José afloran en el valle de Santa María; asimismo, la Fm Chiquimil aflora en los valles de Santa María y Villavil; la Fm. Palo Pintado se localiza en el valle Calchaquí y por último, la Aloformación Playa del Zorro en el valle del Cajón. El **valle de Santa María** se emplaza al sur de la Provincia de Salta, y se extiende en dirección norte-sur hacia las provincias de Tucumán y Catamarca, abarcando el noroeste y el centro-este en dichas provincias respectivamente. Tiene una extensión de ~120 kms. de longitud por aproximadamente 25 kms. de ancho, con una altitud que varía entre los 1800 y 2300 m.s.n.m.; se halla delimitada por las Cumbres Calchaquíes y la sierra del Aconquija al este y por las sierras del Cajón al oeste. El **valle de Villavil** se sitúa en la región centro-este de la Provincia de Catamarca, donde se encuentra limitado por la sierra de Hualfin y en el margen occidental por las sierras de Papachacra y Culampajá al norte y por la sierra de Fiambalá al sur. El **valle Calchaquí** se localiza en el centro-sur de la Provincia de Salta, entre las localidades de Angastaco y San Carlos. Este valle abarca una región de aproximadamente 40 kms. de largo por 25 kms. de ancho y una altitud promedio de 2100 m.s.n.m. Por último, el **valle del Cajón** se halla enteramente en la Provincia de Catamarca, ubicándose en la región central del límite oriental, más específicamente en el Campo del Arenal; cuenta con una extensión de ~37 kms. largo por ~17 kms. de ancho y altitud de 2300 m.s.n.m. aproximadamente. Bordeando esta depresión se encuentran las sierras de Chango Real y hombre Muerto al oeste y al este la sierras del Cajón que la separa del valle de Santa María.

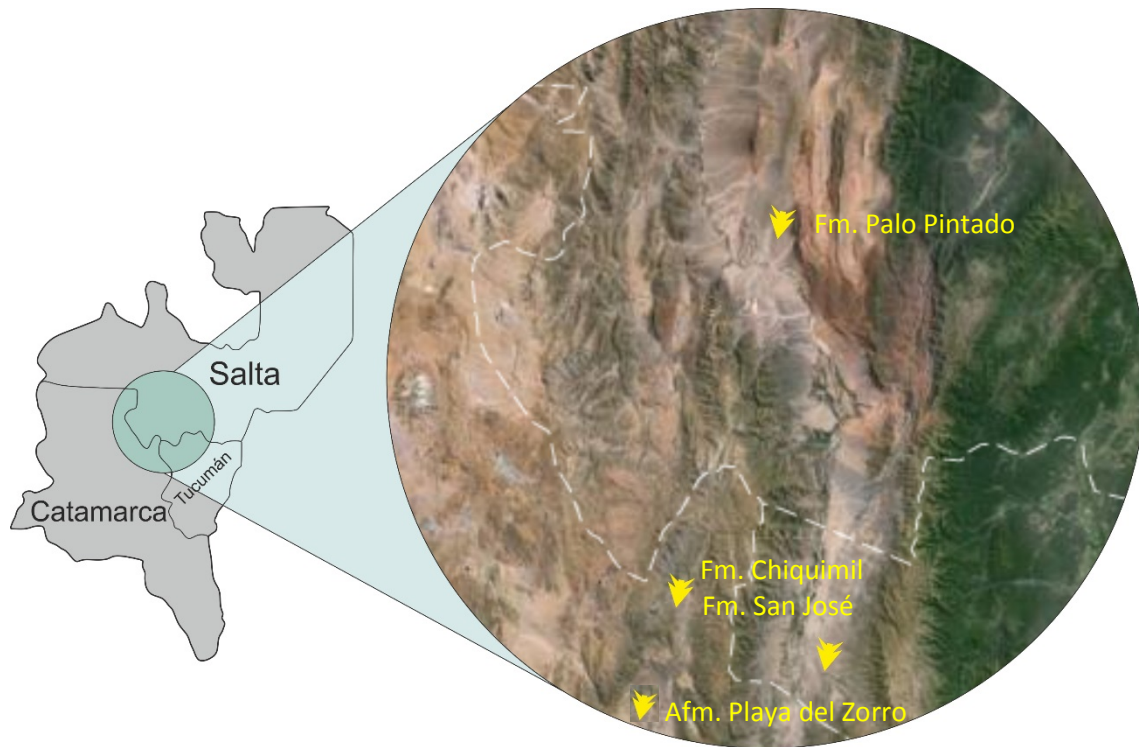


Gráfico 2: localización aproximada de las formaciones estudiadas. Las Formaciones San José y Chiquimil afloran tanto en la Provincia de Tucumán, como en Catamarca.

II.II. Marco geológico

II.II.I Formación San José (Galván y Huidobro, 1965), valle de Santa María (Gráficos 2 y 3, Anexo, Gráfico 1)

La Fm. San José es la unidad más basal del Grupo Santa María, en su límite superior se disponen las Formaciones Las Arcas, Chiquimil, Andalhuala y Yasyamayo (superior) (Bossi y Muruaga, 2009). Presenta una coloración que va desde amarronada a amarillo-verdosa. Según Bossi y Palma (1992), su espesor varía entre los 250 y 310 mts, pudiendo alcanzar incluso los 1000 mts.

Litológicamente la Formación San José está constituida principalmente por areniscas y areniscas arcillosas de colores verde, amarillo y marrón claro (Galván y Huidobro, 1965). En ellas se han hallado fósiles de bivalvos, ostrácodos, gasterópodos, foraminíferos, peces, girogonites, y hojas de angiospermas.

Estudios radimétricos y paleontológicos proponen para esta formación, una edad Mioceno medio (~12 Ma.) (Gavriloff y Bossi, 1992; Bossi et al., 1997; Gavriloff, 1999; Kleinert y Strecker, 2001; Morton y Herbst, 2003).

Localidades fosilíferas estudiadas:

II.II.Ia. Km 107: (26°36'810"S – 65°50'861"W) desde la ruta provincial 307, aproximadamente a unos 10 kms de Amaichá del Valle (Tucumán), a la altura del Km 107 (donde se halla el observatorio) y a 500 mts. de la ruta, aflora un nivel fosilífero de plantas de un espesor de alrededor de 3 mts. Este paquete se ubicaría en la sección media de la formación. Las plantas se hallan tanto en areniscas medianas como en areniscas finas de color amarillentas y grisáceas. El nivel de preservación de las plantas es pobre y se encuentran asociadas con gasterópodos y pelecípodos.

II.II.Ib. La Quenquiada: (26°38'168"S – 65°52'324"W) Aproximadamente a unos 7 kms del centro de la localidad de Amaicha del Valle, en dirección sureste, afloran niveles ubicados cerca de la base de la formación, que tienen un espesor de 2,5 mts a 3 mts. Las plantas se hallan predominantemente en areniscas finas de color amarillo a marrón claro. Estas areniscas presentan una sedimentación laminar, con excelente preservación de plantas asociadas a peces y alas de insectos.

II.II.Ic. Río salinas: Situado cerca de la localidad La Quenquiada, los niveles con impresiones foliares se ubican cerca de la base de la formación, estos niveles corresponden a lentes angostas de apenas unos centímetros de espesor. Presentan una coloración verdosa o pardo amarillento.



REFERENCIAS

CENOZOICO

Pleistoceno-Holoceno

- 22 bloques deslizados del Mb. El Áspero
- 21 Conglomerados de la Puna (Punaschotter)
- 20 Aloformación Totoral

Mioceno-Plioceno

- 19 Formación Corral Quemado
- 18 Terciario de Las Estancias
- 17 Formación Andalhuala (facies arenosas)
- 16 Formación Andalhuala (facies conglomerádica)
- 15 Formación Andalhuala
- 14 Aloformación Playa del Zorro
- 13 Sedimentitas lacustres (Mb. El Áspero)
- 12 Miembro El Jarillal
- 11 Miembro El Áspero
- 10 Miembro Los Baños
- 9 Conglomerados y brechas volcánicas, surgencias y flujos piroclásticos
- 8 basaltos y andesitas
- 7 Vulcanitas del Complejo Volcánico Farallón Negro
- 6 Formación Las Arcas
- 5 Formación San José

Paleógeno

- 4 Formaciones Hualfín y Saladillo

Precámbrico-Paleozoico inferior

- 3 Granitos (Formación Chango Real, Batolito Capillitas)
- 2 Metamorfitas (Formaciones Suncho, Loma Corral y Famabalasto)

Niveles de tefras principales

- Toba de 3,66 Ma
- Toba del Puerto (7,14 Ma)
- 1 Nivel de Toba de la base del Mb. Lo Baños

Tectónica

- fallas visibles en sedimentos recientes
- fallas inversas con componente horizontal
- fallas inversas de alto ángulo
- fallas inversas de núcleo de sierra
- fallas normales

Toponimia

- poblaciones
- ramal ferroviario
- acueducto
- rutas pavimentadas
- camino consolidado
- ✕ minas
- líneas sísmicas YPF
- Aeropuerto La Alumbreira
- lagunas actuales
- ríos permanentes
- ríos efímeros

Gráfico 3: Mapa geológico de la ubicación de Formaciones San José y Chiquimil (Referencias, 5, 10, 11 y 12) y de la Aloformación Playa del Zorro (Referencias, 14). (Tomado de Bossi y Muruaga, 2009)

II.II.II. Formación Chiquimil (Riggs y Patterson, 1939) en el valle de Santa María

(Gráficos 2 y 3, Anexo, Gráfico 2):

También conocida como Formación Entre Ríos (Bossi y Muruaga, 2009), las primeras descripciones de esta formación fueron realizadas por Stahlecker en 1926 (en Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981). Ocupa la sección media del Grupo Santa María, intercalando entre las Formaciones Las Arcas (límite inferior) y Andalhuala (límite superior). Ésta presenta un espesor de 600 mts., aunque puede alcanzar una

potencia de 1392 mts. (Muruaga, 1998) y se caracteriza por depósitos lacustres verde amarillentos en su parte basal y en su sección superior por depósitos fluviales arenosos y conglomerádicos (Ibáñez, 2001). Litológicamente consiste de una alternancia de areniscas finas intercalando con arcilitas y limolitas de colores que van desde el verde claro a colores amarillentos con tonalidades rojizas.

Stahlecker (en Riggs y Patterson, 1939; Marshall y Patterson, 1981) dividió la formación en dos miembros; Chiquimil B (inferior) y Chiquimil A (superior). La sección Chiquimil B tiene una potencia de 150 mts; aproximadamente y está constituida mayoritariamente por areniscas finas de color gris claro, que alternan con arcillitas y limolitas marrón oscuro y gris verdoso más claras. Por otro lado, Chiquimil A tiene un espesor de 350 mts, está compuesta por areniscas volcaniclásticas intercalando con conglomerados y en menor medidas con areniscas finas y limolitas. Las impresiones vegetales proceden principalmente de la sección inferior (Chiquimil B).

Se estima que la edad de la Fm. Chiquimil es Mioceno Superior (± 10.7 a 7.14 Ma.) (Bossi et al., 1992; Kleinert y Strecker, 2001). Esta suposición se apoya en datos como las dataciones radimétricas (Latorre et al., 1997) y la fauna de vertebrados hallada en la zona (Powell et al., 1998).

II.II.III. Formación Chiquimil (Bossi y Palma, 1982) **en el valle de Villavil** (Gráficos 2 y 3): La formación está dividida en tres miembros antiguamente conocidos como Miembro B, El Áspero y Miembro A, de base a techo (Stahlecker, 1926 en Riggs y Patterson, 1939; Peirano, 1956; Marshall et al., 1979; Butler et al., 1984; Bossi et al., 1987, 1993). Posteriormente, Muruaga (1998, 2001) propuso denominar formalmente a los tres Miembros como se los conoce hoy en día: Los Baños, El Áspero y El Jarillal. Los Miembros Los Baños y El Jarillal pueden ser correlacionados a los Miembros B y A del

valle de Santa María, no sucede lo mismo con El Áspero. Es también en estos miembros donde se hallaron las impresiones fósiles analizadas en el presente trabajo. La formación tiene una potencia de alrededor de 1500 mts; se apoya sobre la Fm. Las Arcas y en su límite superior contacta con la Fm. Andalhuala.

Su litología, así como las condiciones de sedimentación y edad estimada, son las mismas que las de la Fm. Chiquimil en el valle de Santa María.

Localidades fosilíferas estudiadas:

II.II.IIIa. Río Vallecito, Miembro B, Valle de Santa María: Ubicado en la localidad de Santa María (Catamarca), los niveles plantíferos se hallan en la base, a unos 20 mts. de la Fm. Las Arcas, en lentes de pelitas marrón claro a amarillentas, con menos de 1 m de espesor. Estos niveles también son portadores de pelecípodos y palinomorfos.

II.II.IIIb. Corral Quemado, Miembro El Jarillal (A), valle de Villavil: Situado al sur del valle de Villavil (Catamarca); las impresiones proceden de la sección superior, cercana a la Fm. Andalhuala. Las plantas se encuentran en pelitas delgadas de 20 cm de espesor y de coloración oscura con tonalidades que van desde marrón a violáceas.

II.II.IIIc. Cerro Pampa, Miembro El Áspero, valle de Villavil: Se localiza en el Departamento de Belén, en la Provincia de Catamarca. Las impresiones se hallan en sedimentos finos de areniscas y limolitas correspondientes a depósitos lacustres; presentando una coloración amarillenta a verdosa. Además de los restos vegetales, también se hallaron niveles con abundantes moluscos (tanto bivalvos como gasterópodos).

II.II.IV. Aloformación Playa del Zorro (Bossi et al., 1993), valle del Cajón (Gráficos 2 y 3, Anexo, Gráfico 3): Anteriormente conocida como Formación El Morterito (Turner, 1973; Malizzia, 1990), la sección tipo de la Aloformación Playa del

Zorro aflora en la margen occidental del río Cerro Colorado, a la altura del Puesto del Molle Grande (Catamarca) (Bossi et al., 1992). Se apoya sobre la Aloformación Peñas Azules y contacta en su límite superior con la Aloformación Totoral. La Aloformación está dividida a su vez en cuatro subsecuencias (subsec. *Ila*, *Ilb*, *Ilc* y *Ild*), de las cuales, las dos centrales son las portadoras de diferentes tipos de restos fósiles como moluscos, ostrácodos, mamíferos, reptiles y aves. Estas subsecuencias están constituidas principalmente por areniscas finas y limolitas de colores verdes y amarillentas que se interpretan como depósitos de un paleolago (Bossi et al., 1993).

Se estima que la Aloformación tiene una edad Mioceno tardío, según el método Ar/Ar (Bossi et al., 2000), que dató los sedimentos en 5.38 a 6.04 ± 0.07 Ma. Dichos valores son respaldados también por la asociación faunística hallada. Estos datos señalan una estrecha relación con los sedimentos lacustres de la Formación Chiquimil, que afloran tanto en el valle de Santa María como en el valle de Villavil, y que corresponden en este último caso, a depósitos del Miembro El Jarillal (Muruaga, 1998).

Localidad fosilífera estudiada

II.II.IVa. Río Totoral: Los niveles con impresiones foliares se hallan en la sección media de la aloformación. Estos depósitos no superan el metro de espesor y están constituidos por areniscas y limolitas de color amarillas a verde amarillentas. El estado de preservación en general es regular a bueno, en algunos casos el material está carbonizado y no se preservan detalles de venación en las hojas. Juntos con las impresiones se hallaron élitros de coleópteros y un ala de un insecto indeterminado.

II.II.V. Formación Palo Pintado (Mauri, 1948), **Valle Calchaquí** (Gráficos 2 y 4, Anexo Gráfico 4): Aflorando entre las localidades de San Carlos y Angastaco, esta

formación tiene una potencia de ~1200 mts. Se apoya sobre la Formación Angastaco y contacta en su techo con la Fm. San Felipe. Litológicamente se halla constituida principalmente por areniscas que intercalan con pelitas y en menor medida por depósitos conglomerádicos. Las areniscas presentan coloraciones pardas mientras que las pelitas por lo general son grisáceas a verde amarillentas. En conjunto se observa una clara disposición de los estratos en ciclos granodecrecientes. Las capas de pelitas son abundantes en la base de la formación y se hacen más esporádicas hacia el techo. Tanto la correlación estratigráfica (Miserendino Fuentes y Díaz, 1988) como las dataciones radimétricas (Grier y Dalmeyer, 1990), confieren a la Fm. Palo Pintado una edad Mioceno Superior – Plioceno Inferior, y que la correlacionan con el Miembro B de la Formación Chiquimil y la sección basal de la Formación Andalhuala.

Localidades fosilíferas estudiadas

II.II.Va. Quebrada de Alfredo: las impresiones se hallan en un paquete sedimentario de aproximadamente un metro de espesor; en pelitas grisáceas y con buena preservación. Además de las impresiones, en esta localidad se hallaron palinomorfos.

II.II.Vb. Quebrada del Estanque: las impresiones se hallan en la sección basal, en un paquete de un metro de espesor. Las pelitas en este caso, son de color gris claro. Lapreservación es muy buena y en ella también se obtuvieron palinomorfos, un leño petrificado y un ala de díptero (insecto).

II.II.Vc. Peñas Blancas: las improntas se hallaron en la sección basal de la formación, en un paquete de 30 a 70 cm de espesor. Las pelitas tienen una coloración gris clara a gris verdosa y su preservación es muy buena. Además de las impresiones se hallaron algunos frutos, espigas y un élitro de coleóptero.

II.II.Vd. Quebrada Salta (=El Caimán): Las características son similares de la localidad antes mencionada. Además de las impresiones, se hallaron restos de frutos y semillas, oogonios de carófitas y élitros de coleópteros.

II.II.Ve. Quebrada del Horno: Las características son similares de la localidad antes mencionada. Hasta el momento no se hallaron otro tipo de restos fósiles.

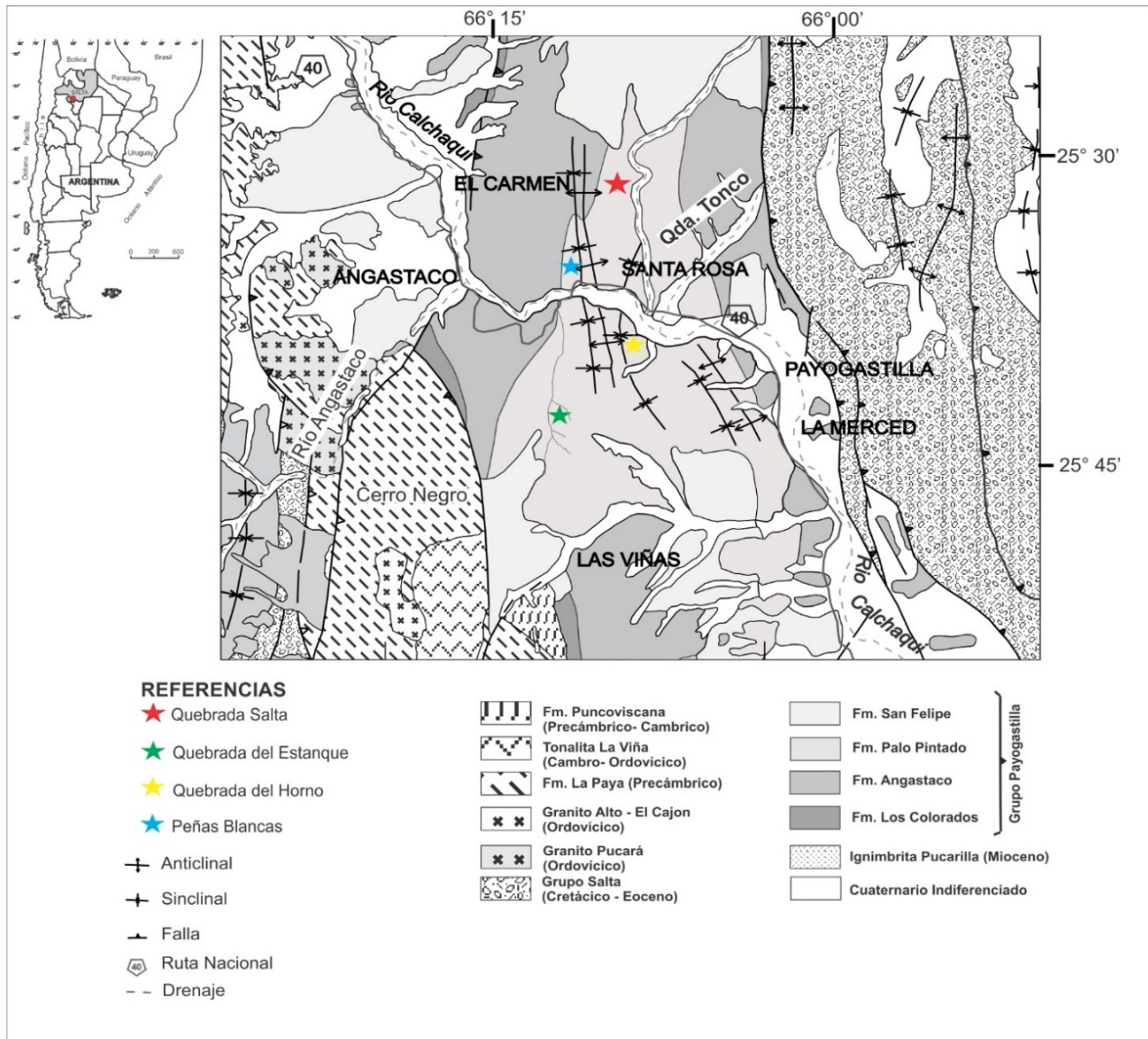


Gráfico 4: mapa geológico del área con ubicación de la Formación Palo Pintado y sus respectivas localidades estudiadas. (Editado de Galli et al., 2011).

CAPITULO III: MATERIALES Y MÉTODOS

III.I. Materiales examinados

Las trazas estudiadas fueron halladas en impresiones foliares de angiospermas y helechos, las impresiones se hallan generalmente en buen estado de preservación, en especial los ejemplares procedentes de la Formación Palo Pintado, en cambio las impresiones que provienen de las formaciones restantes, con frecuencia se encuentran carbonizadas y muy fragmentadas, lo que en muchos casos dificulta su identificación. En el proceso de indentificación de las trazas, se examinaron detenidamente cada una de ellas en busca de caracteres que confirmen de manera inequívoca que se trataban de daños por fitofagia. Una de las características principales es el tejido necrótico o de reacción, que se observa en las hojas como un engrosamiento en la lámina que delimita los bordes de corte en el tejido. Este caracter indica que la hoja todavía estaba adherida a la planta al momento de producirse el daño y diferencia a estas trazas de otras que pudieron producirse luego de la caída de la hoja, como los daños por detritivoría o por agentes físicos como el arrastre.

III.II. Procesamiento del material

Las trazas encontradas fueron analizadas en una lupa binocular marca Nikon, modelo SMZ-445 y fotografiadas con una cámara montada Nikon 590CU. Posteriormente las fotografías fueron procesadas (mejoramiento de las imágenes y toma de medidas) en los programas digitales *Micrometrics*, *Imagej* y *Corel Draw* (versión x8).

Cada traza fue identificada con la sigla CTES-IC y un número, la sigla corresponde a la Sección Icnológica que forma parte de las Colecciones Paleontológicas de la UNNE “Dr. Rafael Herbst” (Resol. N° 0554/16). A su vez, las impresiones donde fueron halladas dichas trazas también fueron identificadas con un número de Sección Paleobotánica (CTES-PB); esto solo fue realizado con aquellas piezas que no contaban

con este número. Para identificar con precisión cada una de las trazas se procedió de la siguiente manera: a todas las trazas halladas en una pieza se le asignó un mismo número, independientemente de si fueron halladas en las mismas impresiones foliares o no. Si solamente se hallaba una traza por pieza, ésta solo quedaría identificada por un número (ej. CTES-IC 1, CTES-IC 2, etc.), de lo contrario cuando se hallaban más de una traza por pieza, estas se diferenciaron con el número y una letra del alfabeto español (ej. CTES-IC 3a, CTES-IC 3b, CTES-IC 3c, etc.). En los casos donde la cantidad de trazas por pieza superaron la cantidad de letras del abecedario, la identificación se realizó con dos letras acompañando al número (ej. CTES-IC 3z, CTES-IC 3aa, CTES-IC 3bb, etc.). Este método fue utilizado para todas las trazas excepto para las picaduras y oviposiciones, ya que en el primer caso se hallaron hojas con una gran cantidad de estas trazas, llegándose a cuantificar hasta 1000 picaduras en una sola impresión. En estos casos y dada la similitud de las trazas (tanto en la forma como en la disposición en la lámina), éstas solo fueron identificadas con el número de CTES-IC. El motivo para realizar una identificación tan exhaustiva radica en que muchas veces en una misma impresión foliar pueden hallarse diferentes tipos de trazas, las cuales indican una utilización del recurso (en este caso la hoja) de diferentes maneras.

Para las descripciones y el tratamiento icnotaxonómico de las trazas se tomaron en cuenta solamente sus características morfológicas (ver sección I.III.: Clasificación de las trazas fósiles). Los parámetros analizados para las diferentes trazas fueron los siguientes:

Excisiones Marginales: forma, tamaño (largo y profundidad del área removida), posición en la lámina, número y calibre de venas removidas.

Excisiones no marginales: forma, tamaño (largo y ancho), posición en la lámina, número y calibre de venas removidas.

Esqueletonizaciones: forma, tamaño (largo y ancho), posición en la lámina, orden de venación en la cual queda circunscripta la traza.

Excisiones en ventana: forma, tamaño (largo y ancho), posición en la lámina, permanencia de las venas en el interior de la traza.

Minaciones: tipo (cámara, lineal), forma, tamaño (largo y diámetro de la galería), posición en la lámina, presencia de cámara terminal, sinuosidad, forma y disposición de los coprolitos.

Picaduras: diámetro, posición en la lámina, distancia entre las trazas y presencia de estriaciones

Oviposiciones: forma, tamaño (largo y ancho), posición en la lámina y distancia entre las trazas.

Agallas: forma, tamaño (largo y ancho), posición en la lámina, distancia entre las trazas y presencia del contenido interno.

En cuanto a la diferenciación de las icnoespecies, se siguió un criterio inclusivo para evitar tener una desproporcionada cantidad de icnoespecies nuevas que solo se diferencian por un carácter, el cual muchas veces puede ser solo producto de la variabilidad de un icnotaxón. De esta forma, para la diferenciación de nuevas icnoespecies no se tuvieron en cuenta caracteres como el tamaño de las trazas y su localización en la lámina (excepto las excisiones marginales donde estas características sí puede revestir cierta importancia). Las icnoespecies nuevas que en esta tesis no fueron definidas, como por ejemplo *Phagophytichnus* isp. A y ES-1 isp. A, están siendo sometidas a aun análisis y revisión exhaustiva para ser publicadas posteriormente. Por último, todos los datos obtenidos en esta tesis fueron volcados en una base digital de datos, la cual incluye información sobre el número de la sección icnológica y paleobotánica, procedencia del material (localidad y formación), icnoespecie

identificada, especie de planta hospedadora, tipo de FFG, además de otros casos que no se incluyen dentro de esta clasificación como las trazas de reptación, trazas sobre tallos, presencias de estructuras fúngicas, etc.

III.III. Procesamiento del material actual:

La colecta del material actual se realizó en la reserva provincial de Horco Molle (Tucumán) y en el Parque Nacional Mburucuyá (Corrientes). En el lugar se realizaron caminatas por los senderos marcados y una vez identificado el material, se procedió a coleccionar las hojas de interés y partes de la misma planta en floración o fructificadas a fin de poder identificarlas posteriormente en el laboratorio. Además, las hojas con trazas y los insectos que se encontraban alimentándose de estas plantas, fueron fotografiados *in situ*. El material, una vez transportado hasta el laboratorio fue procesado con el mismo método que el realizado para las hojas fósiles.

III.IV. Reseña de las localidades:

III.IV.I. Reserva Horco Molle: La reserva experimental Horco Molle se encuentra ubicada en el departamento Yerba Buena (65°19'S; 26°48'W), a 15 km al oeste del centro de la ciudad de San Miguel de Tucumán (Zaia, 2004). Abarca una región de 200 has que se encuentran dentro de la provincia fitogeográfica de Las Yungas (Cabrera, 1976). En ella predominan especies vegetales como el cebil (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan 1955), la tipa (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze 1898) y timbó (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong, 1893) y una vegetación secundaria de especies exóticas como la mora (*Morus nigra* L. 1753) y la guayaba (*Psidium guajava* L. 1753), producto de la actividad agrícola lindante a la Reserva (Ortiz, et al., 2011).

III.IV.II. Parque Nacional Mburucuyá: El Parque Nacional Mburucuyá, con una superficie de 17.660 has, está situado unos 150 km al SE de la ciudad de Corrientes,

sobre la Ruta Provincial N° 86, que conecta las localidades de Mburucuyá con Palmar Grande. El parque pertenece a la ecorregión de los Esteros del Iberá, presenta una flora muy rica en especies asociadas a ambientes higrófilos, además está caracterizada por la presencia de pastizales con palmares de yatay (*Butia yatay* (Mart.) Becc. 1916), que representan a la flora del espinal. También se desarrollan islotes de montes con especies características de la flora paranaense como lo son el timbó, lapacho (*Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos 1970) y el laurel (*Ocotea acutifolia* (Nees) Mez. 1889) y otras especies propias del bosque chaqueño como el viraró (*Ruprechtia salicifolia* (Cham. y Schltdl.) C.A. Mey. 1840), quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl. 1885) y urunday (*Astronium balansae* Engl. 1881). Según un informe inédito presentado en la Administración de Parques Nacionales, el Parque Nacional Mburucuyá cuenta con 1387 especies de plantas, lo que representa un 52% del total registrado en la Provincia de Corrientes (Arbo, 2004).

CAPITULO IV: ICNOLOGIA SISTEMATICA

IV.I. Lista de icnotaxones identificados (Gráfico 5)

Excisiones

Grupo Phagophytichnidea Vjalov, 1975

Subgrupo Phagophytichnida Vjalov, 1975

Familia Phagophytichnidae Vjalov, 1975

Excisiones marginales

Subfamilia Phagophytichninae Vjalov, 1975

Ichnogénero *Phagophytichnus* van Amerom, 1966

Phagophytichnus ekowskii van Amerom, 1966

Phagophytichnus regularis Vasilenko, 2006

Phagophytichnus isp. A Sarzetti, 2010

Excisiones no marginales

Subfamilia Folifenestrinae (Vasilenko, 2007a)

Ichnogénero *Folifenestra* Vasilenko, 2007a

Folifenestra dubia (Vasilenko, 2007a)

Folifenestra intervenosa Robledo, et al., 2015

Folifenestra isp. A nov.

Folifenestra isp. B nov.

Folifenestra isp. C nov.

Folifenestra isp. D nov.

Folifenestra isp. E nov.

Folifenestra isp. F nov.

Folifenestra isp. G nov.

Esqueletonizaciones

Ichnogénero ES-1 nov.

ES-1 *nervillos-reliquens* (Straus) Sarzetti, 2010

ES-1 isp. A nov.

Excisiones en ventana

Subfamilia Infderrefolinae Robledo et al., 2015

Infderefolia oblonga Robledo, et al., 2015

Infderefolia isp. A nov.

Infderefolia isp. B nov.

Infderefolia isp. C nov.

Infderefolia isp. D nov.

Minaciones

Subgrupo Paleominida Vjalov, 1975

Familia Paleominidae Vjalov, 1975

Ichonógeno *Cuniculonomus* (Givulescu, 1984) Robledo et al., 2016

Cuniculonomus parallelus (Givulescu, 1984) Robledo et al., 2016

Cuniculonomus saltensis Robledo et al., 2016

Ichonógeno *Stigmellites* (Kernbach, 1967) Robledo et al., 2016

Stigmellites serpentina (Kozlov, 1988) Robledo et al., 2016

Stigmellites vitatus Robledo et al., 2016

Stigmellites pervenae Robledo et al., 2016

Ichonógeno *Loconomus* (Straus, 1977)

Loconomus vitis (Straus, 1977)

Loconomus isp. A nov.

Loconomus isp. B nov.

Ichonógeno MI-1

MI-1 isp. A nov.

Picaduras

Ichonógeno PI-1 nov.

PI-1 isp. A nov.

PI-1 isp. B nov.

PI-1 isp. C nov.

Oviposiciones

Grupo Paleoovididea Vasilenko, 2005

Subgrupo Paleoovoida Vasilenko, 2005

Familia Paleoovoididae Vasilenko, 2005

Ichnogénero *Paleoovoidus* Vasilenko, 2005

Paleoovoidus rectus Vasilenko, 2005

Paleoovoidus isp. A nov.

Agallas

Grupo Paleogallidea Vasilenko, 2007b

Subgrupo Paleogallida Vasilenko, 2007b

Familia Paleogallidae Vjalov, 1975

Ichnogénero *Paleogallus* Vjalov, 1975

Paleogallus isp. A nov.

Paleogallus isp. B nov.

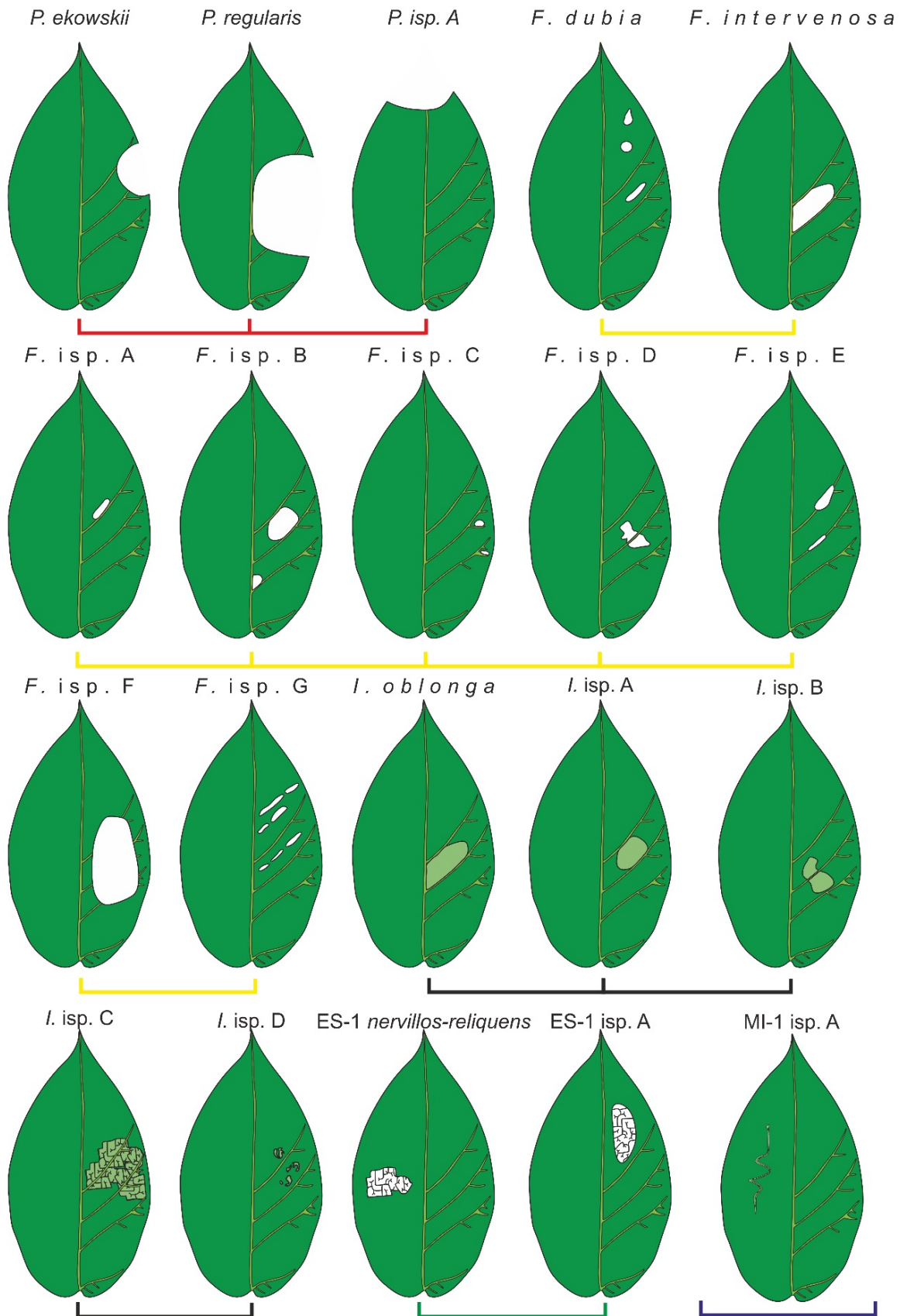
Paleogallus isp. C nov.

Paleogallus isp. D nov.

Paleogallus isp. E nov.

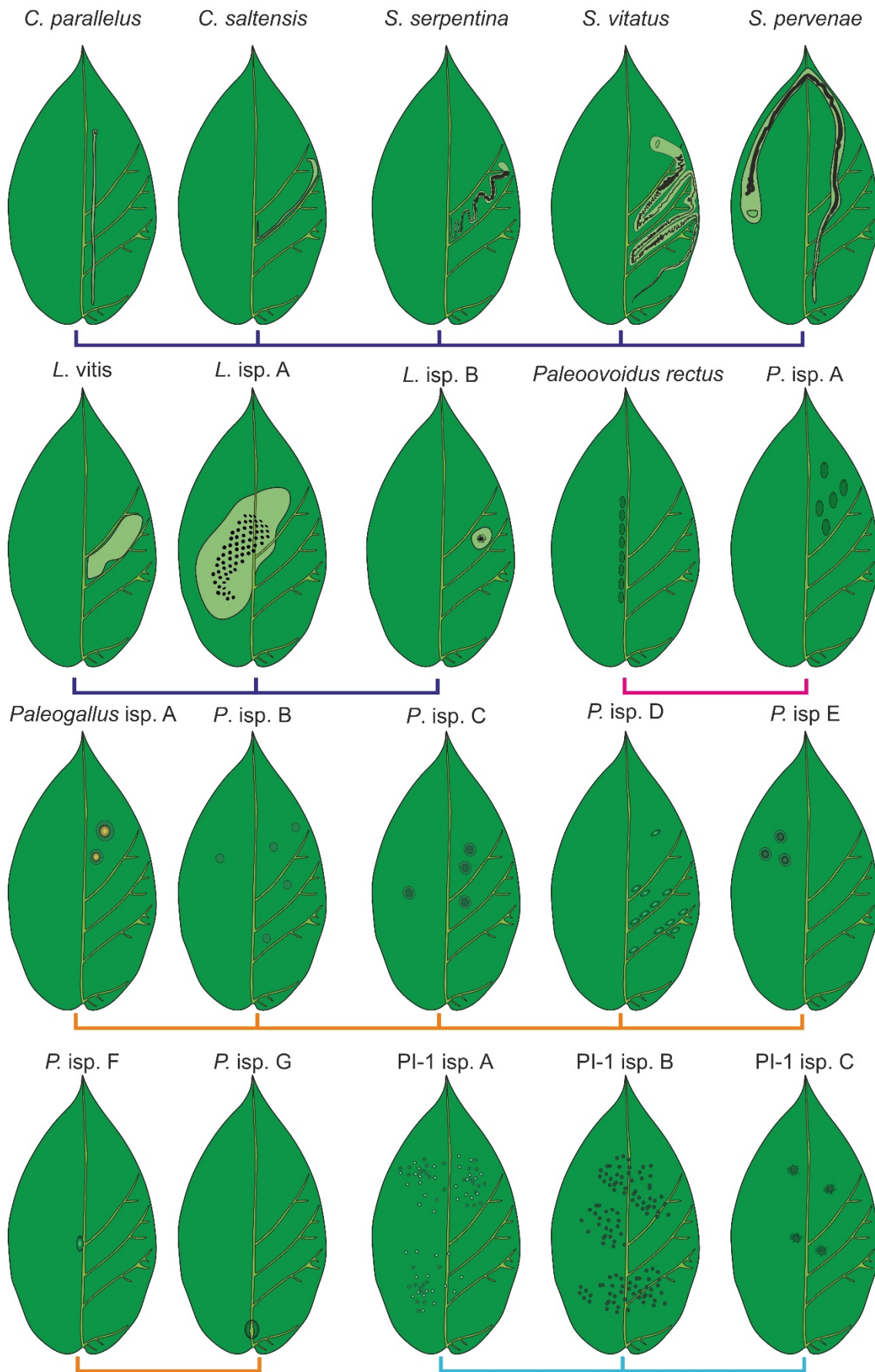
Paleogallus isp. F nov.

Paleogallus isp. G nov.



Descripción de las líneas: — Excisiones marginales; — Excisiones no marginales; — Excisiones en ventana; — Esqueletonizaciones; (continúa)

Gráfico 5: Esquema de cada una de las icnoespecies identificadas. Las líneas coloreadas agrupan a las icnoespecies según el tipo de FFG. Continúa en la hoja siguiente.



(continúa) ■ Minaciones; ■ Oviposiciones; ■ Agallas; ■ Picaduras

IV.II DESCRIPCIONES SISTEMÁTICAS

IV.II.I. Excisiones

IV.II.I.I. Excisiones marginales

Subfamilia Phagophytichninae Vjalov, 1975

Ichnogénero tipo: *Phagophytichnus* van Amerom 1966; p. 182, figs. 1 – 3.

Diagnosis Enmendada: Cortes exclusivamente marginales. De forma y tamaño variados; pueden localizarse en cualquier región de la hoja, desde la base hasta el ápice, pero siempre sobre el borde, de forma que constituyan cortes abiertos.

Comentarios: la diagnosis es enmendada porque Vjalov (1975) solo describe a la subfamilia como trazas de herbivoría en hojas (Diagnosis modificada de Vasilenko, 2006).

Ichnogénero ***Phagophytichnus*** van Amerom, 1966

Las sinonímias propuestas fueron realizadas por el tesista, en ellas solo se tuvieron en cuenta los registros posteriores al 2010 o aquellos que no han sido agregados en una compilación anterior realizada por Sarzetti (2010).

“Bite marks” Kerp (1988), p. 318, lámina 33, fig. 1

“Marginal insect feeding trace” Ash, 2009; p.31, lámina 2, fig. 6

“Marginal bite mark” Ash, 2009; p.37, lámina 5, figs. 14 y 17

“Marginal feeding” Currano et al., 2010; p. 549, lámina 1, fig. C

“Continuous marginal nibbles” Prokop et al., 2010; p. 906, lámina 2, fig. B

“Cuspate margin feeding” Wappler, 2010; p. 543, lámina 2, figs. b, c, e, g e i

“Margin feeding” Sunderlin et al., 2011; p. 341, lámina 5, fig. D

- “Cuspate margin feeding”** Wappler y Denk, 2011; p. lámina 2, figs. A y B
- “Estruturas de alimentação de margem”** Braz et al., 2011; p. 212, lámina 3, figs. 3a1 y 3a2
- “Discontinuous marginal damage”** Cariglino y Gutiérrez, 2011; p. 106, lámina 2, figs. 1-3 y lámina 3, figs. 1-4
- “Margin damaged by insects”** Srivastava y Agnihotri, 2011; p. 201, lámina 1, figs. a-e, g-j y p
- “Marcas mandibulares”** Horn et al., 2011; p. 89, fig. 2A
- “Extensive margin feeding”** Wappler y Denk, 2011; p. lámina 2, figs. A y B
- “Margin feeding”** Pinheiro et al., 2012; p. 118, lámina 1, figs. 1, 2 y 4
- “Marginal feeding”** Paik et al., 2012; p. 9, lámina 3, fig. 9
- “Marginal feeding traces”** Pott et al., 2012; p. 57, lámina 4, figs. 1-6
- “Dispersed marginal feeding”** Knor et al., 2012; p. 105, lámina 2, fig. L
- “Margin excisions”** Wappler et al., 2012; p. 2, lámina 1, fig. I
- “Extensive insect-chewing damage”** Carvalho et al., 2013; p. 1837, lámina 4, fig. A
- “Terminal feeding traces”** Edirisooriya y Dharmagunawardhane, 2013; p. 3-4, figs. A-H
- “Marginal feeding”** Gallego et al., 2014; p. 103, lámina 2, figs. 1-6
- “Margin feeding”** Schachat et al., 2014; p. 859, lámina 2, figs. A-H
- “Margin feeding”** Knor et al., 2015; p. 55, lámina 1, figs. 5, 7 y 8
- “Margin feeding”** Pinheiro et al., 2015; p. 616, lámina 1, figs. A-G, I y J
- “External foliage feeding”** Wappler et al., 2015; p. 12, lámina 2, figs. A, E, F, H e I
- “Escisiones marginales”** Aquino et al., 2015; p. 8, lámina 2, figs. 1a y b
- “Leaf-margin feeding”** McLoughlin, 2015; p. 944, lámina 2, figs. A-N y p. 946, lámina 3, figs. A-L.
- “Margin feeding”** Adroit et al., 2016; p. 80, lámina 2, fig. G

Iconoespecie tipo: Phagophytichnus ekowskii van Amerom 1966; p. 182, figs. 1 – 3.

Diagnosis: Excisiones marginales que remueven todas las capas de tejido, en ocasiones también las venas secundarias y primarias son retiradas.

***Phagophytichnus ekowskii* van Amerom, 1966**

(Lámina 1, Figs. 1-8)

“Type KF2” Stephenson, 1991; p. 362, lámina 1, fig. 2

“Type TF3” Stephenson, 1991; p. 366, lámina 3, fig. 2

“Type TF4” Stephenson, 1991; p. 366, lámina 3, fig. 1, 2 y 4

“Type 1a” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. a

“Type 1d” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. d

“Type 1k” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. k

“Marginal insect feeding trace” Ash, 2009; p.31, lámina 2, fig. 6

“Marginal bite mark” Ash, 2009; p.37, lámina 5, figs. 14 y 17

“Shallow cusate margin feeding (DT12)” Prevec et al., 2009; p. 481, lámina 10, figs. 1 y 3

“Margin feeding” Sunderlin et al., 2011; p. 340, fig. 5D

“Dispersed marginal feeding” Knor et al., 2012; p. 105, lámina 2, fig. L

“Terminal feeding traces” Edirisooriya y Dharmagunawardhane, 2013; p. 3-4, figs. B, C, G, H e I

“Extensive insect-chewing damage” Carvalho et al., 2013; p. 1837, lámina 4, fig. A

“Marginal feeding” Gallego et al., 2014; p. 103, lámina 2, figs. 1, 2, 4-6

“Leaf-margin feeding” McLoughlin, 2015; p. 944, lámina 2, figs. A, B, D- F, I, J, L y N p. 946, lámina 3, figs. C, F e I

“External foliage feeding” Wappler et al., 2015; p. 12, lámina 2, figs. A, E, F, H e I.3

“Margin feeding” Pinheiro et al., 2015; p. 616, lámina 1, figs. A-G, I y J

“DT 12 (marginal feeding)” Su et al., 2015; p. 180, lámina 3, fig. b

Holotipo: *Phagophytichnus ekowskii* en una hoja de *Neuropteris praedentata* Nr. 5000, colecciones de Geologisch Bureau voor het Nederlandse Mijng gebied (Heerlen, Holanda), Foto nr. 12957. El material proviene de La Magdalena, León, España. Pennsylvaniano (Gzehlian) (van Amerom, 1966).

Paratipo: *Phagophytichnus ekowskii* en una hoja de *Neuropteris praedentata* Wagner 1965 Nr. 5001, en las colecciones Geologisch Bureau voor het Nederlandse Mijng gebied (Heerlen, Holanda). Foto nº 12958. El material proviene de La Magdalena, León, España. Pennsylvaniano (Gzehlian) (van Amerom, 1966)

Material examinado: CTES-IC 2 (Lám 1, fig. 1); 13c, f; 16j, k; 61a (Lám 1, fig. 3), 61b (Lám 1, fig. 3); 63b; 75; 77b; 84b (Lám 1, fig. 2), 84n; 103c; 109a, 109b; 117d; 127d; 142c; 149b; 163d; 164; 175a - c; 177d; 178f, g; 180; 181; 183 (Lám 1, fig. 4); 184a; 186a; 196; 228 (Lám 1, fig. 5); 248 (Lám 1, fig. 6); 266a (Lám 1, figs. 7 y 8).

Diagnosis: excisiones marginales de forma semicircular a ovaladas, ocasionalmente oblongas a rectangulares, ubicadas en la región central de la lámina, con remoción de todas las capas de tejido foliar, en algunos casos con eliminación de las venas secundarias, las venas primarias nunca son consumidas. Los bordes de cortes generalmente lisos a festoneados y con restos de venación, profundidad del corte leve (Sarzetti, 2010).

Comentarios: esta icnoespecie se diferencia de las otras del icnogénero, porque en este caso los cortes son poco profundos, se hallan siempre en la región central del borde de la lámina y su forma varía desde semicirculares a rectangulares.

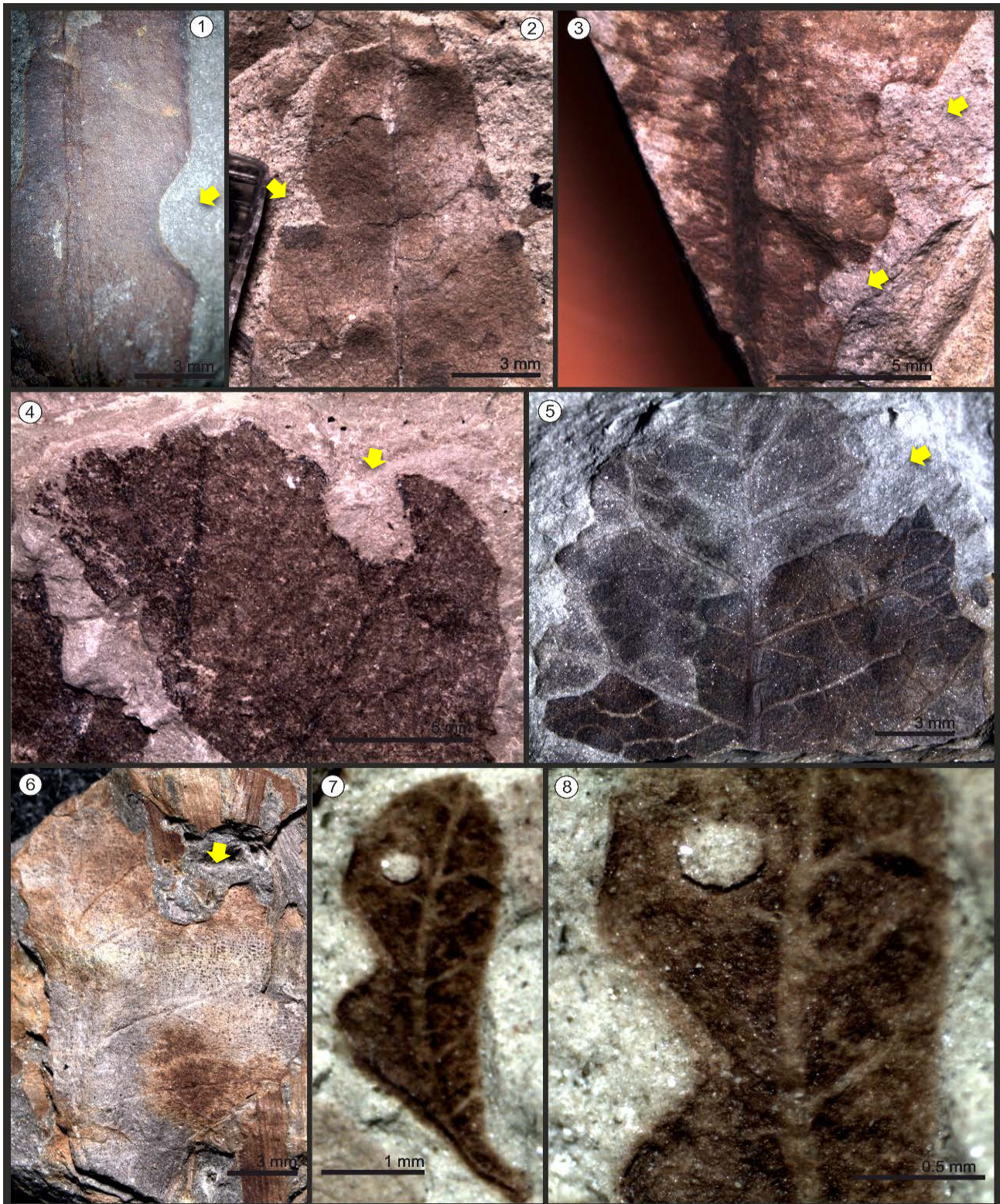


Lámina 1: *Phagophytichnus ekowskii*: fig. 1.- CTES-IC 2, hallada en una hoja de *Sapium haematospermoides*; fig. 2.- CTES-IC 84b, en una hoja de *Nectandra saltensis*; fig. 3.- CTES-IC 61a y CTES-IC 61b, ejemplares sobre una angiosperma indeterminada; fig. 4.- CTES-IC 183, espécimen identificado en *Malvaciphyllum quenquiadensis*; figs. 5 y 6.- CTES-IC 228 y 248 respectivamente, sobre hojas de *Schinus herbstii*; figs. 7 y 8.- CTES-IC 266a, espécimen hallado en una hoja de *Chamaeschrista* sp.; fig. 8.- Detalle de la figura 7.

Descripción: Cortes semicirculares a ovalados (CTES-IC 2; 13c, f; 16j, k; 61a, b; 63b; 75; 77b; 84b; 103c; 109a; 117d; 149b; 163d; 175a, b; 178f; 180; 184a; 186a; 196; 228; 248; 266a), a veces oblongos (CTES-IC 84n; 127d; 142c; 178g; 181; 183) o rectangulares (CTES-IC 109b; 164; 175c; 177d). El borde de los cortes es generalmente liso (CTES-IC 2; 13c, f; 16k; 61a, b; 75; 77b; 84b, 84n; 103c; 109a; 127d; 142c; 163d; 164), aunque en ocasiones se pueden observar bordes festoneados (CTES-IC 109b; 117d; 175a; 177d), crestas hacia el interior de la lámina (CTES-IC 16j; 63b; 149b) y/o restos de venación remanente (CTES-IC 183). Los tamaños varían desde 0.85 mm (CTES-IC 186a) de diámetro hasta los 18.9 mm (CTES-IC 63b). Alcanzando una profundidad hasta de 8.36 mm. En ocasiones, sobre el borde de corte se observan crestas semicirculares (cortes más pequeños) que pueden disponerse de forma aislada (CTES-IC 16j) o en conjunto y que pueden alcanzar los 0.6 mm de diámetro (CTES-IC 61b). Las trazas se hallan mayormente en la zona central del borde laminar y a veces se encuentran en secuencias de dos o más cortes sucesivos (CTES-IC 13c, f; 16j, k; 61a, b). En todos los casos se observa un tejido más oscuro que tiene diferentes grados de desarrollo y puede alcanzar hasta 0.6 mm de espesor (CTES-IC 2).

Phagophytichnus regularis (Vasilenko, 2005) Sarzetti 2010

(Lámina 2, Figs. 1-8)

“Type KF8” Stephenson, 1991; p. 362, lámina 1, fig. 3 y 5

“Type 1b” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. b

“Type 1c” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. c

“Type 1g” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. g

“Dispersed marginal feeding” Prokop et al., 2010; p. 906, lámina 2, fig. c

“Dispersed marginal feeding” Knor et al., 2012; p. 105, lámina 2, fig. L

“**Margin feeding**” Pinheiro et al., 2012; p. 118, lámina 1, figs. 2 y 5

“**Margin feeding**” Knor et al., 2015; p.55, lámina 1, figs 7

“**Leaf-margin feeding**” McLoughlin, 2015; p. 944, lámina 2, figs. K y M y p. 946, lámina 3, figs. B e I.

Holotipo: PIN, no. 4626/477, *Pinovulnus regularis* sobre una hoja de *Pityophyllum* sp., material depositado en las colecciones del Paleontological Institute (PIN), Russian Academy of Sciences. Chernovskie Kopi. Procedente de la localidad de Transbaikalia, Rusia. Jurásico tardío-Cretácico temprano (Vasilenko, 2005).

Material examinado: CTES-IC 16i; 81; 108a, b (Lám 2, fig. 1); 149c; 161a (Lám 2, figs. 2 y 6), b (Lám 2, figs. 2 y 5); 184 (Lám 2, fig. 3); 185 (Lám 2, figs 7 y 8); 186c (Lám 2, fig. 4).

Diagnosis: Excisiones marginales que se extienden desde uno de los márgenes laterales de la lámina foliar hasta contactar la vena principal, con eliminación de todos los órdenes de venación, excepto esta última. Ocasionalmente las venas secundarias tampoco son consumidas (Sarzetti, 2010).

Comentarios: esta icnoespecie es diferente de *P. ekowskii* porque en este caso el corte llega hasta la vena media y a su vez difiere de *P. isp.* A porque la primera no se localiza en la zona apical de la hoja.

Descripción: cortes individuales de forma semicircular (CTES-IC 185) a subrectangular (CTES-IC 16i; 108a, b; 161b; 186c). Estas trazas alcanzan la vena media, a veces eliminando todo el tejido, incluso las venas secundarias (CTES-IC 16i; 81; 108b), o en ocasiones solo el tejido entre estas venas (CTES-IC 108a; 161a, b; 184; 186c). Las medidas varían entre los 2.44 mm (CTES-IC 185) y los 16.39 mm de largo. En los casos donde la traza no está limitada entre dos venas secundarias, solamente una vena es removida. El borde del corte queda delimitado por un tejido necrótico oscuro que no

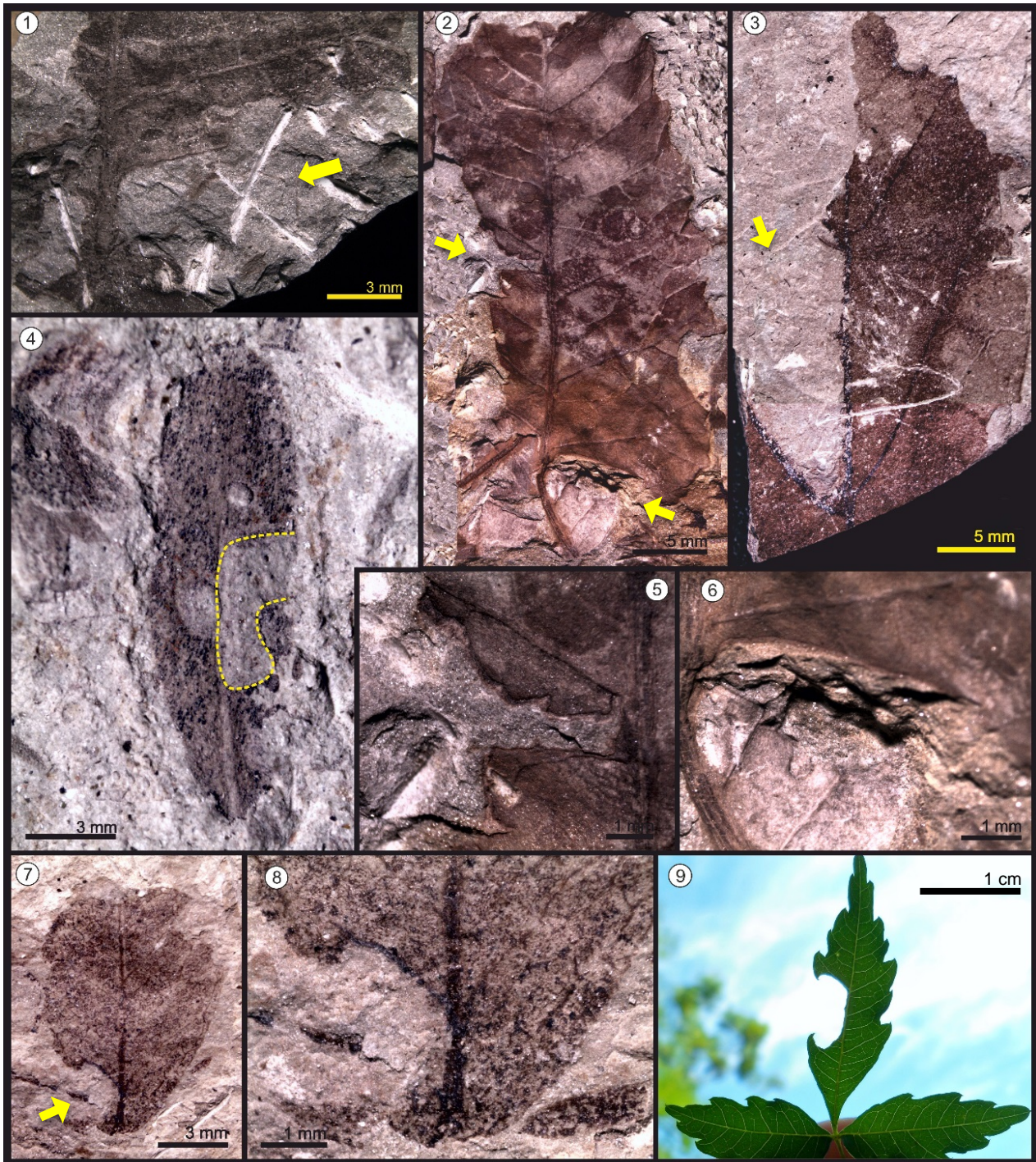


Lámina 2: *Phagophytichnus regularis*: figs. 1, 2, 5 y 6.- CTES-IC 108b, CTES-IC 161a y CTES-IC 161b respectivamente, excisiones halladas en hojas de *Schinus herbstii*; fig. 3.- extensa excisión en *Malvaciphyllum quenquiadensis*; fig. 4.- CTES-IC 186c, traza identificada en una angiosperma indeterminada, posiblemente un foliolo; figs. 5 y 6.- CTES-IC 161b y 161a respectivamente, detalles de la figura 2; figs. 7 y 8.- CTES-IC 185, sobre una hoja indeterminada, posiblemente *Mirciophyllum*; fig. 8.- Detalle de la figura 7; fig. 9.- Hoja actual de *Allophylus edulis* (Sapindaceae) donde se puede observar una lesión similar a *P. regularis*.

presenta un gran desarrollo, midiendo un máximo de 0.27 mm de espesor (CTES-IC 161b).

***Phagophytichnus isp. A* Sarzetti, 2010**

(Lámina 3, figs. 1-9)

“Type 1h” Lang, 1996; p. 73, lámina 3.6, fig. h

“Marginal feeding traces” Pott et al., 2012; p. 57, lámina 4, figs. 1-6

“Terminal feeding traces” Edirisooriya y Dharmagunawardhane, 2013; p. 3-4, figs. A, C, D, F y G

“Marginal feeding” Gallego et al., 2014; p. 103, lámina 2, figs. 3

“Extensive insect-chewing damage” Carvalho et al., 2013; p. 1837, lámina 4, fig. A

“Leaf-margin feeding” McLoughlin, 2015; p. 944, lámina 2, figs. G y N y p. 946, lámina 3, figs. A, D, G I y H.

Holotipo: BAR 4672(a) en una hoja de “dicotiledónea” BAR 4672, localidad de Río Pichileufú, Formación Ventana, Provincia de Río Negro, Eoceno Medio. Material depositado en el Museo Paleontológico “Asociación Paleontológica Bariloche”, Río Negro, Argentina,

Material examinado: CTES-IC 1 (Lám. 3, fig. 1); 60b (Lám. 3, fig. 4); 80d (Lám. 3, fig. 3); 87 (Lám. 3, fig. 9); 142b; 174d (Lám. 3, fig. 5); 177c (Lám. 3, fig. 8); 179 (Lám. 3, fig. 7); 233 (Lám. 3, fig. 2); 265a; 272 (Lám. 3, fig. 6).

Diagnosis: Excisiones marginales de forma variada que ocurren en la zona apical de la hoja, todos los grados de venación pueden ser removidos, incluso la vena media (Sarzetti, 2010).

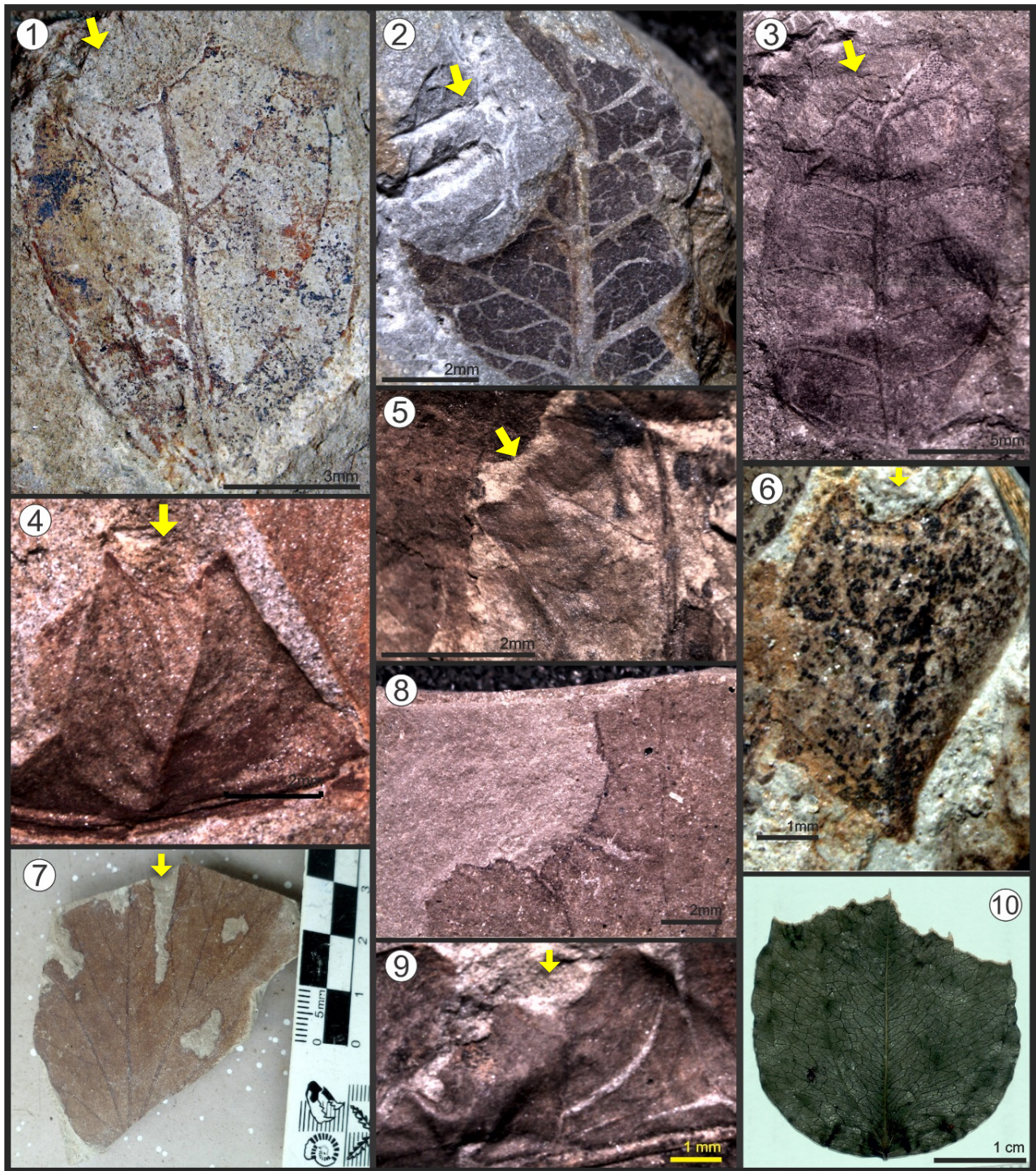


Lámina 3: *Phagophytichnus* isp. A; fig 1.- CTES-IC 1, en una hoja de *Nectandra saltensis*; figs. 2 y 3.- CTES-IC 233 y 80d, en hojas de *Schinus herbstii*; figs. - 4, 5 y 9. CTES-IC 60b, 174d y 87 respectivamente, en pinnas de *Thelypteris interrupta*; fig. 6.- CTES-IC 272, sobre una hoja de angiosperma indeterminada; figs. 7 y 8.- CTES-IC 179 y 177c ; fig. 10. ejemplar actual de *Smilax* sp. (Smilacaceae) mostrando daños semejantes a *Phagophytichnus* isp. A.

Comentarios: la icnoespecie se diferencia de las demás porque las trazas se hallan sobre el ápice. Por otro lado, ésta es la única icnoespecie del icnogénero donde también son removidas las venas primarias.

Descripción: Las trazas se hallan generalmente en la zona apical (CTES-IC 1; 60b; 87; 174d; 272), ocasionalmente se extienden hacia la región central de la lámina (CTES-IC 80d; 233; 265a). Los bordes de los cortes son semicirculares, aunque no siempre se observan como un solo corte (CTES-IC 87; 142b), en ocasiones se observan como una secuencia de dos o más cortes semicirculares consecutivos (CTES-IC 1; 80d; 272). Menos comunes son los bordes de cortes irregulares (CTES-IC 60b). El ángulo de arco de los cortes es siempre abierto, superando los 180°. Los cortes son netos, es decir que no se hallaron ejemplares con restos de venación u otro tipo de tejido remanente. El rango en el tamaño del corte va desde los 1.93 mm de largo x 0.71 mm de ancho (CTES-IC 272), hasta los 10.20 mm de largo x 4.33 mm de ancho (CTES-IC 179).

IV.II.I.II. Excisiones no marginales

Subfamilia Folifenestrinae Vasilenko, 2007a

Ichnogénero tipo: *Folifenestra* Vasilenko, 2007a; p. 210, lámina 12, figs. 6 y 7

Diagnosis Enmendada: Excisiones de forma variada que se hallan rodeadas completamente por el tejido foliar. En el interior de estas trazas, todas las capas de tejido son removidas.

Comentarios: Esta subfamilia se diferencia de las demás porque los cortes nunca se hallan en el borde la lámina y además todo el tejido en el interior de las trazas es consumido.

Icnogénero *Folifenestra* Vasilenko, 2007a

- “Reihenförmige Durchlöcherungen”** Berger (1953), p. 322, fig. 1
- Phagophytichnus* Straus, 1977; p. 65, fig. 70
- Phagophytichnus* Givulescu, 1984, p. 129, lámina. I, fig. 1, 7
- “Non-marginal feeding”** Chaloner et al., 1991; p. 180, fig. 1
- “Internal holes”** Scott, 1991; p. 59, fig. 2
- “Non-marginal feeding traces”** Stephenson y Scott, 1992; p. 545, fig. 2
- “Linear cuts”** Johnston, 1993; p. 80, lámina. 3, fig. 17
- “Hole feeding”** Labandeira et al., 1995; p. 447
- “Non-marginal excisions”** Ash, 1997; p. 241, lámina 3, figs. J y K
- “Orificio de alimentación”** Castro, 1997; p. 56, Lam. I, fig. 3, 3a
- “Hole feeding traces”** Beck y Labandeira, 1998; p. 143, lámina 1, figs. 1-10
- “Non-marginal hole feeding”** Trout et al., 2000; p. 219
- “Hole feeding damages”** Labandeira, 2002a; p. 36, fig. 5
- “Hole feeding damages”** Labandeira, 2002b; p. 44, fig. 2
- “Hole feeding damages”** Labandeira, 2002c; p. 301, fig. 3
- “Central feeding”** Zherikhin, 2002; p. 320, fig. 473
- “Escisiones ovoidales a lobuladas”** Gallego et al., 2003; p. 33
- “Non-marginal feeding traces”** Glasspool et al., 2003; p. 128, lámina I, figs. 2 - 5
- “Small removals”** Adami-Rodrigues et al., 2004a; p. 116, fig. 5
- “Remoção de limbo foliar”** Adami-Rodrigues et al., 2004b; p. 98, fig. 2
- “Hole feeding traces”** Labandeira y Allen, 2007; p. 206, lámina 5, fig. 2
- “Circular hole-feeding”** Currano et al., 2008; p. 1961, fig. 1
- “Hole-feeding damage”** Smith, 2008; p. 99, lámina 6, figs. A, C, D y E

- “Non marginal bite marks”** Ash, 2009; p. 37, lámina 5, figs. 12, 13 y 18
- “Hole feeding”** Prevec et al., 2009; p. 481, lámina 10, fig. 1
- “Circular hole feeding”** Wappler et al., 2009; p. 4273, lámina 1, figs. a y b
- “Marcas de herbivoría”** Braz et al., 2010; p. 79
- “Hole feeding”** Prokop et al., 2010; p. 906, lámina 2, fig. a
- “Hole feeding”** Wappler et al., 2010; p. 543, lámina 2, figs. A y F
- “Circular herbivory damage”** Cariglino y Gutiérrez, 2011; p. 109, lámina 5, fig. 4
- “Agujero de alimentación”** Horn et al., 2011; p. 90, lámina 2, figs. C-F
- “Hole feeding traces”** Srivastava y Agnihotri 2011; p. 203, lámina 2, figs. e y f
- “Circular perforations”** Wappler y Denk, 2011; p. 287, lámina 2, fig. C
- “Oval-shaped feeding holes”** Wappler y Denk, 2011; p. 287, lámina 2, fig. D
- “Hole feeding”** Paik et al., 2012; p. 9, lámina 3, figs. 1 - 8
- “Hole feeding”** Pinheiro et al., 2012; p. 118, lámina 1, fig. 11
- “Hole feeding”** Gallego et al., 2014; p.103, figs. 2(3) y 3
- “Escisiones no marginales”** Aquino et al., 2015; p. 9, lámina 1, figs. 3a, b y 4a, b
- “Hole feeding”** Gunkel y Wappler, 2015; p. 64, lámina 4, figs. c y d
- “Hole feeding”** Knor et al., 2015; p. 55, lámina 1, figs. 6 y 9
- “Hole feeding”** McLoughlin et al., 2015; p. 946, lámina 2, fig. k
- “Hole feeding traces”** Pinheiro et al., 2015; p. 616, 617, láminas 1 y 2
- Folifenestra*** Robledo et al., 2015; p. 229, lámina 2, figs. A - G
- “Hole feeding”** Su et al., 2015; p. 180, lámina 3, fig. A
- “Hole feeding”** Wappler et al., 2015; p. 12, lámina 2, figs. B-D
- “Hole (DT78)”** Adroit et al., 2016; p. 80, lámina 2, fig. f.

Ichnoespecie tipo: *Folifenestra dubia* por monotipia, Vasilenko, 2007a; p. 210, lámina 12, figs. 6 y 7

Diagnosis: Excisiones variables en forma y tamaño, agrupadas o aisladas, ocupando parte o todo el espacio entre dos venas secundarias. El margen de la perforación está rodeado por un tejido que varía en espesor.

***Folifenestra dubia* Vasilenko, 2007a**

(Lámina 4, figs. 1-8)

Phagophytichnus circumsecans Straus, 1977; p. 76, lámina 3, fig. 70

Phagophytichnus nigromarginatus Straus, 1977; p. 76, lámina 3, fig. 68

Phagophytichnus circumsecans Givulescu, 1984; p. 138, lámina 5, fig. 2

Phagophytichnus nigromarginatus Givulescu, 1984; p. 134, lámina 1, fig. 1

“Hole feeding traces” Beck y Labandeira, 1998; p. 143, lámina 1, figs. 1-10

“Central feeding” Zherikhin, 2002; p. 320, fig. 473

“Hole feeding traces” Labandeira y Allen, 2007; p. 206, lámina 5, fig. 2

“Hole-feeding damage” Smith, 2008; p. 99, lámina 6, fig. C

“Circular hole feeding” Wappler et al., 2009; p. 4273, lámina 1, figs. a y b

“Agujero de alimentación” Horn et al., 2011; p. 90, lámina 2, figs. C-F

“Hole feeding” Paik et al., 2012; p. 9, lámina 3, fig. 1

“Hole feeding” Gunkel y Wappler, 2015; p. 64, lámina 4, fig. d

“Hole feeding” Su et al., 2015; p. 180, lámina 3, fig. A

“Hole feeding” Wappler et al., 2015; p. 12, lámina 2, figs. C y D

Holotipo: PIN, no. 3321/11, excisión no marginal en una hoja de *Pursongia* sp., Distrito de Velikii Ustyug, Tatariano (Pérmico Superior), Severodviniano Superior, Formación Poldarsa, Rusia (Vasilenko, 2007a).

Material examinado: CTES-IC 3a (Lám. 4, fig. 1), b; 5; 8a - e, h; 9a, 9c - e; 18d; 20a - c; 23; 25c; 28; 59g; 65f, l; 71f, 71j; 72a, b; 73b; 74b - h; 84d, f, h, i, k; 101c (Lám. 4, fig. 2); 103a; 104a, b; 105a (Lám. 4, fig. 4); 113; 121a - i; 125b; 127a, b, c; 128l - q; 129c, g, l, m; 155a, f; 165a, b; 171a - d; 172a - d, f; 178a, d, e; 187e; 190a (Lám. 4, fig. 3), d, e, 190f, g, i; 193a - c; 195a (Lám. 4, fig. 6) - d; 197; 199b; 201c (Lám. 4, fig. 5); 203; 208; 214; 217 (Lám. 4, fig. 7); 226a; 230b; 237a; 242; 243b; 253a - c; 254b; 276a (Lám. 4, fig. 8), b (Lám. 4, fig. 8), c.

Diagnosis Enmendada: Excisiones circulares a elípticas que se hallan entre las venas de primer y segundo orden y nunca contactan con ellas. Se disponen en cualquier parte de la hoja; generalmente poseen un tejido de reacción bien desarrollado.

Comentarios: la diagnosis de *Folifenestra dubia* es enmendada porque el autor no define ningún carácter distintivo de esta icnoespecie, solo describe la presencia de un tejido de reacción bien desarrollado. *F. dubia* se diferencia de las demás icnoespecies por su forma y porque no se hallan asociadas a las venas de las hojas.

Descripción: Excisiones no marginales principalmente circulares (CTES-IC 8b - h; 20a, b, c; 84k; 121d; 125b; 171a) a elípticas (CTES-IC 3a; 5; 9a, c - e; 18d; 84d; 121b; 165a; 178d; 276a), raramente poligonales o alargadas (CTES-IC 8a; 25c; 127a; 190a, i; 193c), que varían desde los 0.38 mm de diámetro máximo (CTES-IC 74b) hasta los 8.57 mm (CTES-IC 178e). Frecuentemente se disponen cerca de la vena media, siendo muy raros los casos donde se hallan cerca del margen (CTES-IC 105a, b; 254a, 254b). Las excisiones nunca contactan con las venas primarias y/o secundarias. En el interior del

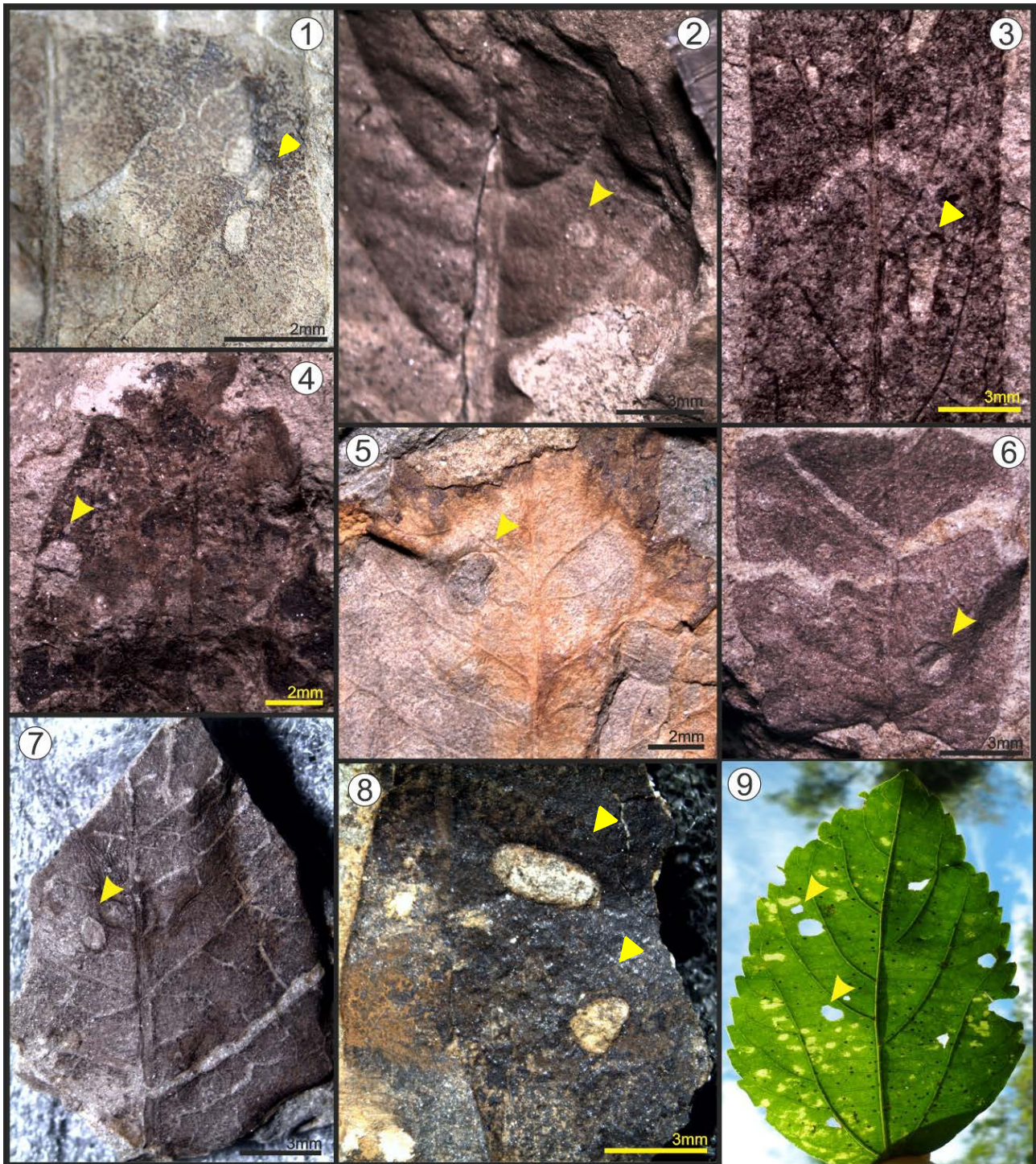


Lámina 4: *Folifenestra dubia*: figs.- 1 y 4. CTES-IC 3a y CTES-IC 105a respectivamente, en hojas de *Nectandra saltensis*; fig. 2.- CTES-IC 101c, en una hoja de *Inga* sp.; fig. 3.- CTES-IC 190a, sobre una hoja de *Sapium haematospermoides*; figs. 5 y 7.- CTES-IC 201c y CTES-IC 217 respectivamente, en hojas de *Schinus herbstii*; fig. 6.- CTES-IC 195a, en una hoja de angiosperma indeterminada; fig. 8.- CTES-IC 276a y CTES-IC 276b en una hoja de *Cedrela fissiliformis*; fig. 9.- Hoja actual de *Celtis tala* (Ulmaceae) mostrando excisiones no marginales semejantes a *Folifenestra dubia*.

corte no permanece ningún tipo de tejido, excepto ocasionalmente restos de venas terciarias (CTES-IC 105a). El tejido de reacción puede observarse como un pequeño engrosamiento (CTES-IC 208, 121d), hasta un tejido bien desarrollado de aproximadamente medio milímetro de espesor y una coloración oscura, diferente al resto de la lámina foliar (CTES-IC 203, 214, 217).

Folifenestra intervenosa Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2015

(Lámina 5, figs. 1-7)

Fenusites parrotiae Straus, 1977; p. 75, lámina 2, fig. 11

Profenusa pygmaea Straus, 1977; p. 79, lámina 6, fig. 74

Fenusites betulacerum Givulescu, 1984; p. 139, lámina VI, fig. 2

“Hole feeding” Wappler et al., 2010; p. 543, lámina 2, fig. F

“Circular perforations” Wappler y Denk, 2011; p. 287, lámina 2, fig. C

“Hole feeding” Paik et al., 2012; p. 9, lámina 3, figs. 3 y 5

“Hole feeding” McLoughlin et al., 2015; p. 946, lámina 2, fig. k

“Hole (DT78)” Adroit et al., 2016; p. 80, lámina 2, fig. f

Holotipo: CTES-IC 35a (Lám. 5, fig. 3), en una pinna de *Thelypteris interrupta* (CTES-PB 14142), material procedente de la Localidad Peñas Blancas, Formación Palo Pintado, Mioceno Superior, en la Provincia de Salta (Robledo et al., 2015).

Paratipo: CTES-IC 34a (Lám. 5, figs. 4 y 5), sobre una pinna de *Thelypteris interrupta* (CTES-PB 14141) el ejemplar proviene de la Localidad de Peñas Blancas, Formación Palo Pintado, Mioceno Superior, en la Provincia de Salta (Robledo et al., 2015).

Material examinado: CTES-IC 11t (Lám. 5, figs. 6 y 7), u - dd; 32b, f; 34a - h (figs. 4 y 5), i - t; 35a - p; 36ss - uu; 37 (Lám. 5, figs. 1 y 2); 38g, h, l - s; 39b, c; 52a, b, d - p, s - dd; 53a - m; 62a, c; 64a - d, g - n, p - s; 65a - e, g - i; 66a - l; 67a - e; 68d - h; 69a, d, e; 86a, b; 90b, c; 91a - c, h; 102g; 103d - f; 106a - e; 110d, g, h, k - r; 115a - d; 117b, c, k; 118a, b; 119b - f; 128f, g; 160a; 161g - m, r - t, x, y, hh, ii, uu; 168d; 169b, d; 170c, d; 170i; 174a - c; 220c; 229c, d, f, g; 231a - g, m, n, o; 243k; 255a, b; 256b, c; 257b - f; 262c; 268a - d; 273; 284f, g, k, l; 285d; 286c, d, f, g; 288.

Diagnosis: excisiones de forma oblonga y extremos redondeados que ocupan casi todo el espacio entre dos venas secundarias. Estas venas nunca son removidas. El extremo proximal de las trazas siempre está en contacto con la vena media y el distal nunca alcanza el margen de la hoja. Los márgenes laterales de las trazas siempre están en contacto con las venas secundarias (Robledo et al., 2015).

Comentarios: *Folifenestra intervenosa* difiere del resto de las icnoespecies porque en ella las trazas presentan una forma generalmente oblonga, y contactan con tres venas de gran calibre (dos venas secundarias y la vena media).

Descripción: las trazas son de forma oblonga, con los extremos redondeados; solo en ocasiones algunos de estos extremos son rectos (generalmente el que se encuentra en contacto con la vena media) (CTES-IC 37a; 38g, n, r; 39b); se hallan tanto en una

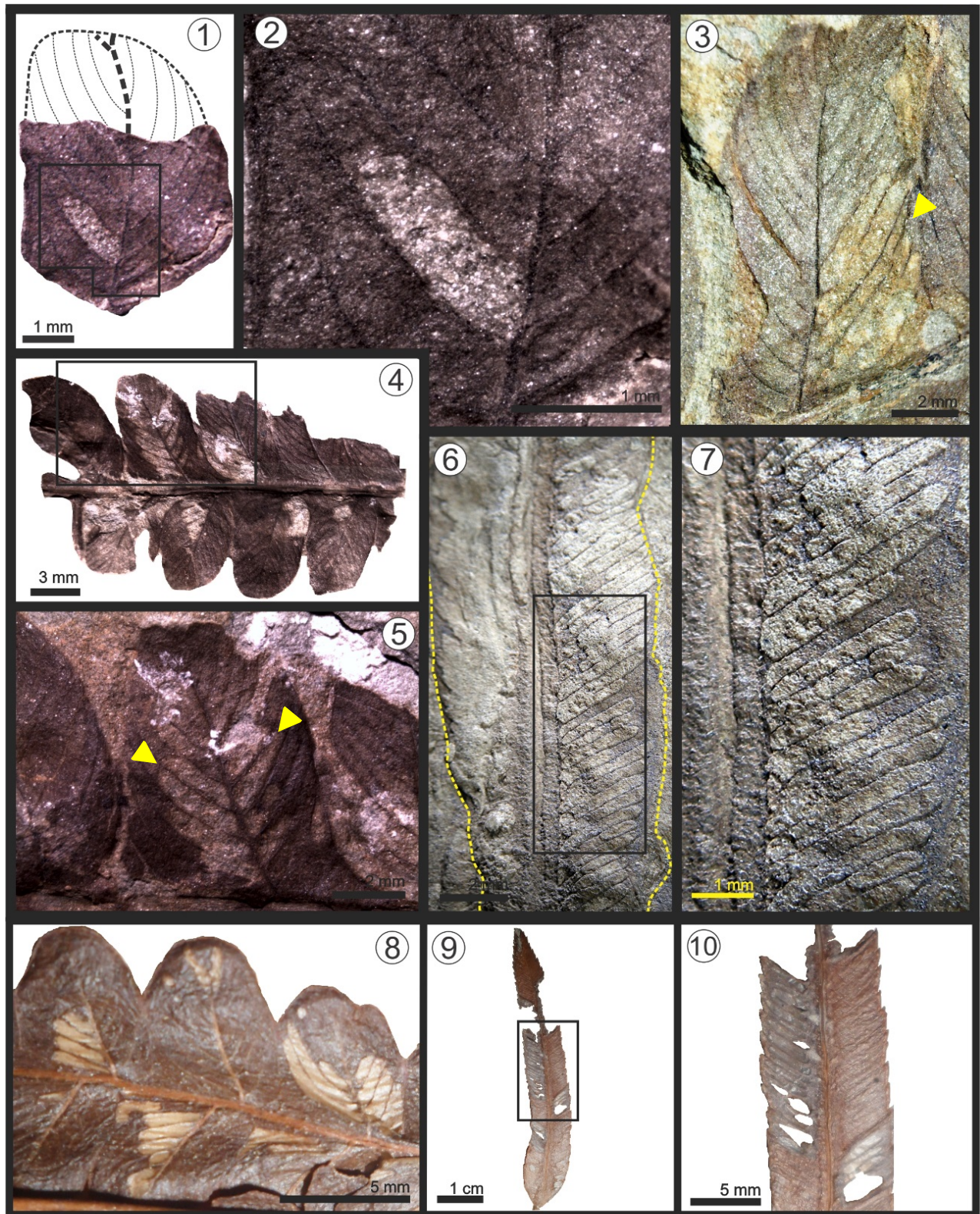


Lámina 5: *Folifenestra intervenosa*: figs. 1 a 5.- CTES-IC 37, CTES-IC 35a-e (CTES-IC 35a, Holotipo) y CTES-IC 34h-p respectivamente, en pinnas de *Thelypteris interrupta*; figs. 2 y 5.- Detalle de las figuras 1 y 4 respectivamente; figs. 6 y 7.- CTES-IC 11a-dd, en una pinna de *Blechnum serrulatiformis*; fig. 7.- Detalle de la figura 6; figs. 8 a 10.- Ejemplares actuales de *Thelypteris interrupta* y *Blechnum serrulatum*; Fig. 10. Detalle de la figura 9. Líneas de puntos= en la figura 1 representa una reconstrucción de la pinna y en la figura 6 indica el límite real preservado.

hemilámina, como en ambas, es decir a ambos lados de la vena media. Estas trazas frecuentemente se disponen de manera agrupada (CTES-IC 34h - p; 53a - e; CTES-IC 115a - d; CTES-IC 220a - c), encontrándose un máximo de 11 excisiones consecutivas sobre una misma lámina, separadas solo por las venas secundarias (CTES-IC 11t - dd) o también como trazas aisladas (CTES-IC 37a; 38g; 68f; 69a; 117k; 119f; 128f; 174c). Aunque son escasas las ocasiones donde estos dos tipos de disposiciones se hallan en una misma lámina (CTES-IC 66d, i, j; 67d, e). Se observan comúnmente en la región basal de la lámina. El extremo distal de las excisiones, es decir, el extremo más cercano al margen foliar, nunca contacta con dicho margen. El largo de las trazas varía desde 0.45 mm a 4.12 mm y el ancho desde 0.26 a 0.93 mm (N= 263).

***Folifenestra* isp. A nov**

(Lámina 6, figs. 1-9)

Fenusites tiliae Straus, 1977; p. 74, fig. 3

“Internal holes” Scott, 1991; p. 59, fig. 2

“Non-marginal feeding traces” Stephenson y Scott, 1992; p. 546, fig. 3c

“Non-marginal feeding traces” Glasspool et al., 2003; p. 129, lámina II, figs. 5 y 6

“Hole-feeding damage” Smith, 2008; p. 99, lámina 6, fig. A

“Circular hole feeding” Wappler et al., 2009; p. 4273, lámina 1, figs. a y b

“Hole feeding” Prokop et al., 2010; p. 906, lámina 2, fig. a

“Hole feeding” Wappler et al., 2010; p. 543, lámina 2, fig. A

“Circular excisions” Sunderlin et al., 2011; p. 340, fig. 5A.

“Hole feeding” Paik et al., 2012; p. 9, lámina 3, figs. 2 y 4

“Hole feeding” Gunkel y Wappler, 2015; p. 64, lámina 4, fig. C

“Hole feeding” Knor et al., 2015; p. 55, lámina 1, figs. 6 y 9

Holotipo: CTES-IC 16d (Lám. 6, fig. 3), en una hoja de *Schinus herbstii* (CTES-PB 12825). El material proviene de la Localidad Quebrada del Horno, Formación Palo Pintado, Mioceno Superior de la Provincia de Salta.

Paratipo: CTES-IC 264a (Lám. 6, fig. 9), en una hoja de “dicotiledónea” (CTES-PB 10927). El material proviene de la Localidad Río El Totoral, Aloformación Playa del Zorro, Mioceno Superior de la Provincia de Catamarca.

Material examinado: CTES-IC 8f, g, i (Lám. 6, figs. 1 y 2); 9b; 13a; 16d; 22a; 25a, b; 31a; 59a - f, h; 60a (Lám. 6, fig. 4); 64f; 71b, c, e; 73a, c; 74a; 76b; 78b; 84a, c, e, g, j, l; 85b; 88b; 93b; 97; 101a, b; 103b; 105b; 109b; 120a, b; 122; 125a, e; 126a - c; 129a - f; 132d, f; 141b - g; 142a; 155b - e, g, h; 161d, nn - pp, rr; 163a - c; 167a; 170a, b; 172g; 177a, b; 178b; 182; 186b; 187b - d; 188d; 191; 219; 225 (Lám. 6, fig. 7); 226b; 227a (Lám. 6, figs. 5 y 6), b; 232; 246; 252a; 258a - c; CTES-IC 259a - e; 264a; 266b; 274a; 283a (Lám. 6, fig. 8), b - d.

Diagnosis: Excisiones de forma circulares, ovaladas o en ocasiones polilobadas, que se hallan en contacto con una vena primaria o secundaria, a veces contactando con ambas venas; pueden disponerse en cualquier parte de la lámina.

Comentarios: Esta icnoespecie difiere de las restantes del icnogénero, porque en ella las trazas contactan con una vena primaria o secundaria y/o se disponen en el ángulo que forma la unión de la vena media y una vena secundaria.

Descripción: trazas predominantemente circulares a ovaladas (CTES-IC 8f, g; 9b; 16d; 22a; 59c; 60a; 73a; 74a; 76b; 84c, g, 84j; 97; 101a; 103b; 264a; 266b); y en menor

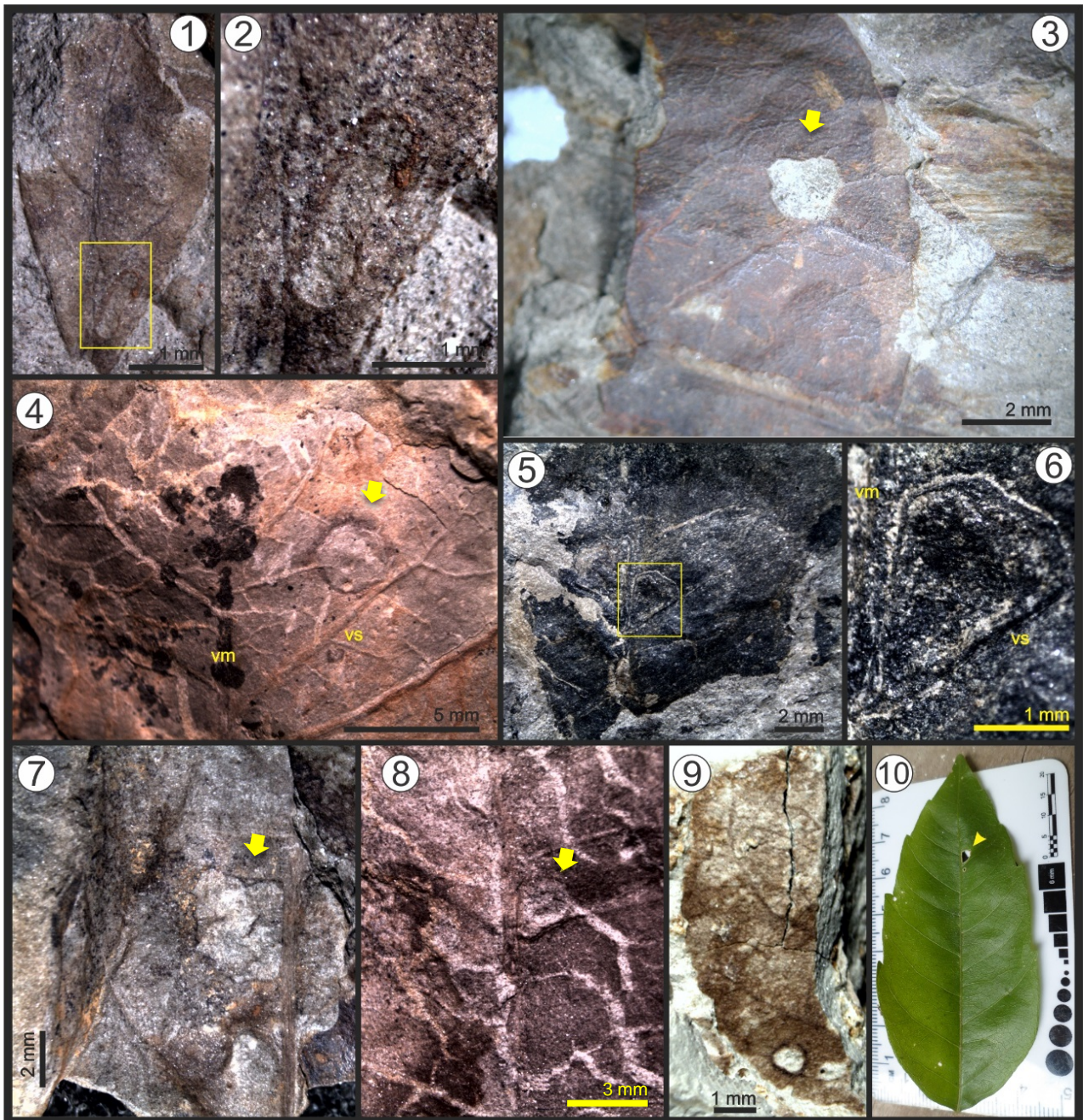


Lámina 6: **Folifenestra isp. A**: figs. 1 y 2.- CTES-IC 8i, traza hallada en una hoja de *Nectandra saltensis*; fig. 2.- detalle de la figura 1; figs. 3 a 6.- CTES-IC 16d (Holotipo), CTES-IC 60a y CTES-IC 227a respectivamente, estos ejemplares fueron hallados en hojas de *Schinus herbstii*; fig. 6.- Detalle de la figura 5; fig. 7.- CTES-IC 225, sobre una hoja de *Cedrela fissiliformis*; figs. 8 y 9.- CTES-IC 283a y CTES-IC 264a (Paratipo) ejemplares hallados en angiospermas indeterminadas; fig 10.- Hoja actual de *Handroanthus impetiginosus* (Bignoniaceae), en ella se puede observar una traza similar a *Folifenestra* isp. A. (flecha), que se localiza en el ángulo donde contactan una vena secundaria y la vena media, similar a las trazas identificadas en las figuras 5, 6 y 8; vs= vena secundaria; vm= vena media.

frecuencia oblongas, polilobadas o irregulares (CTES-IC 8i; 13a; 18a, b, c; 25a). Pueden disponerse en cualquier parte de la hoja, pero siempre apoyando una parte del borde de la excisión, sobre una vena primaria o secundaria. Las trazas nunca contactan con dos venas secundarias y solo ocasionalmente contactan con una vena primaria y una secundaria (CTES-IC 85b; 88; 109b; 163a; 227a, b; 283a). En ocasiones se disponen de manera consecutiva sobre la vena secundaria (CTES-IC 126a, c; CTES-IC 129a, b, d). El tamaño medido de las trazas varía entre 0.28 (CTES-IC 132f) y 1.95 (CTES-IC 16d) mm de diámetro en aquellas trazas redondeadas, en cambio las trazas alargadas o polilobadas varían en largo desde 0.56 mm (CTES-IC 161d) a 9.61 mm (CTES-IC 177b) y ancho desde 0.37 mm (CTES-IC 132d) a 6.60 mm (CTES-IC 177b).

***Folifenestra* isp. B nov**

(Lámina 7, figs. 1-7)

Fenusa ulmi Straus, 1977; p. 75, lámina 2, fig. 15

Fenusites zelkova Straus, 1977; p. 79, lámina 6, fig. 73

“Circular perforations” Wappler y Denk, 2011; p. 287, lámina 2, fig. D

“Slot removal” Pinheiro et al., 2012; p. 118, lámina 1, fig. 13

“Hole feeding” Gallego et al., 2014; p.103, lámina 3, figs. 1, 2 y 3

Holotipo: CTES-IC 38i (Lám. 3, figs. 3 y 7), en una pinna de *Thelypteris interrupta*, procedente de la Localidad Peñas Blancas, Formación Palo Pintado, Mioceno Superior de la Provincia de Salta.

Paratipo: CTES-IC 56 (Lám. 7, fig. 2), hallado en la misma planta hospedadora y procedencia que el Holotipo.

Material examinado: CTES-IC 24a (Lám. 7, fig. 1), b - d; 26a - d; 31a; 32i, j; 38i - k; 39d; 52c, q, r; 56; 62b; 64e, j, o; 65j, k; 68a, c; 69b, c; 90a; 91d - g; 102h; 110a, b, c, e, f, s, t; 117a, f; 125d; 128a - e, h - k; 160b; 161m - q, u - w, z - gg, jj - mm, 161qq, ss, tt; 168b, c; 169c; 170e - h; 173a (Lám. 7, figs. 4 y 5), c (Lám. 7, figs. 4 y 6); 209b; 220a, b; 229a, b, e; CTES-IC 243a; 243c, e, g - i; 256a; 257g - i; 282b; 284a- e, h - j; 285b, e; 286a, b, e; 287.

Diagnosis: Excisiones principalmente oblongas o redondeadas, que se hallan en contacto con dos venas secundarias adyacentes. Se disponen en cualquier región de la hoja, pero siempre entre dos venas secundarias.

Comentarios: *Folifenestra* isp. B es diferente de las demás icnoespecies definidas para el icnogénero *Folifenestra*, porque en este caso las trazas siempre contactan con dos venas secundarias.

Descripción: excisiones no marginales predominantemente oblongas (CTES-IC 24b; 26a-d; 32j; 38i-k; 52c, q, r; 56; 62; 64e, o; 65j, k; 68a, b; 69b, c; 102h; 110a-c, e-f, s-t; 117a, f; 125d; 128a-e, h-k; 160b; 168c; 173c; 209b; 256c) y en menor medida ovaladas o circulares (CTES-IC 32i; 39b, d; 68c); menos comunes son las trazas de forma polilobadas o irregulares (CTES-IC 168b; 169b-c; 173a). Se disponen en diferentes regiones de la hoja, ya sea cerca de la base (CTES-IC 68a-c; 69b-c; 110a-c, e-f; 168c; 173a) o más cercanas al ápice (CTES-IC 128e, h-i); y/o próximas a la vena media (CTES-IC 26a-d) o alejadas de ésta (CTES-IC 24b; 32i-j; 38i-k; 52c, q, r; 110a, b), pero siempre se hallan entre dos venas secundarias, con las cuales está en contacto, es decir, que al menos una parte del borde de las excisiones se apoya sobre dicho tejido conductivo. En ningún caso, las venas primarias o secundarias son removidas. El largo de las trazas varía desde 0.63 mm (CTES-IC 32i) hasta 4.93 mm (CTES-IC 173c) y un ancho entre 0.27 mm (CTES-IC 65j) y 2.62 mm (CTES-IC 173c). El tejido necrótico se observa como un

engrosamiento que delimita claramente las lesiones, en algunos casos también se evidencia una coloración más oscura (CTES-IC 56; 282b).

***Folifenestra* isp. C nov**

(Lámina 7, figs. 8-12)

“Hole feeding” Su et al., 2015; p. 180, lámina 3, fig. A

Holotipo: CTES-IC 252a (Lám. 7, figs. 8 y 9), en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad de Peñas Blancas, Formación Palo Pintado.

Paratipo: CTES-IC 262d (Lám. 7, figs. 10 y 11), en una hoja de “dicotiledónea” (CTES-PB 10939), procedente de la Localidad Río El Totoral, Aloformación Playa del Zorro, Mioceno Superior de la Provincia de Catamarca. El material se encuentra depositado en las colecciones paleontológicas de la FaCENA-UNNE.

Material examinado: CTES-IC 129h, i, j, k; 132e; 230a (Lám. 7, fig. 12), c, 252a; 254a; 262d.

Diagnosis: Excisiones frecuentemente polilobadas a irregulares, solo ocasionalmente redondeadas, que contactan con una o más venas terciarias.

Comentarios: *Folifenestra* isp. C es la única icnoespecie donde las trazas se hallan asociadas únicamente a venas terciarias.

Descripción: las trazas son principalmente polilobadas a irregulares (CTES-IC 129h-k; 132e; 230a y c; 252a), a veces con bordes festoneados (CTES-IC 252a) y otras veces son alargadas con extremos redondeados (CTES-IC 262d), en menor proporción se hallaron

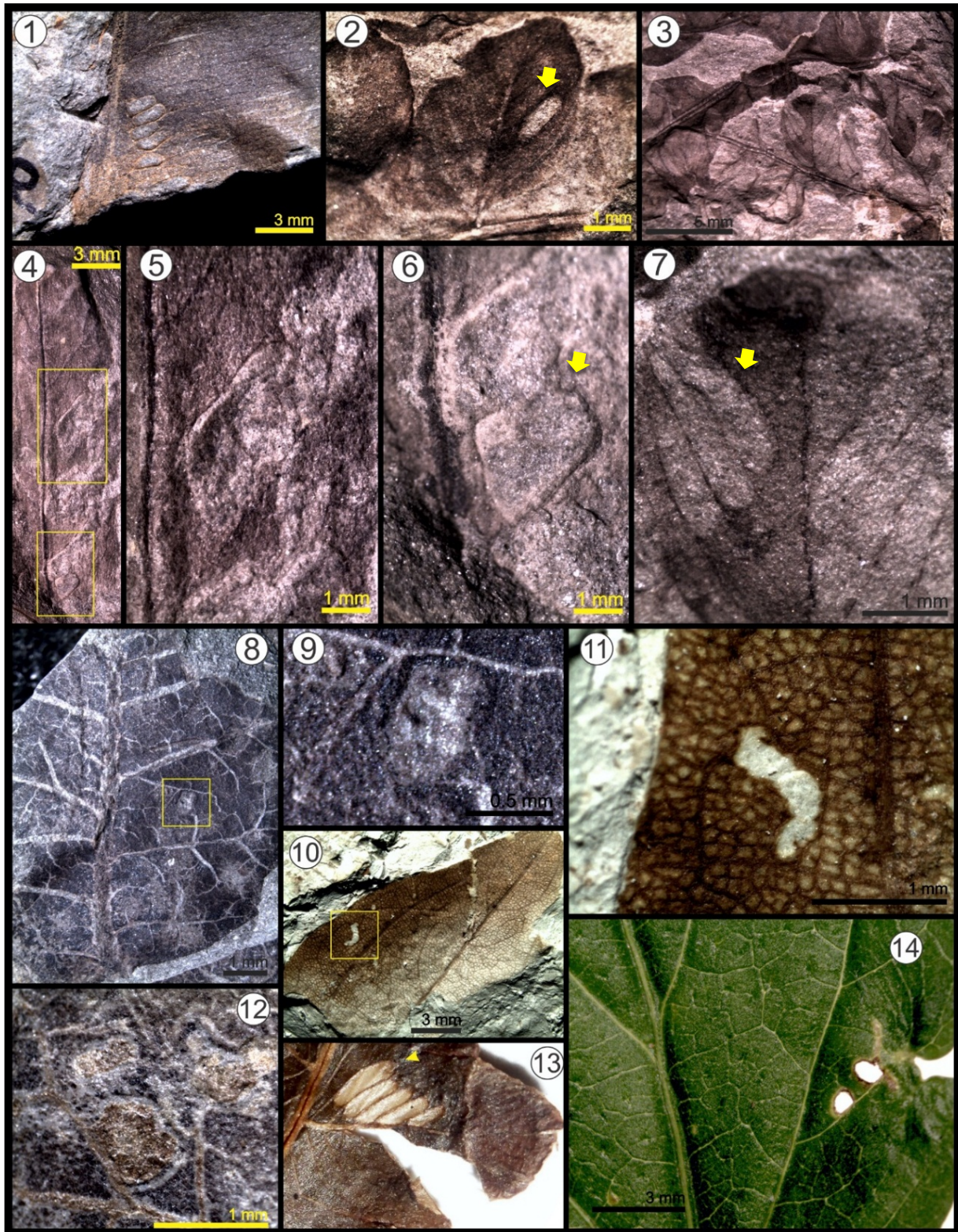


Lámina 7: *Folifenestra* isp. B: fig. 1.- CTES-IC 24a a 24d, en una pinna de *Acrostichum paleoaureum*; figs. 2, 3 y 7.- CTES-IC 56 (Paratipo), CTES-IC 38i a 38k (CTES-IC 38i, Holotipo), trazas halladas en pinnas de *Thelypteris interrupta*; fig. 7.- Detalle de la figura 3; fig. 4.- hallada en una angiosperma indeterminada; figs. 5 y 6.- Detalles de la figura 4.

Folifenestra isp. C: figs. 8, 9 y 12.- CTES-IC 252a y CTES-IC 230a respectivamente. Trazas halladas en *Schinus herbstii*; fig. 9.- Detalle de la figura 8; figs. 10 y 11.- CTES-IC 262d, excisión alargada en una angiosperma indeterminada; fig. 11.- Detalle de la figura 10; fig. 13.- ejemplar actual de *Thelypteris interrupta* (Thelypteridaceae) con trazas semejantes a *Folifenestra* isp. B (flecha); fig. 14.- ejemplar actual de *Sida rhombifolia* (Malvaceae) con trazas similares a *Folifenestra* isp. C

formas ovaladas (CTES-IC 254a). En ellas al menos una parte del borde de corte se apoya sobre una o más venas terciarias. Nunca contactan con venas de mayor calibre. Se hallan generalmente más cercanas al margen de la hoja (CTES-IC 230a, c; 254a; 262d); hacia el interior del corte puede observarse restos de venación (CTES-IC 129h - j; 262d). El tejido de reacción frecuentemente está bien desarrollado, con engrosamientos que delimitan las lesiones y comúnmente estos engrosamientos también presentan una coloración diferente del resto de la lámina (CTES-IC 252a; 254a; 262d). El largo de las excisiones varía desde los 0.39 mm (CTES-IC 132e) hasta 1.59 mm (CTES-IC 129h; 262d) y ancho desde 0.26 (CTES-IC 132e) hasta 1 mm (CTES-IC 129k).

***Folifenestra* isp. D nov**

(Lámina 8, figs. 1 y 2)

“Circular perforations” Wappler y Denk, 2011; p. 287, lámina 2, fig. C

“Hole feeding” Wappler et al., 2015; p. 12, lámina 2, fig. B

Holotipo: CTES-IC 178c (Lám. 8, fig. 2), en una hoja de *Malvaciphyllum quenquiadensis* (CTES-PB 4837), procedente de la Localidad Río El Totoral, Aloformación Playa del Zorro, Mioceno Superior de la Provincia de Catamarca.

Paratipo: CTES-IC 125c (Lám. 8, fig. 1), en una hoja de “dicotiledónea”, procedente de la Localidad de Peñas Blancas, Formación Palo Pintado.

Material examinado: CTES-IC 125c; 141a; 173b; 178c.

Diagnosis: excisiones ovaladas a polilobadas que se disponen a ambos lados de una vena secundaria. Estas trazas dejan intacta la vena con la cual están en contacto.

Comentarios: esta icnoespecie es la única del icnogénero donde las trazas se desarrollan a ambos lados de una vena secundaria, pero sin removerla.

Descripción: excisiones frecuentemente polilobadas (CTES-IC 125c; 173b; 178c), y en menor medida ovaladas (CTES-IC 141a). Las trazas se desarrollan más allá de una vena secundaria, pero en el interior del corte se observa la continuidad de dicho tejido conductivo y ningún otro tipo de tejido remanente. Los bordes de las trazas comúnmente son lisos. Estas trazas pueden contactar con otras venas secundarias o con la vena media, pero nunca se desarrollan más allá de estas (CTES-IC 173b; 178c). Como en las demás icnoespecies, el tejido de reacción está bien desarrollado, presentando engrosamientos y/o coloraciones generalmente oscuras (CTES-IC 178c). Este tipo de excisiones no marginales se encuentran entre las de mayor tamaño, las medidas varían entre los 2.48 mm (CTES-IC 141a) y los 11.82 mm de largo (CTES-IC 178c) y los 1.45 mm (CTES-IC 141a) a 8.43 mm de ancho (CTES-IC 178c).

***Folifenestra* isp. E nov**

(Lámina 8, figs. 3-7)

“Non-marginal feeding traces” Glasspool et al., 2003; p. 128, lámina I, figs. 4 y 5

“Non marginal bite marks” Ash, 2009; p. 37, lámina 5, figs. 12

“Circular herbivory damage” Cariglino y Gutiérrez, 2011; p. 109, lámina 5, fig. 4

Holotipo: CTES-IC 36rr (Lám. 8, figs. 3 y 4), en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad de Peñas Blancas, Formación Palo Pintado.

Paratipo: CTES-IC 117j (Lám. 8, fig. 5), en una pinna de *Thelypteris interrupta*, procedente de la Localidad de Peñas Blancas.

Otro material examinado: CTES-IC 36rr; 55; 117e, j; 159; 187a; 188a; 190h; 192; 194a, b (Lám. 8, figs. 6 y 7); 246d, f, j; 249b.

Diagnosis: Excisiones circulares, ovaladas u oblongas donde el corte se extiende removiendo incluso una vena secundaria, comúnmente retiran parte de esta vena y el tejido circundante.

Comentarios: *Folifenestra* isp. E difiere de las restantes icnoespecies porque las trazas remueven parte de una vena secundaria.

Descripción: excisiones principalmente circulares (CTES-IC 55; 117e, j; 243d, f y j), ovaladas (CTES-IC 159; 190h; 194b) u oblongas (CTES-IC 36rr), en menor medida también se hallaron formas alargadas, donde el largo de las trazas supera hasta 7 veces su ancho (CTES-IC 187a; 188a; 194a; 249b). Las excisiones remueven parte de las venas secundarias y solo en ocasiones esta vena es eliminada en su totalidad (CTES-IC 36rr). El tejido cercano a la vena afectada, también suele ser removido (CTES-IC 159; 188a), pero las trazas nunca atraviesan más de una vena secundaria. Las trazas se hallaron en diferentes regiones de la hoja, cerca del margen (CTES-IC 55) o partiendo desde la vena media (CTES-IC 36rr; 117j; 194b), siendo más comunes desde la zona central hacia el ápice foliar (CTES-IC 36rr; 117j; 159; 190h; 192). El largo promedio varía entre los 0.51 mm (CTES-IC 243d) y los 4.79 mm (CTES-IC 188a); y ancho de 0.30 mm (CTES-IC 243j) a 2.17 mm (CTES-IC 187a).

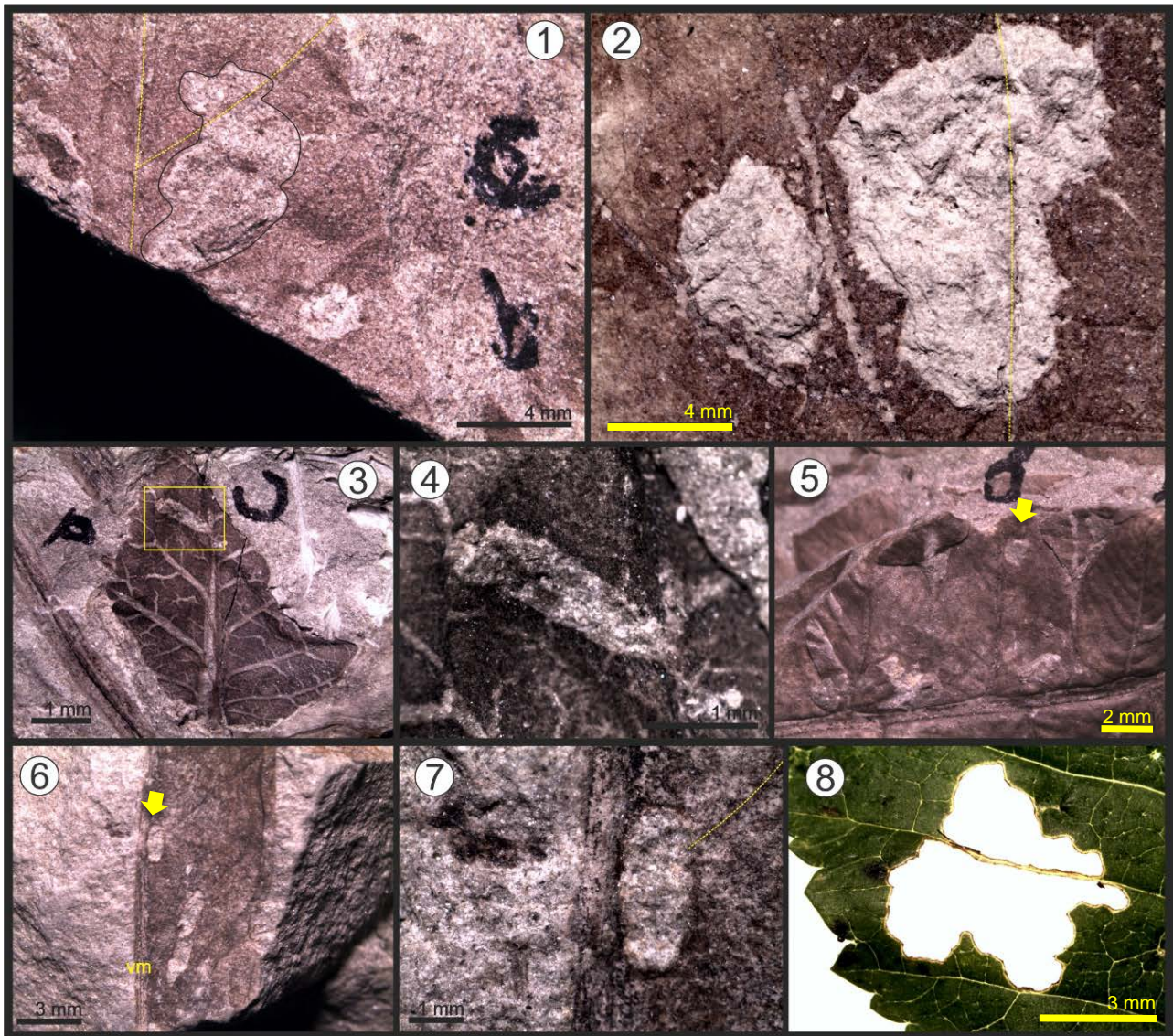


Lámina 8: *Folifenestra* isp. D: fig. 1.- CTES-IC 125c (Paratipo), traza hallada en una angiosperma indeterminada; fig. 2.- CTES-IC 178c (Holotipo) sobre una hoja de *Malvaciphyllum quenquiadensis*.

Folifenestra isp. E: figs. 3 y 4.- CTES-IC 36rr (Holotipo), en una hoja de *Schinus herbstii*; fig. 4.- Detalle de la figura 3; fig. 5.- CTES-IC 117j (Paratipo) hallada en una pinna de *Thelypteris interrupta*; figs. 6 y 7.- CTES-IC 194b, en una hoja de *Sapium haematospermoides*; fig. 8.- hoja actual de *Sida rhombifolia* mostrando una trazas similar a *Folifenestra* isp. D. Note se la continuidad de la vena secundaria dentro de la traza. Las líneas de puntos muestran la trayectoria de las venas secundarias; las líneas. vm= vena media.

Folifenestra isp. F nov

(Lámina 9, figs. 1-5)

“Non-marginal excisions” Ash, 1997; p. 241, lámina 3, figs. J y K

“Orificio de alimentación” Castro, 1997; p. 56, Lam. I, fig. 3, 3a

“Non-marginal feeding traces” Glasspool et al., 2003; p. 128, lámina I, fig. 4

“Remoção de limbo foliar” Adami-Rodrigues et al., 2004b; p. 98, lámina 2, fig. E

“Non marginal bite marks” Ash, 2009; p. 37, lámina 5, figs. 12, 13 y 18

“Hole feeding” Prevec et al., 2009; p. 481, lámina 10, figs. 1 y 2

“Hole feeding traces” Srivastava y Agnihotri, 2011; p. 203, lámina 2, figs. e y f

“Hole feeding” Pinheiro et al., 2012; p. 118, lámina 1, fig. 11

“Hole feeding traces” Pinheiro et al., 2015; p. 616, lámina 1, figs. e y g; p. 617, lámina 2, figs. d y e

“Escisiones no marginales” Aquino et al., 2015; p. 9, lámina 1, figs. 3a, b y 4a, b

Holotipo: CTES-IC 33c (Lám. 9, figs. 1 y 2), en una pinna de *Thelypteris interrupta* (CTES-PC 14139), procedente de la Localidad de Peñas Blancas

Paratipo: CTES-IC32h (Lám. 9, fig. 4), en una pinna de *Thelypteris interrupta* (CTES-PC 14139), procedente de la Localidad de Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 28; 32h; 33a - g; 34a; 38a - f, t; 52ee; 57b, c; 65m - o; 96a (Lám. 9, fig. 5), b - d; 102a - f; 110i, j; 117g - i; 119a; 154b; 158a, b; 160c - f; 169e; 188b (Lám. 9, fig. 3), c; 190c; 220d; 278; 284m; 285c.

Diagnosis: excisiones circulares, oblongas o polilobadas, que afectan dos o más venas secundarias, removiendo partes u ocasionalmente toda la vena y el tejido que se hallan entre ellas. Pueden estar presentes a uno o ambos lados de la vena media.

Comentarios: *Folifenestra* isp. F es la única icnoespecie donde las trazas remueven parte del tejido de más de una vena secundaria.

Descripción: estas trazas comúnmente van desde circulares (CTES-IC 28; 32c; 96a - c) a oblongas (CTES-IC 65m - o; 117h, i; 285c), aunque también pueden presentar formas alargadas (CTES-IC 32h; 190c) y con menor frecuencia poligonales (CTES-IC 32a, b, d, e - g; 57b, c; 110i). Los bordes del corte son frecuentemente lisos y no se preserva tejido

foliar hacia el interior de las excisiones (CTES-IC 28; 32h). Son escasos los ejemplares con bordes festoneados y/o restos de venación en el interior de las trazas (CTES-IC 117g; 188b, c; 220d). En muchos casos, los especímenes están asociados a la vena media (CTES-IC 32h; 34a; 38a - f; 158a, b) y pueden desarrollarse a ambos lados de esta (CTES-IC 32a, b, e, f; 38a - f). El número de venas secundarias afectadas por trazas van desde 2 (CTES-IC 34a; 110i) a 9 venas (CTES-IC 28). Generalmente son removidas partes de las venas y el tejido que se encuentra entre ellas. Solo algunos especímenes remueven toda la vena secundaria (CTES-IC 34a; 38a, e, f). En todos los casos la vena media permanece intacta. El tejido de reacción se observa claramente por el engrosamiento que delimita el borde de las excisiones y frecuentemente también por una coloración diferente al resto de la lámina. Las medidas varían entre 1.73 mm (CTES-IC 154b) y 6.87 mm de largo y 0.70 mm (CTES-IC 154b) a 6.82 mm (CTES-IC 28) de ancho.

***Folifenestra* isp. G nov**

(Lámina 9, figs. 7 y 8)

Holotipo: CTES-IC 263 (Lám. 9, figs. 7 y 8) en una hoja de “dicotiledónea” (CTES-PB 10887a), procedente de la Localidad Río El Totoral, Aloformación Playa del Zorro, Mioceno Superior de la Provincia de Catamarca.

Paratipo: CTES-IC 271 en una hoja de “dicotiledónea” (CTES-PB 10921), procedente de la misma localidad que el Holotipo.

Material examinado: el material examinado corresponde solo al Holotipo y Paratipo.

Diagnosis: excisiones ovaladas, oblongas a veces alargadas, donde el eje mayor de las trazas siempre se presenta en la misma dirección sobre la lámina. Se localizan en cualquier parte de la hoja. Frecuentemente se disponen formando filas compuestas por varias trazas contiguas.

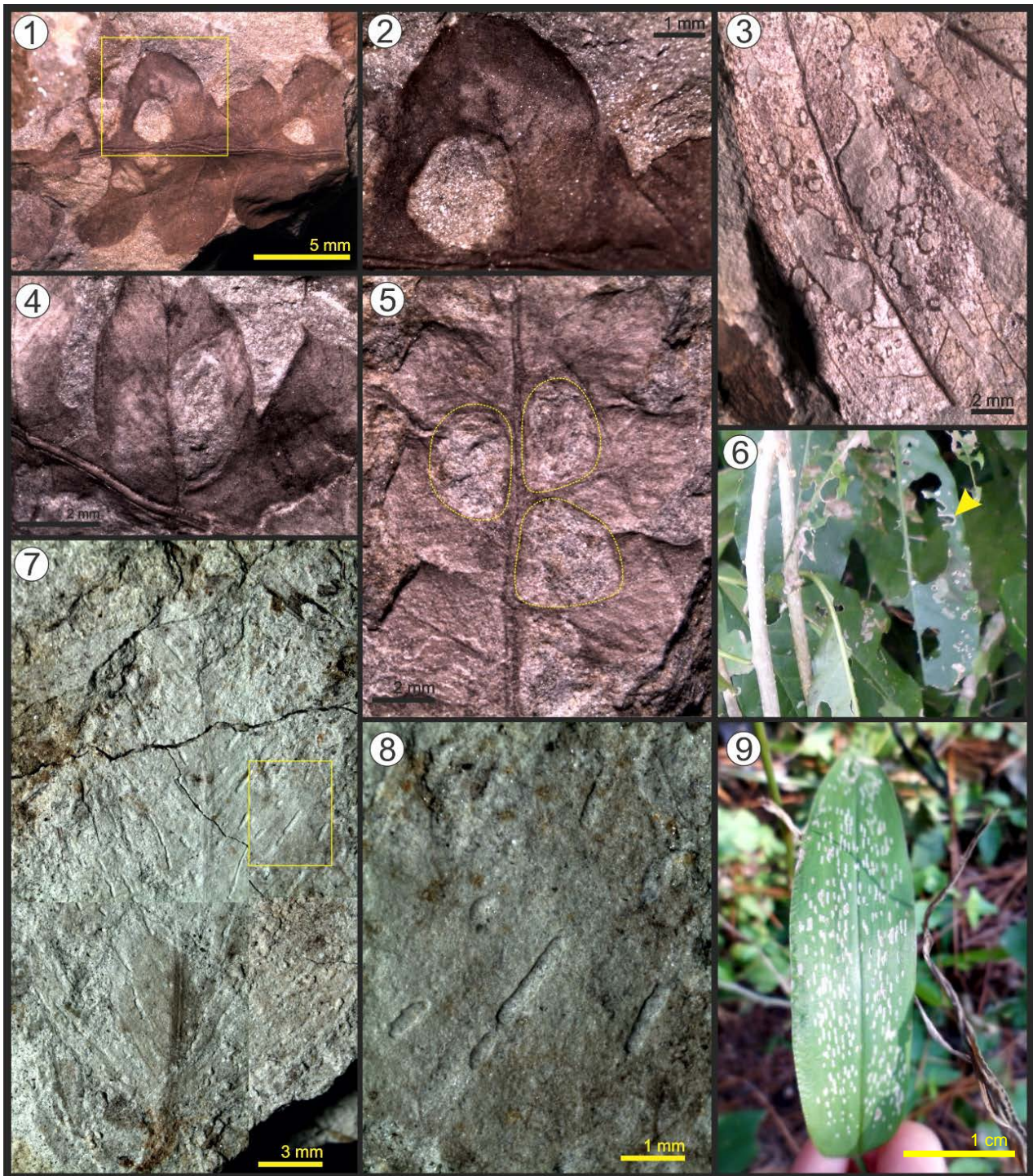


Lámina 9: **Folifenestra** isp. F: figs. 1, 2, 4 y 5.- CTES-IC 33c (Holotipo), CTES-IC 32h (Paratipo) y CTES-IC 96a, 96b y 96c. Excisiones halladas en *Thelypteris interrupta*; fig. 2.- Detalle de la figura 1; fig. 3.- CTES-IC 188b y 188c, halladas en una hoja de *Sapium haematospermoides*; fig. 6.- ejemplar actual donde se pueden observar excisiones no marginales similares a *Folifenestra* isp. F. (flecha).

Folifenestra isp. G: figs. 7 y 8.- excisiones halladas en una angiosperma indeterminada; fig. 8.- Detalle de la figura 7; fig. 9.- hoja actual de una ciperacea donde se observan daños similares a *Folifenestra* isp. G.

Comentarios: esta icnoespecie difiere de las demás porque en ella el eje mayor de cada una de las trazas tiene la misma dirección.

Descripción: las excisiones presentan formas principalmente ovaladas a oblongas, pero en ocasiones pueden tener formas alargadas, casi filiformes. En esta icnoespecie se destaca que el eje mayor de las excisiones (lo que correspondería al largo de cada traza), siempre se presenta en la misma dirección. Es común hallar grupos de 2 a 5 excisiones, que se disponen formando filas. Las lesiones se hallan en cualquier región de la lámina foliar, ya sea en la base o en el ápice y así también cerca de la vena media o más cercanas al margen. Pero en ningún caso las trazas cortan las venas principales o secundarias, tampoco se sitúan en contacto o sobre ellas.

IV.II.I.III. Esqueletonizaciones

Ichnogénero ES-1 nov

Phagophytichnus Straus, 1977; p. 64, fig. 69

Phagophytichnus Givulescu, 1984; p.129, lámina II, fig. 1; lámina IV, fig. 4 y lámina VI, fig. 3

Ichnoespecie tipo: ES-1 *nervillos-reliquens* (Strauss 1977), por monotipia.

Diagnosis: Excisiones de formas redondeadas, alargadas, a veces cuadrangulares o irregulares. Las venas de tercer y cuarto orden permanecen en el interior de las trazas, mientras que las demás capas de tejido son removidas completamente. La estructura se observa como una rejilla, la cual es conocida comúnmente como esqueletonización.

ES-1 nervillos-reliquens (Straus 1977)

(Lámina 10, figs. 5-8)

“Skeletonization DT16” Labandeira et al., 2007; p. 8

“Skeletonization DT17” Labandeira et al., 2007; p. 8

“Skeletonization DT18” Labandeira et al., 2007; p. 8

“Skeletonization DT19” Labandeira et al., 2007; p. 8

“Skeletonization DT20” Labandeira et al., 2007; p. 8

“Skeleton feeding” McDonald et al., 2007; p. 3, fig. 1e

“Skeletonization” Smith, 2008; p. 99, Fig. 6 B

“Skeletonization DT16” Wappler et al., 2009; p. 4273, fig. 1c

“Skeletal feeding” Prokop et al, 2010; p. 906, lámina 2, fig. d

“Skeletonization” Wappler y Denk, 2011; p. 287, Fig. 2 F y G

“Skeletonization DT16” Sunderlin et al., 2011; p. 340, fig. 5B

“Skeletonization” Paik et al., 2012; p. 10, lámina IV, figs. 7 y 8

“Skeletonization DT19” Gunkel y Wappler, 2015; p. 64, fig. 4 f

“Skeletonization DT20” Adroit et al., 2016; p. 80, fig. 2 E

Holotipo: Nro. 21482, ejemplar hallado en una angiosperma, localidad de Willershausen, Thuringia, Alemania (Strauss 1977).

Material examinado: CTES-IC 7; 8k; 26e (Lám. 10, fig. 5); 30; 36qq (Lám. 10, fig. 8); 71a, d, g - i, 88a; 244a (Lám. 10, figs. 6 y 7).

Diagnosis enmendada: esqueletonizaciones donde los bordes de las trazas quedan delimitados por las venas y vénulas, confiriéndole una forma irregular.

Comentarios: La diagnosis es enmendada porque el autor solo describe la especie vegetal (planta hospedadora) donde fue hallada la traza y considera que esta característica es distintiva de la icnoespecie. ES-1 *nervillos-reliquens* es diferente de ES-1 isp. A porque presenta bordes irregulares, los cuales quedan delimitados por las venas de tercer y cuarto orden.

Descripción: esqueletonizaciones en general de forma redondeadas (CTES-IC 36qq), cuadrangulares (CTES-IC 26e; CTES-IC 30), a veces alargadas (CTES-IC 244a), cuyos bordes quedan delimitados por las venas secundarias, terciarias e incluso de cuarto orden, confiriéndoles contornos irregulares. Las trazas se hallan entre venas primarias y/o secundarias, pueden estar en contacto directo con ellas, pero nunca las atraviesan. Generalmente se localizan cerca de la vena media (CTES-IC 26e; 36qq; 71a; 88a; 244a). En ningún caso las venas de menor calibre son removidas, solo el tejido intervenoso es retirado. El largo de las trazas varía entre 1.56 mm (CTES-IC 71d) y los 8.33 mm (CTES-IC 36qq) y ancho desde los 0.60 mm (CTES-IC 8k) hasta los 3.70 mm (CTES-IC 36qq).

ES-1 isp. A nov

(Lámina 10, figs. 1 - 4)

“Skeletonization DT56” Labandeira et al., 2007; p. 9

“Skeletonization DT17” Labandeira y Allen, 2007; p. 205, fig. 7.1

Holotipo: CTES-IC 29b (Lám. 10, figs. 1 y 2) en una hoja de *Nectandra saltensis* (CTES-PB 14066), procedente de la Localidad Quebrada de Alfredo, Formación Palo Pintado,

Paratipo: CTES-IC 198 (Lám. 10, figs. 3 y 4) en una hoja de *Nectandra saltensis* (CTES-PB 6642), procedente de la Localidad Quebrada del Horno, Formación Palo Pintado.

Material examinado: CTES-IC 3c; 9f, g; 29a, b; 77c; 198.

Diagnosis: Esqueletonizaciones de forma redondeada, frecuentemente ovaladas a polilobadas, con bordes lisos que no están delimitados por las venas.

Comentarios: ES-1 isp. A es diferente de ES-1 *nervillos-reliquens* porque las trazas presentan bordes redondeados.

Descripción: esqueletonizaciones de forma redondeadas a ovaladas (CTES-IC 3c; 29b; 77c; 198), en ocasiones polilobadas (CTES-IC 29a), de bordes lisos bien definidos que frecuentemente no se hallan delimitados por las venas de menor calibre. Las trazas se hallan entre venas primarias y/o secundarias, pueden estar en contacto directo con ellas, pero nunca las atraviesan (CTES-IC 3c). Se localizan en la región central de la hemilámina, tanto cerca de la vena media (CTES-IC 77c; 198) como más cercanas al margen foliar (CTES-IC 3c; 29a, 29b). En ningún caso las venas de menor calibre son removidas por las trazas, solo el tejido intervenoso es retirado. El largo de las lesiones varía entre 1 mm (CTES-IC 3c) y los 1.56 mm (CTES-IC 198) y ancho desde los 0.50 mm (CTES-IC 3c) hasta los 0.92 mm (CTES-IC 77c).

IV.II.IV. Excisiones en ventana

Subfamilia *Infderefolinae* Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2015

Ichnogénero tipo: *Infderefolia* Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2015; p. 228, figs. 3B, 4C

Diagnosis: Excisiones de formas variables que solo mantienen una delgada capa de tejido, que se distingue como una coloración más clara comparada con el resto de la impresión, a su vez esta coloración es diferente del sedimento, ya que este último es más claro. En ocasiones las venas permanecen en el interior de las trazas.

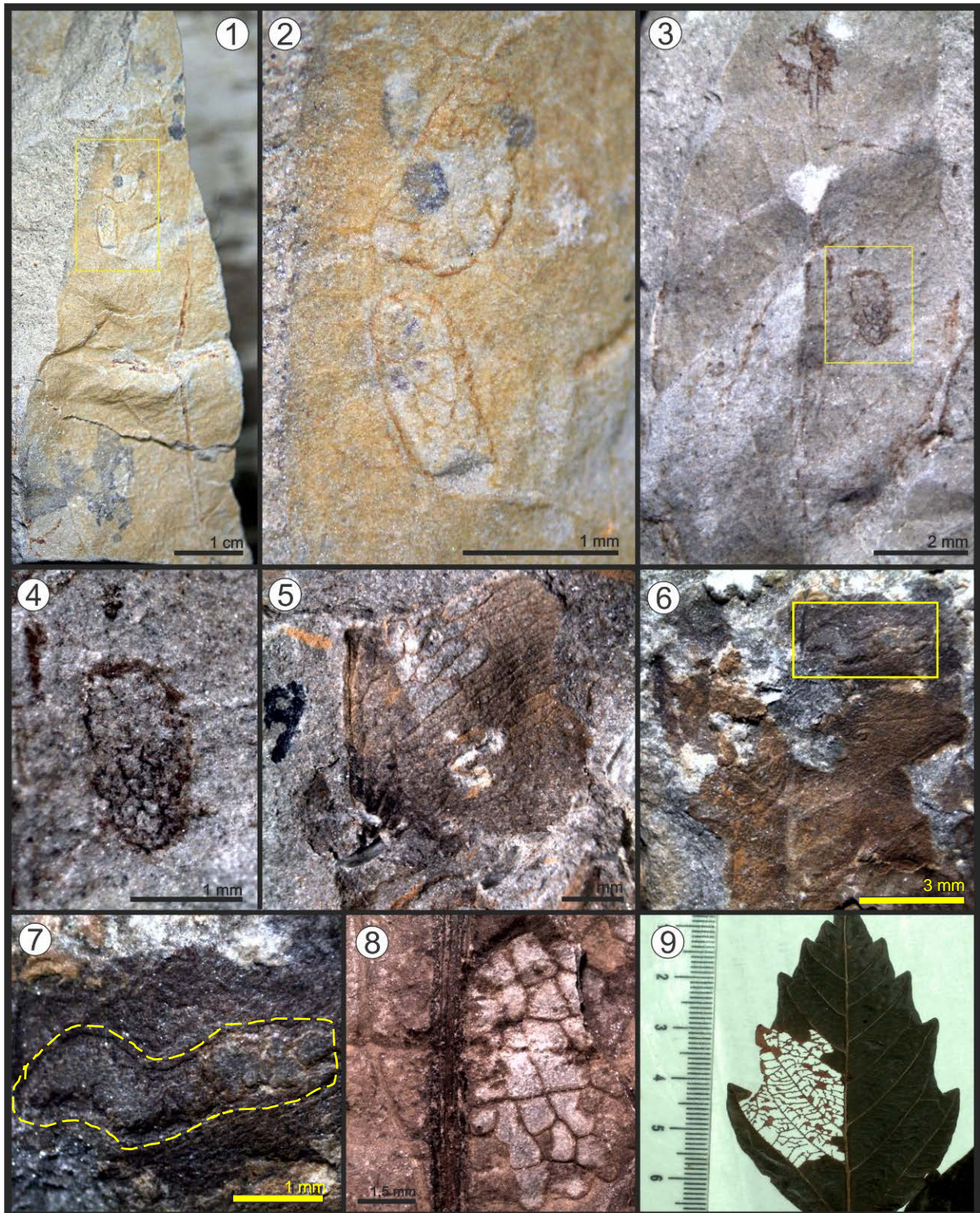


Lámina 10: **ES-1 isp. A:** figs. 1 a 4.- CTES-IC 29b (Holotipo, figs. 1 y 2) y CTES-IC 198 (Paratipo, figs. 3 y 4) esqueletonizaciones halladas en *Nectandra saltensis*; fig. 2 y 4.- Detalles de las figuras 1 y 3 respectivamente.

ES-1 nervillos reliquens: figs. 5.- CTES-IC 26e, en una pinna de *Acrostichum paleoaureum*; figs. 6 y 7.- CTES-IC 244a en una hoja de *Schinus herbstii*; fig. 7.- Detalle de la figura 6; fig. 8.- CTES-IC 36qq, esqueletonización hallada en *Cedrela fossiliformis* y fig. 9.- ejemplar actual de *Serjania* sp. (Sapindaceae) donde se pueden observar esqueletonizaciones similares a ES-1 nervillos-reliquens.

Comentarios: La subfamilia es diferente de las restantes mencionadas en esta tesis, debido a que las trazas conservan una fina capa de tejido, que podría corresponder con la epidermis superior o inferior.

Ichnogénero *Infderefolia* Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2015

“*Phagophytichnus*” Givulescu, 1984; p. 8

“**Window feeding**” Ash, 1997; p. 242, fig. 3c

“**Window feeding**” Labandeira, 2002a; p. 305, fig. 3

“**Circular window feeding**” Banerji, 2004; p. 207

“**Surface feeding**” Labandeira et al., 2007; p. 9

“**Superfície de alimentação**” Braz et al., 2011; p. 213, fig. 4Ab1, 4Ab2

“**Surface feeding**” Adroit et al., 2016; p. 80, lámina 2, fig. H e I

Ichnoespecie tipo: *Infderefolia oblonga*, Robledo, Sarzetti y Anzótegui 2015, p. 229, figs. 3B, 4C, por monotipia

Diagnosis: Excisiones en ventana que pueden hallarse agrupadas o aisladas, ocupando parte o todo el espacio entre dos venas secundarias. El margen de las trazas comúnmente presenta una línea oscura delgada.

Infderefolia oblonga Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2015

(Lámina 11, figs. 5-9)

Holotipo: CTES-IC 11j en una pinna de *Blechnum serrulatiformis* (CTES-PB 8061), procedente de la Localidad Quebrada del Horno (Robledo et al., 2015).

Paratipo: CTES-IC 231h en una hoja de *Thelypteris interrupta*, procedente de la Localidad Peñas Blancas (Robledo et al., 2015).

Material examinado: CTES-IC 11a (Lám. 11, figs. 6 y 7), b - s; CTES-IC 17a (Lám. 11, fig. 5), b - v; CTES-IC 231h (Lám. 11, figs. 8 y 9), i - l.

Diagnosis: Excisiones en ventana de forma oblonga, con ambos extremos redondeados. Las trazas contactan con la vena primaria y con dos venas secundarias adyacentes. Pueden ocupar todo o parte del espacio intervenal. Tanto las venas primarias como las secundarias, siempre están presentes (Robledo et al., 2015).

Comentarios: Givulescu (1984) definió la icnoespecie *Phagophytichnus gastropodinus*, que según se interpreta en la diagnosis, correspondería a excisiones en ventana. *Infderrefolia oblonga* difiere de *P. gastropodinus* porque esta última es de forma semicircular y se disponen en series consecutivas y paralelas. De la misma forma, *Infderrefolia oblonga* difiere de las excisiones en ventana documentadas por Ash (1997, p. 239, fig. 2E; p. 241, 3c, f), porque las trazas son oblongas y están dispuestas de manera agrupada, a diferencia de las descritas por Ash, donde las trazas son ovaladas y se encuentran aisladas o atraviesan algunas venas secundarias.

Descripción: Excisiones en ventana de forma oblonga que se disponen a uno o ambos lados de la vena primaria. Estas siempre se hallan en series consecutivas una al lado de la otra y solo separadas por las venas secundarias (CTES-IC 11a-s; CTES-IC 17a-u; CTES-IC 231h-l). Las lesiones pueden localizarse ya sea cerca de la base de la lámina, como cerca del ápice. El largo de las trazas varía desde 0.62 mm (CTES-IC 11s) hasta los 4.80 mm (CTES-IC 17s), en algunos casos alcanzando el margen de la hoja y el ancho desde 0.26 mm (CTES-IC 231h) hasta 0.83 mm (CTES-IC 17f).

***Infderefolia* isp. A nov.**

(Lámina 11, figs. 1-4)

“DT103” Labandeira et al., 2007; p. 9

“Surface feeding” Gallego et al., 2014; p. 107, figura 4 (4)

“Surface feeding (DT130)” Adroit et al., 2016; p. 80, fig. 2h e i

Holotipo: CTES-IC 12d (Lám. 11, figs. 1 y 2) en una pinna de *Blechnum serrulatifomis* (CTES-PB 8062), procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Paratipo: CTES-IC 250b (Lám. 11, fig. 3) en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 12a, c - h; 32a, c, d, e, g; 107a - d; 204a (Lám. 11, fig. 4), b - f; 224a, d; 250b.

Diagnosis: Excisiones oblongas que comúnmente se hallan contactando con dos venas secundarias y nunca con la vena media. Ocasionalmente contactan con una sola vena secundaria o se disponen de manera aleatoria sobre la lámina.

Comentarios: Esta icnoespecie es diferente de *Infderefolia oblonga*, porque las trazas nunca se hallan en contacto con la vena media; por otro lado, estas trazas también pueden hallarse de manera aislada.

Descripción: Las trazas generalmente presentan forma oblonga, solo ocasionalmente presentan forma ovalada (CTES-IC12a, b); en casi todos los casos se localizan contactando dos venas secundarias, siempre sin atravesarlas. Menos comunes son las trazas que se hallan asociadas a una sola vena secundaria (CTES-IC 250b) o no están asociadas a ninguna de ellas (CTES-IC 107a - d). Ningún ejemplar se encuentra en

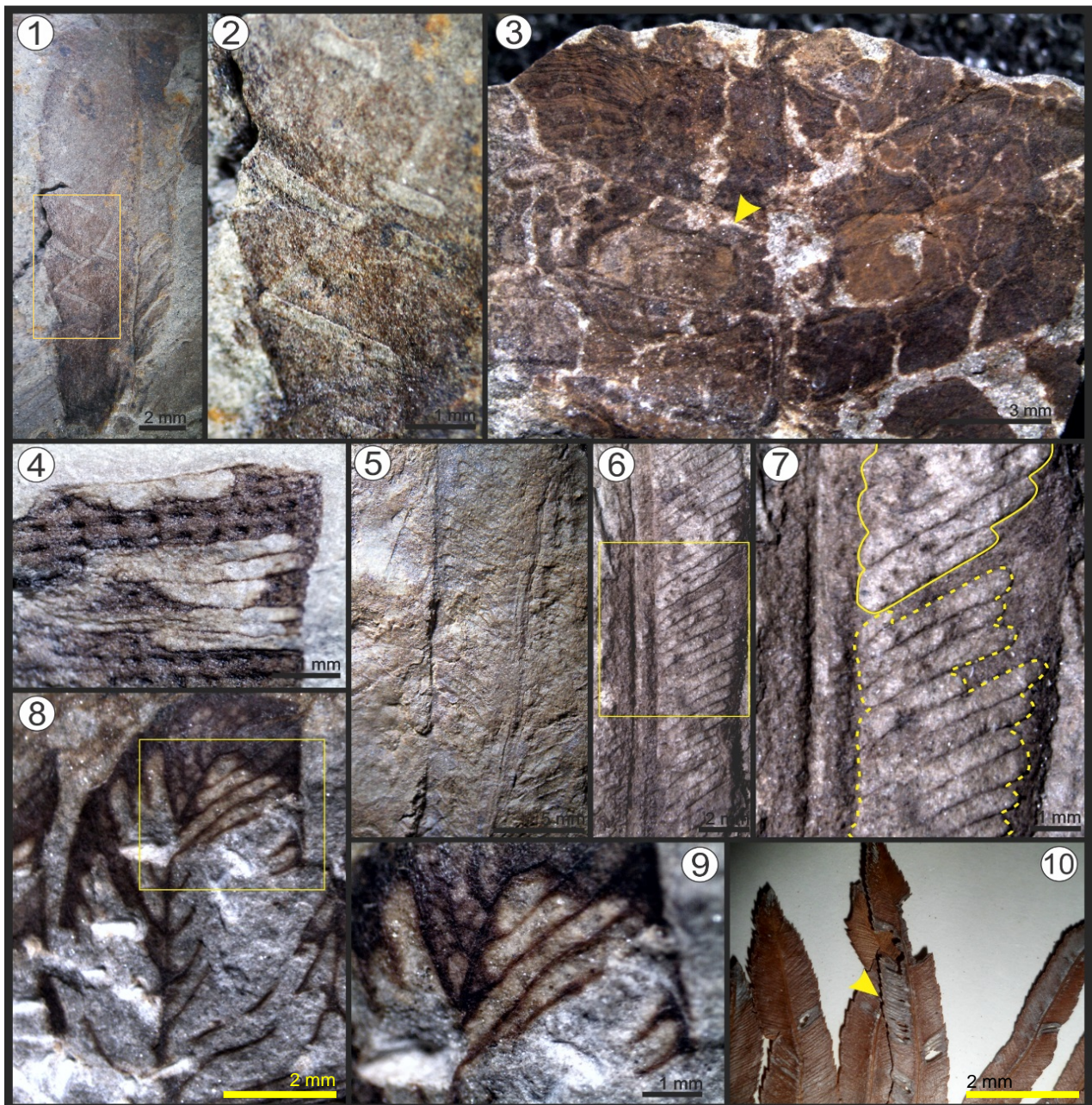


Lámina 11: *Infderrefolia* isp. A: Figs. 1 y 2.- CTES-IC 12d (Holotipo), en *Blechnum serrulatifolium*; fig. 2.- Detalle de la figura 1; fig. 3.- CTES-IC 250b (Paratipo), excisión en ventana hallada en *Schinus herbstii*; fig. 4.- CTES-IC 204b a CTES-IC 204f, halladas en un fragmento de *Salvinia* sp.

Infderrefolia oblonga: figs. 5 y 6.- CTES-IC 17a a CTES-IC 17v y CTES-IC 11a a CTES-IC 11s respectivamente; halladas en pinnas de *Blechnum serrulatifolium* fig. 7.- Detalle de la figura 6. Note la diferencia de color entre las trazas, producto de la conservación de la epidermis en algunas de ellas y que determinan la diferencia entre las icnoespecies *Infderrefolia oblonga* (línea de puntos) y *Folifenestra intervenosa* (línea entera); figs. 8 y 9.- CTES-IC 231h a CTES-IC 231k, en *Thelypteris interrupta*; fig. 9.- Detalle de la figura 8; fig. 10.- Pinna actual de *Blechnum serrulatum* (Blechnaceae), donde se pueden observar daños similares a *Infderrefolia oblonga*.

contacto con la vena media. Además de la coloración frecuentemente más clara en las trazas, respecto del resto de la lámina, en algunos ejemplares se observa un tejido de reacción oscuro y bien desarrollado rodeando la traza (CTES-IC 12d, h); en otros en cambio, se observan depresiones en el interior, lo que sugiere un adelgazamiento de la lámina foliar (CTES-IC 107a - c; 250b). El rango de las trazas varía desde los 0.63 mm (CTES-IC12b) hasta 4.13 mm (CTES-IC 250b) de largo y el ancho desde 0.26 mm (CTES-IC12e) hasta 1.80 mm (CTES-IC 250b).

***Infderefolia* isp. B nov**

(Lámina 12, figs. 1-6)

“**DT 29**” Labandeira et al., 2007; p. 9;

Holotipo: CTES-IC 200b (Lám. 12, figs. 1 y 2) en una hoja de *Schinus herbstii* (CTES-PB 8054), procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Paratipo: CTES-IC 230d (Lám. 12, figs. 3 y 4) en una hoja de “dicotiledónea”, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 16e, f, h; 93a; 161e, f; 200a, b; 201a; 230d; 250a, d, e; 262a, b; 265b (Lám. 12, figs. 5 y 6).

Diagnosis: Excisiones en ventana de forma variada, desde circulares y polilobadas a irregulares. Se localizan en diferentes partes de la lámina, frecuentemente asociadas a las venas primarias y/o secundarias, ocasionalmente atraviesan una vena secundaria, que permanece en el interior de la traza. También es común hallarlas en contacto con el margen de la hoja.

Comentarios: Esta icnoespecie se diferencia de las anteriores descritas en el icnogénero, porque presenta forma circular a polilobada, a veces irregular. Por otro lado, si bien los morfotipos DT30 y DT31 definidos por Labandeira et al., (2007) y la traza descrita por Gallego et al., (2014), son similares en forma, DT30 y la traza identificada por Gallego et al., (2014, p, 107, fig. 4(3)) son diferentes ya que atraviesan varias venas secundarias (en *Indferefolia* isp. B, solo una), y DT31 en cambio atraviesa solo una vena secundaria, pero este tejido también es removido, no así en *Infderrefolia* isp. B, donde la vena secundaria se preserva en el interior de la excisión.

Descripción: Excisiones en ventana de forma circular a polilobadas (CTES-IC 16e, f; 161f; 200a, b; 230d; 250a, d, e; 262a, b; 265b), también cuadrangulares (CTES-IC 16h; 93a; 161e) y a veces irregulares (CTES-IC 201a), que se hallan en diferentes partes de la lámina; pueden localizarse junto a la vena media o una vena secundaria (CTES-IC 16f; 161f; 200a, b; 201a; 250a, d; 262a, b), a veces atraviesan una vena secundaria pero sin removerla (200a; 250e). También pueden localizarse en el borde de la lámina (CTES-IC 16h; 230d; 265b). Las trazas en algunos especímenes se observan con una depresión (CTES-IC 250d, e); en la mayoría de los casos también existe un tejido de reacción bien marcado que se denota por una coloración más oscura (CTES-IC 161e, f; 265b) y/o un engrosamiento que bordea a la lesión (CTES-IC 16h; 93a; 161e). El largo de las trazas varía entre 0.35 mm (CTES-IC 161e) y 8.33 mm (CTES-IC 200a) y el ancho desde los 0.25 mm (CTES-IC 161e) hasta los 4.21 mm (CTES-IC 200a).

***Infderrefolia* isp. C nov**

(Lámina 12, figs. 7-10)

Holotipo: CTES-IC 111a (Lám. 12, fig. 9) en una hoja de “dicotiledónea”, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Paratipo: CTES-IC 218 (Lám. 12, fig. 10) en una hoja de “dicotiledónea”, procedente de la misma localidad que el Holotipo.

Material examinado: CTES-IC 21; 111a, b; 218 (Lám. 12, figs. 7 y 8).

Diagnosis: excisiones en ventana de formas ovaladas a poligonales, en las cuales todos los órdenes de venación permanecen en el interior de las trazas. Se hallan en cualquier parte de la hoja, a uno o ambos lados de la vena secundaria.

Comentarios: *Infderefolia* isp. C es diferentes del resto de las icnoespecies porque en el interior de las trazas se preservan las venas, inclusive las de menor calibre.

Descripción: Las lesiones presentan diferentes formas, desde ovaladas (CTES-IC 21; 111b) a irregulares (CTES-IC 111a; 218). No se hallan asociadas a las venas de mayor calibre, aunque ocasionalmente pueden contactar con algunas de ellas o disponerse a ambos lados de la vena media (CTES-IC 218). Las venas de tercer y cuarto orden están presentes en el interior de las trazas. En algunos ejemplares se observan que las venas en el interior de las trazas, están sobre elevadas del resto de tejido circundante (CTES-IC 111a, b). Las medidas varían desde 1.04 mm (CTES-IC 21) hasta 15.22 mm (CTES-IC 111a, b) de largo y desde 0.57 mm (CTES-IC 21) hasta 5.20 mm (CTES-IC 218) de ancho.

***Infderefolia* isp. D nov**

(Lámina 13, figs. 1-8)

Holotipo: CTES-IC 247 (Lám. 13, figs. 1 y 2) en una pinna de *Thelypteris interrupta*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

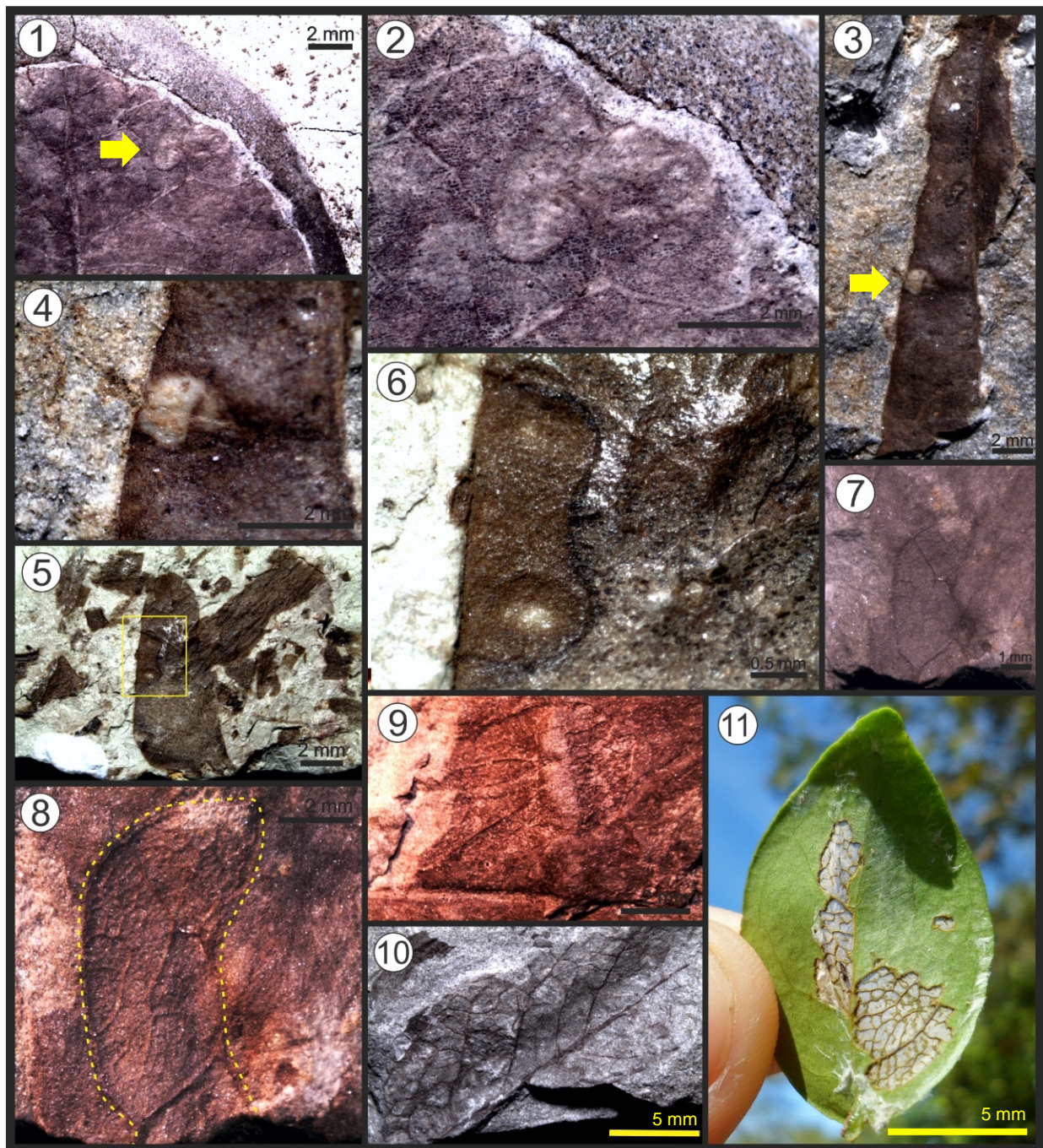


Lámina 12: *Infderefolia* isp. B: figs. 1 y 2.- CTES-IC 200b (Holotipo), traza hallada cerca del margen de una hoja de *Schinus herbstii*; fig. 2.- Detalle de la figura 1; figs 3 y 4.- CTES-IC 230d (Paratipo), encontrada en una angiosperma indeterminada; figs. 5 y 6.- CTES-IC 265b, hallada en *Chamaescrista* sp.

Infderefolia isp. C: Figs. 7, 8 (Detalle de 7), 9 y 10.- CTES-IC 111b, CTES-IC 111a (Holotipo) y CTES-IC 218 (Paratipo), excisiones en ventana halladas en angiospermas indeterminadas debido a que el material se encuentra fragmentado; fig. 11.- hoja actual de *Allophylus edulis* (Sapindaceae), mostrando las mismas trazas observadas en *Infderefolia* isp. C.

Paratipo: CTES-IC 230a (Lám. 13, figs. 3 y 4) en una hoja de “dicotiledónea”, procedente de la misma localidad que el Holotipo.

Material examinado: CTES-IC 39a; 58a, b (Lám. 13, fig. 7); 94; 95a, b; 98; 110u; 112; 114; 116; 143; 144; 154a; 161w; 168a (Lám. 13, fig. 8); 230a; 247; 257a; 277 (Lám. 13, figs. 5 y 6).

Diagnosis: excisiones en ventana de forma irregular, que pueden localizarse en cualquier parte de la hoja. Comúnmente asociadas a las venas primarias y/o secundarias; también es frecuente hallarlas agrupadas. En estas se observa un borde oscuro bien desarrollado.

Comentarios: *Infderefolia* isp. D se caracteriza por poseer únicamente forma irregular. A diferencia de las demás icnoespecies donde pueden hallarse además otras morfologías.

Descripción: las trazas siempre tienen forma irregular, y se hallan sobre cualquier parte de la hoja, ya sea entre las venas (CTES-IC 58a, b; 112; 114; 247; 277), en contacto con ella a uno o ambos lados (CTES-IC 39a; 143; 154a; 257a), o sobre ellas, pero sin removerlas (CTES-IC 110u; 116; 168a). Pueden hallarse tanto en la región basal (CTES-IC 58b; 94; 98; 112; 168a) como en la zona apical en la lámina (CTES-IC 110u; 114; 143; 144). En *Infderefolia* isp. D resaltan dos características, que si bien son compartidas con otras icnoespecies, siempre están presentes en los especímenes de esta icnoespecie. Ellas son: 1) el tamaño relativamente menor si son comparados con los ejemplares de otros icnotaxones relacionados; y 2) el tejido necrótico bien desarrollado que se observa con un leve engrosamiento de la lámina que rodea a la lesión, pero sobre todo por una coloración negruzca en la mayoría de los ejemplares; en pocos casos la coloración es marrón oscura (CTES-IC 168a; CTES-IC 230e). El tamaño de las trazas varía entre los 0.15 mm (CTES-IC 247) y los 1.04 mm (CTES-IC 58b) de largo y los 0.11 mm a 0.42 mm (CTES-IC 247) de ancho.

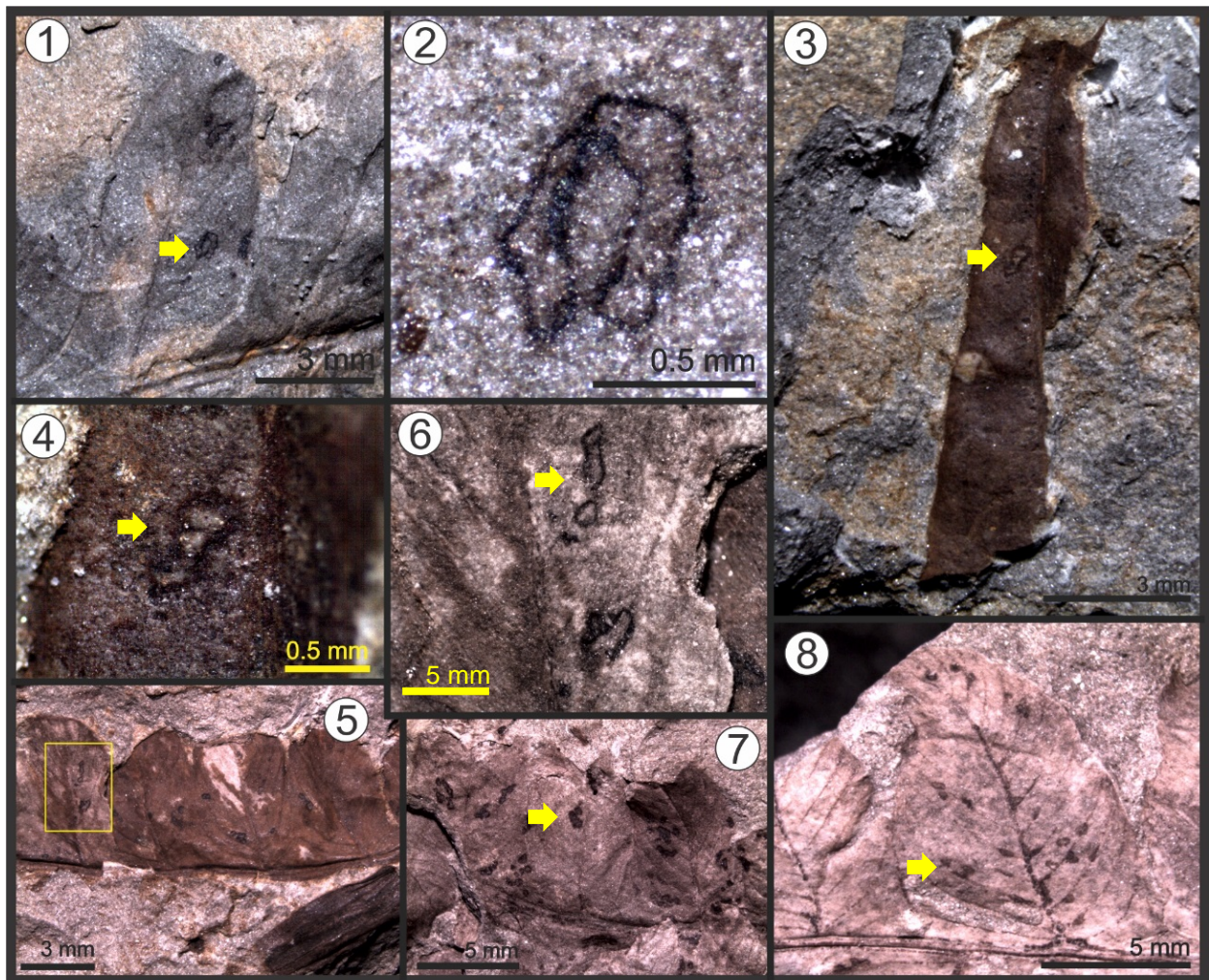


Lámina 13: *Infderefolia* isp. D: figs. 1, 2, 6-8.- Excisiones halladas en *Thelypteris interrupta*; figs. 3 y 4.- encontradas en una angiosperma indeterminada; figs. 1 y 2.- CTES-IC 247 (Holotipo), excisiones en ventana halladas en la zona central de la pinna y/o más cercana al ápice; fig. 2.- Detalle de la figura 1; figs. 3 y 4.- CTES-IC 230a (Paratipo), esta traza de forma irregular, se localiza cerca de la vena media, presenta una coloración más clara que el resto de la lámina y se encuentra separada por un tejido de reacción oscuro, típico de esta icnoespecie; fig. 4.- Detalle de la figura 3; figs. 5 y 6.- CTES-IC 277, excisiones halladas cerca de la vena media; figs. 7 y 8.- CTES-IC 58b y 168a respectivamente. Estas trazas se localizan en contacto ya sea con la vena primaria y/o con las venas secundarias.

IV.II.II. Minaciones

Subgrupo Paleominida Vasilenko, 2007b

Familia Paleominidae Vjalov, 1975

Ichonógeno *Cuniculonomus* (Straus, 1977) Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

Ichonoespecie tipo: *Cuniculonomus carpini* Straus, 1977, p. 62, figs, 57 y 79.

Lic. Juan Manuel Robledo

Diagnosis: minaciones lineales de ancho variable, usualmente se mantiene el mismo ancho de la galería en toda su trayectoria, aunque ocasionalmente se observa un leve ensanchamiento en la sección terminal (Robledo et al., 2015).

Comentarios: la diagnosis de *Cuniculonomus* establecida por Straus (1977) es enmendada porque la original carece de caracteres apropiados para diferenciar este icnogénero de otras minaciones lineales como *Stigmellites* y *Phytomyzites*. Straus (1977) solo definió a *Cuniculonomus* como una mina foliar hallada sobre una angiosperma, de la cual desconocía el insecto productor.

Cuniculonomus parallelus (Givulescu, 1984) Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

(Lámina 14, fig. 1)

Lista sinonímica: “**Ophionome**” Müller, 1982; p. 19, lámina 8, fig. 4

Sintipos: n° 1164, 1656 y 1807 B.J.B.M. sobre hojas de *Quercus* sp. o *Betula* sp., material depositado en la colección del Institute of Geology and Geophysics, Bucarest, Localidad de Chiuzbaia, Rumania. Plioceno temprano (Givulescu, 1984).

Material examinado: CTES-IC 54; 82 (Lám. 14, fig. 1)

Diagnosis: minaciones lineales paralelas a la vena media en la mayor parte de su trayectoria, la cual atraviesa varias venas secundarias. Estas minas se desarrollan completamente sobre una hemilámina (Robledo et al., 2015).

Comentarios: la diagnosis fue enmendada para incluir otros caracteres que no estaban presentes en la diagnosis original de Givulescu (1984) y que son típicas de estas trazas, como la posición sobre la lámina foliar y la trayectoria de las galerías que atraviesan varias venas secundarias. Por otro lado, Givulescu (1984) enfocó la diagnosis sobre el

tejido de reacción y definió dos formas posibles de preservación (forma alba y forma nigra), de acuerdo a la coloración del tejido. Por otro lado, *Cuniculonomus parallelus* es diferente de *Cuniculonomus carpini* porque tiene una parte de su recorrido paralela a la vena primaria.

Descripción: minas lineales levemente sinuosas, desde 2.9 cm (CTES-IC 82) a 8.6 cm (CTES-IC 54) de largo y desde 0.1 mm a 0.26 mm de ancho. Las minas están dispuestas paralelas a la vena media en casi todo su recorrido pero nunca atraviesan esta vena. Dichas trazas se originan cerca de la base de la hoja, finalizando en el ápice (CTES-IC 82) o cerca del margen (CTES-IC 54). Tanto los coprolitos como la cámara terminal no son observables, aunque si se observa un poro de salida de forma ovalada (0.1 a 0.24 mm).

Cuniculonomus saltensis Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

(Lámina 14, fig. 2)

Lista sinonímica: “**Larval leaf mining**” Lewis, 1969; p. 1210

Holotipo: CTES-IC 236a (Lám. 14, fig. 2), en una hoja *Cedrela fissiliformis*, procedente de la Localidad de Peñas Blancas (Robledo et al., 2016).

Paratipo: CTES-IC 152a, en la misma especie vegetal y procedencia que el Holotipo.

Material examinado: el material examinado solo corresponde al Holotipo y Paratipo.

Diagnosis: minas lineales localizadas enteramente entre dos venas primarias o secundarias. Las minas presentan unos pocos desvíos y un leve ensanchamiento en la sección terminal (Robledo et al., 2016).

Comentarios: estas minaciones están desarrolladas por completo entre dos venas secundarias adyacentes. La minación foliar descrita por Lewis (1969) atribuida a un lepidóptero, es incluida en esta icnoespecie ya que el material mostrado por el autor presenta todos los caracteres mencionados para *C. saltensis*. Lang et al., (1995) definieron un morfotipo (Type 2B) que corresponde a minaciones localizadas completamente entre dos venas secundarias; pero estas son diferentes porque en todos los casos se observan coprolitos y en algunos especímenes también la cámara terminal está presente (V.50731, V.50089, V.48524, Mine 2, V.49808, V.50698, V.50622, V.50401). Estas características no están presentes en *Cuniculonomus saltensis*. Donovan et al., (2014) reportaron minaciones fósiles localizadas entre dos venas secundarias, pero ellas también presentan las mismas características que las observadas por Lang et al., (1995). Aquellos ejemplares descritos por Donovan et al. (2014), presentan coprolitos y/o cámara terminal (USNM 560118, USNM 560119, UNSM 561020). En los ejemplares descritos en esta tesis CTES-IC 236a y CTES-IC 152a, asociadas a las galerías se hallaron estructuras circulares de 0.3 a 0.6 mm de diámetro, similares a aquellas mencionadas por Winkler et al., (2010) y que fueran atribuidas a daños producidos por el ovipositor de la hembra para alimentarse de los fluidos de la hoja.

Descripción: Los dos especímenes analizados son preservaciones incompletas de minas lineales. El largo varía entre los 22.55 mm y los 31.12 mm y el ancho desde 0.25 mm hasta los 0.75 mm. El origen de las mismas se localiza cerca de la vena principal o en una zona central de la hemilámina, desde este punto, la minación se dirige hacia el margen foliar pero siempre manteniéndose entre las dos venas secundarias. Se observa un ensanchamiento en la porción terminal que puede incluso triplicar el ancho original. No existe evidencia de coprolitos.

Ichnogénero *Stigmellites* (Kernbach, 1967) Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

Nepticula von Heyden, 1862; p. 77, lámina 10, fig. 2

Tinea Friê, 1882; p. 6, lámina 23, fig. 7

Stigmella Kernbach, 1967; p. 106

Nepticula Martins-Neto, 1989; p. 381, lámina 1, fig. C

Ichnoespecie tipo: *S. heringi* Kernbach, 1967, p. 105, fig. 3.

Diagnosis: minaciones lineales localizadas a uno o ambos lados de la vena media. Pueden estar localizados entre dos venas secundarias o atravesar varias de ellas. Las minaciones finalizan en una cámara terminal. Se observan coprolitos granulares o filiformes en la región central de las galerías.

Comentarios: la diagnosis fue enmendada en Robledo et al., (2016) porque el único carácter utilizado por Kernbach (1967) para diferenciar este ichnogénero es la posibilidad que los insectos minadores sean larvas del genero *Stigmella*. Incluso el mismo autor puso en duda al potencial productor de la traza descrita, razón por la cual definió el ichnogénero como *Stigmellites*.

Stigmellites serpentina (Kozlov, 1988) Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

(Lámina 14, fig. 3)

“**Linear mine**” Stephenson y Scott, 1992; 548, fig. 5b y p. 549, fig. 6e

“**Linear mine**” Scott, 1992; figs. 5a, b;

“**Mines type 2B**” Lang et al., 1995; p. 163, lámina 2, fig. 2; y p. 166, lámina 3, fig. 4-6.

Holotipo: PIN, 2383/205, Formación Beleu-Tinskaya, Turoniano (Cretácico Superior), Kazakhstan.

Material examinado: CTES-IC 216 (Lám. 14, fig. 3).

Diagnosis: minaciones serpentiformes localizadas entre dos venas primarias o secundarias. Coprolitos filiformes y mayormente continuos, formando una línea central dentro de la galería excepto en la cámara terminal donde están ausentes.

Comentarios: la diagnosis fue enmendada para incluir el sitio en la hoja donde se localiza la minación ya que dicho carácter no fue descrito por el autor en la descripción original. En la imagen del holotipo (Kozlov, 1988, lámina 2, fig. 2), se observa claramente que la minación se sitúa entre dos venas primarias. Otros especímenes registrados por Lang et al., (1995) muestran caracteres similares a *S. serpentina*, aunque algunas de estas minas atraviesan una vena secundaria (V.50731 V.50698 V.50622 V.50401) o la cámara terminal no se preserva (V.49905). Los ejemplares USNM 560118, USNM 560119, UNSM 561020, USNM 56142 y USNM 56143 (Donovan et al., 2014, figs. 2A, E y D y figs. 8A y E), los cuales están situados entre dos venas secundarias, tienen coprolitos elipsoidales. Este carácter no está presente en *S. serpentina*, ya que la consistencia de la materia fecal en este último caso parecería ser más fluida.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 216 corresponde a minación serpentiforme parcialmente preservada en una hoja de *Schinus herbstii*. El largo es de 32.15 mm y ancho que varía desde 0.10 mm hasta los 0.44 mm. La cámara terminal es rectangular, con un largo de 0.7 mm x 0.5 mm de ancho. La traza se origina cerca de la vena media, en la conjunción con una vena secundaria y esta se dirige de manera sinuosa hacia el margen sin atravesar el área comprendida entre las dos venas adyacentes. La minación se ensancha gradualmente hasta finalizar cerca del margen de la hoja. Los coprolitos

presentes están localizados en el centro de la galería, ocupando casi todo el largo de ella, excepto en la porción inicial (0.30 mm) y en la cámara terminal. Por último, el tejido de reacción está pobremente desarrollado, el cual se observa como un leve engrosamiento.

Stigmellites vitatus Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

(Lámina 14, fig. 4)

Holotipo: CTES-IC 132 (Lám. 14, fig. 4), en una hoja de *Schinus herbstii*. El material procede de la Localidad de Peñas Blancas.

Material examinado: el único ejemplar analizado corresponde al Holotipo.

Diagnosis: minaciones serpentiformes desarrolladas en una hemilámina. Se originan en la base de la hoja, ya sea cerca del margen o cercana de la vena principal y se extienden hacia el ápice. Las minaciones siguen el margen de la hoja o penetran hacia el centro de la lámina. En su trayectoria no atraviesan las venas secundarias o solo lo hacen en la región apical. Los coprolitos forman una única línea continua y están presentes en todo su trayecto, excepto en la sección terminal. Finalizan en una cámara terminal de forma rectangular.

Comentarios: *S. araliae* Friê 1882; *S. fossilis* von Heyden 1862; *S. carpiniorientalis* Straus 1977; *S. zelkovae* Straus 1977; *S. sp.* Kuroko 1987; *S. kzyldzharica* Kozlov 1988; *S. tyshchenkoi* Kozlov 1988. Cruzan la vena media o las venas secundarias. *S. vitatus* es diferente de estas icnoespecies porque aquí las minaciones están localizadas enteramente en una hemilámina y nunca atraviesan las venas secundarias, excepto en la región apical. En contraste con *S. vitatus*, los coprolitos preservados en *S. centennis* Jarzembowski, 1989a, no se ubican en la zona central de la galería sino alternando a ambos lados de ésta

y además la minación está confinada entre dos venas secundarias. Por otro lado, *S. gossi* Jarzembowski 1989a, tiene coprolitos granulares (pellets fecales). *S. serpentina*, es la icnoespecie que comparte más caracteres con *S. vitatus*, aunque la primera está encerrada entre dos venas secundarias. *S. samsonovi* y *S. sharovi* Kozlov 1988, son diferentes de *S. vitatus* porque las primeras presentan una cámara terminal circular. Por otro lado, los ejemplares V.50733 (Mine type 2A) y V.50731 (Mine type 2B) descritos por Scott., (1991); Stephenson y Scott (1992) y Lang et al., (1995), comparten algunos caracteres con *S. vitatus* con respecto al origen de las minaciones, el patrón y distribución de los coprolitos y la forma de la cámara terminal. Sin embargo, estas son diferentes de *S. vitatus* porque las minaciones atraviesan una o más venas secundarias (V.50733, V.50731), no hay evidencia de un ensanchamiento en las galerías, excepto cerca de la cámara terminal (V.50731) y/o la sección proximal es altamente sinuosa (V.50733).

Descripción: el ejemplar CTES-IC 132, es una minación serpentiforme (tipo visceronoma), con un largo de 66.8 mm y ancho que va desde los 0.2 mm hasta los 1.3 mm; la cámara terminal muestra un contorno rectangular, con largo de 2.66 mm y ancho de 1.23 mm; el poro de salida es circular y de posición sub-terminal en la cámara terminal, el diámetro de este poro es de 0.6 mm. La traza comienza cerca de la vena primaria, desde allí se dirige hacia el margen foliar donde se va ensanchando gradualmente a medida que comienza a extenderse entre las venas secundarias y hacia la vena media. Finaliza cerca del margen y es solo en esta porción donde cruza una vena secundaria, la cual permanece dentro del área minada. Los coprolitos tienen una apariencia sólida, formando una única línea (filiforme) que ocupa el centro de la galería y en algunas secciones parece haber sido depositado en un patrón de zig-zag. Están presentes en todo el trayecto, excepto en la sección final que corresponde a la cámara terminal. El tejido de reacción está apenas

desarrollado, pero es posible diferenciar la minación en la lámina foliar por una coloración más clara que presenta dicha traza.

Stigmellites pervenae Robledo, Sarzetti y Anzótegui, 2016

(Lámina 14, fig. 5)

Holotipo: CTES-IC 169a (Lám. 14, fig. 5), en una hoja de *Schinus herbstii*, proveniente de la Localidad de Peñas Blancas.

Paratipo: CTES-IC 13d, en una hoja de *Nectandra saltensis* (CTES-PB 14054). Material proveniente de la Localidad Quebrada del Horno.

Otro material examinado: CTES-IC 13d; 169a; 212; 279; 280a; 285a.

Diagnosis: minaciones serpentiformes que se originan en una de las dos hemiláminas, atraviesan la vena principal una sola vez y culminan en la otra hemilámina. Generalmente se originan cercanas al ápice, ya sea en el margen o cerca de la vena primaria. En su recorrido atraviesan las venas secundarias y otras de menor calibre. Los coprolitos son filiformes y forman una única línea que está presente en casi todo su trayecto. Las minas culminan en una cámara terminal rectangular.

Comentarios: *S. pervenae* se desarrolla sobre ambas hemiláminas, lo cual la distingue del resto de las icnoespecies de *Stigmellites*. Las icnoespecies *S. araliae*, *S. fossilis*, *S. carpiniorientalis* y *S. zelkovae*, atraviesan las venas secundarias, pero no así la vena primaria. Otras icnoespecies tales como *S. centennis* y *S. serpentina* son minaciones que están encerradas entre dos venas secundarias. Por otro lado, *S. gossi* presenta coprolitos diferenciados en pellets fecales y las minaciones están restringidas a un tercer y/o cuarto orden de venación. Aunque *S. kzyldzharica* y *S. tyshchenkoi* son minaciones que

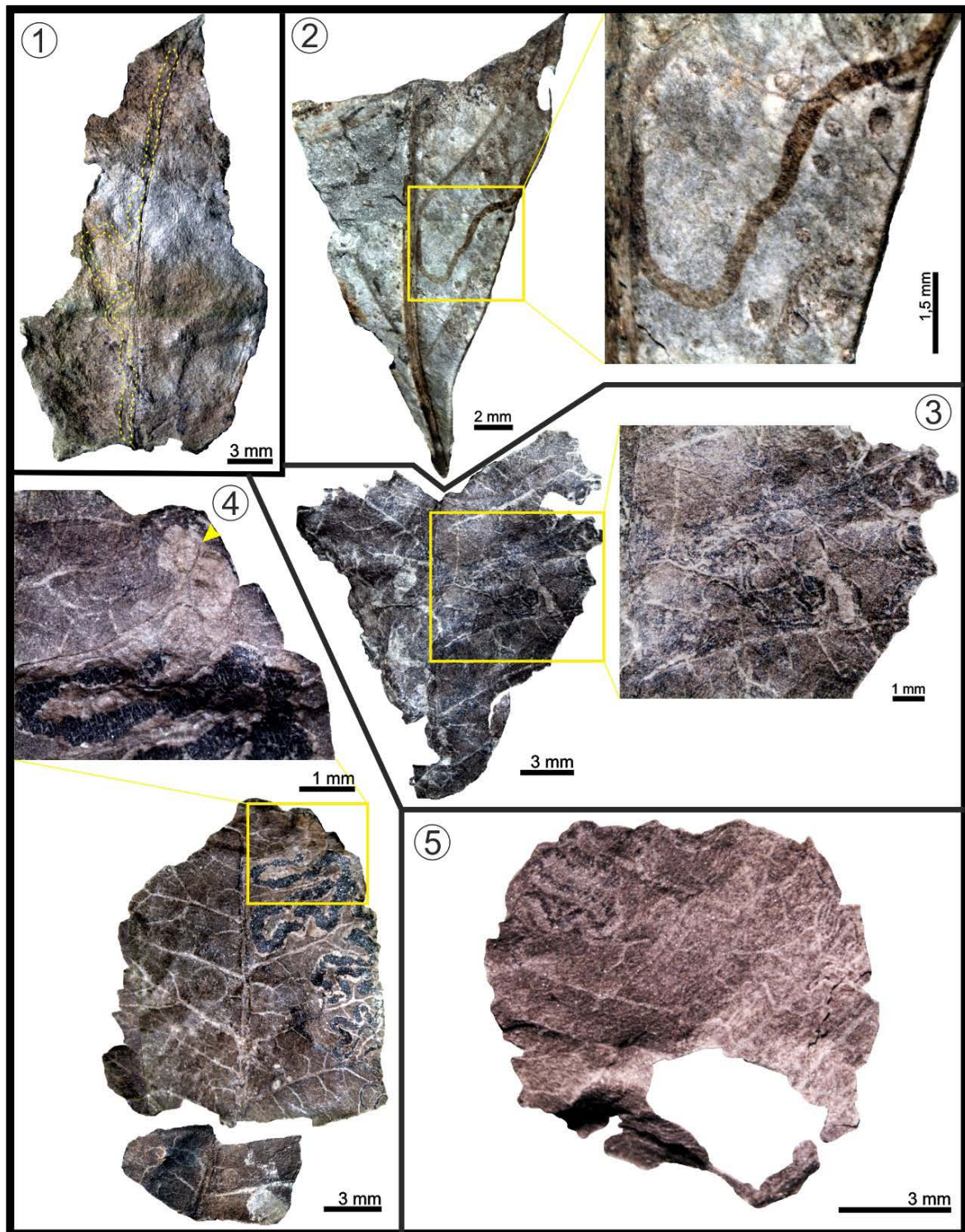


Lámina 14: Fig. 1.- *Nectandra saltensis*; fig. 2.- *Cedrela fissiliformis*; figs 3-5.- *Schinus herbstii*.
Cuniculonomus parallelus: fig. 1.- CTES-IC 82, minación lineal que se localiza paralela a la vena media.
Cuniculonomus saltensis: fig. 2.- CTES-IC 236a (Holotipo), la minación se halla entre dos venas secundarias adyacentes. Esta mina se observa con una coloración mas oscura que el resto de la lámina. fig. 3.- Detalle de la figura 2.
Stigmellites serpentina: fig. 3.- CTES-IC 216, minación que se desarrolla completamente entre dos venas secundarias, en ella es posible observar además coprolitos filiformes (detalle).
Stigmellites vitatus: fig. 4.- CTES-IC 132 (Holotipo), minación que se desarrolla enteramente en una hemilamina, en ella se pueden observar los coprolitos filiformes y una cámara terminal (detalle) con la presencia de un poro de salida (flecha).
Stigmellites pervenae: fig. 5.- CTES-IC 169a (Holotipo), minación que se desarrolla a ambos lados de la vena media. Es posible observar la presencia de coprolitos filiformes y una cámara terminal.

atraviesan la vena media, estas son diferentes de *S. pervenae* porque la cámara terminal está ausente y no se observa un ensanchamiento marcado en las galerías. Los ejemplares V.50175, V.50744 y V.50719 (Mines type 2A) descritos por Lang et al. (1995) muestran características similares a *S. pervenae*. El ejemplar V.50719 presenta una cámara terminal que atraviesa la vena media, pero no se observan coprolitos en toda el área minada. Los mismos caracteres están presentes en el ejemplar V.50744; además en este último caso la minación atraviesa dos veces la vena media, así tanto el sitio de origen como la cámara terminal están localizados en la misma hemilámina. V.50175 posiblemente corresponda a la misma icnoespecie, pero resulta difícil de comprobarlo dado que la cámara terminal no se ha preservado. De la misma forma, Donovan et al. (2014) reportaron una minación serpentiforme que se localiza en ambas hemiláminas (DMNH 7511), aunque como en el ejemplo anterior, la cámara terminal tampoco está presente.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 280a, es una minación serpentiforme (tipo visceronoma), presenta un largo de 40.32 mm y ancho desde 0.13 mm a 1.62 mm; la cámara terminal observada en el ejemplar CTES-IC 285a posee un contorno rectangular con un largo de 2.92 mm x 1.33 mm, el poro de salida es redondeado y sub-terminal con 0.64 mm de diámetro máximo. Las minaciones se originan cerca de la vena media (CTES-IC 280a) o más cercana al margen foliar (CTES-IC 279, 169a) y atraviesan todos los órdenes de venación, incluyendo la vena primaria, la cual es atravesada generalmente en la región apical de la hoja (CTES-IC 279, 285a, 169a). Ocasionalmente las minaciones pueden atravesar la vena media en la porción central de ésta (CTES-IC 280a) culminando sobre la otra hemilámina, ya sea en el margen (CTES-IC 169a) o cerca de la vena media (CTES-IC 279, 280^a, 285a). Los coprolitos son filiformes y no se diferencian en *pellets* fecales, se disponen en el centro de la galería, ocupando desde 1/3 a casi todo el ancho de las minas. Los coprolitos están presentes en todo el recorrido de la galería, excepto en la

camara terminal. El tejido de reacción no está claramente desarrollado, pero es posible diferenciar las minaciones ya que presentan una coloración más clara respecto del tejido foliar.

Ichnogénero MI-1 nov

Ichnoespecie tipo: MI-1 isp. A por monotipia

Diagnosis: minaciones lineares a serpentiformes que se desarrollan en una hemilámina, manteniendo el mismo ancho en todo su recorrido o solo ensanchándose levemente. Coprolitos filiformes formando una línea central casi continua dentro de la galería.

Comentarios: este ichnogénero es diferentes de los demás descritos en esta tesis porque combina caracteres tanto de los ichnogéneros *Cuniculonomus* como de *Stigmellites* y *Phytomyzites* (no desarrollado en esta tesis), como ser: el ligero ensanchamiento de la galería, presencia de coprolitos filiformes y la ausencia de cámara terminal.

MI-1 isp. A nov

(Lámina 15, figs. 5 y 6)

Holotipo: CTES-IC 99a (Lám. 15, figs. 5 y 6) en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 99a; 151; CTES-IC 249a.

Diagnosis: minaciones lineares a serpentiformes que se desarrollan entre dos venas secundarias. El ancho de las galerías permanece constante o puede duplicarse. Los coprolitos forman una banda filiforme en el centro de la galería; esta banda tiene un ancho

de 1/3 a casi todo el ancho de la galería. En el extremo terminal de la minación se observa un poro de salida.

Comentarios: esta icnoespecie se caracteriza por no poseer un ensanchamiento o si se presenta, éste es muy leve y presentar coprolitos filiformes. Estos dos caracteres no se hallan juntos en ninguna de las icnoespecies anteriores.

Descripción: minaciones lineares a serpentiformes que se localizan entre dos venas secundarias, a veces aproximándose a la vena primaria (CTES-IC 151), otras más cerca del margen foliar, donde ocasionalmente pueden atravesar una vena secundaria, pero sin removerla (CTES-IC 249a). Esta icnoespecie se caracteriza por compartir caracteres que también son hallados en otras icnoespecies de minaciones fósiles. La falta de ensanchamiento en la galería y la ausencia de cámara terminal, son caracteres compartidos con todas las icnoespecies de *Cuniculonomus*. De la misma forma, el tipo de minación serpentiforme y la presencia de coprolitos filiformes, son características que pueden hallarse en las icnoespecies de *Stigmellites* y *Phytomyzites*. Los coprolitos ocupan un tercio a casi todo el ancho de la galería. Estos se observan como una línea oscura y continua en casi todo el trayecto de la traza. El largo de las minaciones varía entre 8.15 mm (CTES-IC 249a) y los 17.36 mm (CTES-IC 151); y el ancho desde los 0.01 mm (CTES-IC 99a), hasta los 0.34 mm (CTES-IC 151).

Ichnogénero *Loconomus* Straus, 1977

“**Type 1a**” Lang et al., 1995; p. 149, lámina 1, figs. 1-6

“**Type 1b**” Lang et al., 1995; p. 154, lámina 1, figs. 7

Ichnoespecie tipo: *Loconomus vitis* Straus 1977, p. 63, figs. 66 y 81

Diagnosis enmendada: minaciones tipo cámara, de forma variada, localizadas en cualquier sector de la lámina, ya sea entre dos venas secundarias, atravesando varias venas o incluso hallándose en ambos lados de la vena primaria.

***Loconomus vitis* Straus, 1977**

(Lámina 15, fig. 1)

Holotipo: *Loconomus vitis* hallado en una hoja de *Vitis* sp. n° 30607, depositado en las colecciones Geologisch-Paläontologischen Institutes, Universität Göttingen. Localidad de Willershausen, Thuringia, Alemania. Plioceno Temprano (Straus, 1977).

Material examinado: CTES-IC 147a (Lám. 15, fig. 1).

Diagnosis enmendada: minaciones tipo cámara que se hallan entre dos venas secundarias, solo ocasionalmente atraviesan una de ellas, ocupando todo o parte del área comprendida entre ambas venas. Se localizan en la región central de la hemilámina, comúnmente contactando con el margen foliar; menos frecuentes son los casos donde contactan con la vena media.

Comentarios: *Loconomus vitis* se caracteriza porque las minaciones están localizadas predominantemente entre dos venas secundarias; lo que la diferencia del resto de las icnoespecies de minaciones.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 147 corresponde a una minación de forma alargada con bordes irregulares. La minación tiene un tamaño de 12.05 mm de largo por 2.85 mm de ancho. Esta se dispone cerca de la vena media sin contactar con la misma y entre dos venas secundarias en la base de la hoja, extendiéndose hasta llegar al margen foliar. La minación atraviesa una vena secundaria, pero esta vena permanece en el interior de la

traza. En el área minada solo se observa un adelgazamiento de la lámina, la permanencia de una vena secundaria mencionada previamente y la epidermis.

Loconomus isp. A nov.

(Lámina 15, fig. 2)

Holotipo: CTES-IC 20d (Lám. 15, fig. 2) en una hoja de dicotiledónea (CTES-PB 12809), procedente de la Localidad Quebrada del Estanque.

Material examinado: el material corresponde solamente al holotipo.

Diagnosis: minaciones tipo cámara de forma irregular que atraviesan tanto venas secundarias como la vena media. Los coprolitos tienen apariencia granular y rellenan toda la galería.

Comentarios: esta icnoespecie es diferente de *L. vitis* porque la minación atraviesa la vena media. Por otro lado, los ejemplares V.50937 y V.49146 descritos como minas “tipo 1b” (*Mine type 1b*) (Lang et al., 1995), presentan características similares, aunque las minaciones no sobrepasan la vena principal.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 20d corresponde a una minación de tipo cámara que presenta forma irregular y se dispone adyacente a la vena media. El tamaño de la mina es de 1.2 cm x 0.8 cm en la sección más ancha. En su trayecto atraviesa una vena secundaria (la cual permanece en el interior de la traza). Los coprolitos ocupan toda la minación y le confieren una coloración más oscura respecto a la lámina foliar.

***Loconomus* isp. B nov.**

(Lámina 15, figs. 3 y 4)

“*Paraclemensia* – like damage” Labandeira, 1998a; p. 4 fig. 2d.

Holotipo: CTES-IC 176 (Lám. 15, figs. 3 y 4) en una hoja de *Malvaciphyllum quenquiadensis* (CTES-PB 10051), el material procede de la Localidad Río La Quenquiada.

Material examinado: el material corresponde solamente al holotipo.

Diagnosis: minaciones tipo cámara de forma circular localizadas entre dos venas principales y/o secundarias, a veces en contacto con estas. Los coprolitos se agrupan en una única zona del área minada.

Comentarios: esta icnoespecie es diferente de las demás por su forma circular y además porque los coprolitos se disponen de manera agrupada.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 176 corresponde a una minación circular que se localiza entre dos venas principales, contactando una de ellas, aunque sin atravesarla. En el interior de la traza solo se observan los coprolitos que tienen una disposición agrupada, casi en el centro de la mina. El tejido de reacción se observa como una fina línea oscura que bordea a la traza. La minación mide 4.01 mm por 3.89 mm. Por otro lado, la agrupación de coprolitos también tiene forma circular con 1.55 mm de diámetro.



Lámina 15: *Loconomus vitis*: fig. 1.- CTES-IC 147a (Holotipo) la minación se dispone entre dos venas secundarias, esta fue hallada en una hoja de *Schinus herbstii*.

Loconomus isp. A: fig. 2.- CTES-IC 20d (Holotipo), esta minación que atraviesa la vena media, presenta una coloración más oscura que el resto de la lámina. Los coprolitos se hallan dispersos en el interior.

Loconomus isp. B: figs. 3 y 4.- CTES-IC 176 (Holotipo) minación tipo cámara de forma circular donde se pueden observar los coprolitos reunidos en el centro de la minación. Dicha mina fue encontrada en una hoja de *Malvaciphyllum quenquiadensis*; fig. 4.- Detalle de la figura 3.

MI-1 isp. A: figs. 5 y 6.- CTES-IC 99a (Holotipo), esta mina lineal se localiza entre dos venas secundarias, en ella se observa una línea continua de coprolitos y la ausencia de una cámara terminal. La mina fue hallada en una hoja de *Schinus herbstii*; fig. 6.- Detalle de la figura 5; fig. 7.- Hoja actual de *Handroanthus impestiginosus* (Bignoniaceae), en la cual se puede observar una mina tipo cámara idéntica a *Loconomus* isp. A. Note que en su interior se puede observar la presencia del insecto productor (en este caso, un crisomélido); fig. 8.- hoja actual de *Commelina* sp. L. 1753 (Commelinaceae), que presenta una minación similar a MI-1 isp. A.

IV.II.III. Picaduras

Ichonógeno **PI-1 nov.**

“**Piercing and sucking**” Labandeira y Phillips, 1996a

“**Piercing and sucking**” Beck y Labandeira, 1998; p. 141

“**Piercing and sucking**” Adami-Rodrigues et al., 2004; p. 117, fig. 6j

“**Piercing and sucking**” Labandeira et al., 2007; p. 10

“**Piercing and sucking**” Prevec et al., 2009; p. 476

“**Piercing and sucking**” Wappler y Denk, 2011; p. 288

“**Piercing and sucking**” Petrulevičius et al., 2014; p. 176

“**Piercing and sucking**” Schachat et al., 2014; p. fig. 3A-G

“**Piercing and sucking**” Césari et al., 2015; p. 146, lámina 1, fig. 10

“**Piercing and sucking**” Ding et al., 2015; p. 262, figs. 3D, E y G

“**Piercing and sucking**” Gunkel y Wappler, 2015; p. 66

“**Piercing and sucking**” McLoughlin, 2015; p. 945, fig. 4H

“**Picaduras**” Aquino et al., 2015; p. 7, lámina 1 fig. 2a

Ichnoespecie tipo: PI-1 isp. A, por monotipia

Diagnosis: trazas circulares a ovoidales que se disponen de manera aleatoria en cualquier parte de la hoja, ya sea entre las venas o sobre ellas, o siguiendo un patrón de lineación. Frecuentemente tienen una coloración oscura. A veces presentan una estructura tridimensional, observándose como depresiones o elevaciones sobre la lámina.

PI-1 isp. A nov.

(Lámina 16, Figs. 1-3)

“Piercing and sucking” Ding et al., 2015; p. 262, figs. 3D, E y G

“Picaduras” Aquino et al., 2015; p. 7, lámina 1 fig. 2^a

Holotipo: CTES-IC 251a (Lám. 16, figs. 1 y 2) en una hoja de *Cedrela fissiliformis*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Paratipo: CTES-IC 15 (Lám. 16, fig. 3) en una hoja de *Scirpites* sp. (CTES-PB 14067), procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Material examinado: CTES-IC 4; 10; 15; 57a; 76a; 78a, c; 137b; 221; 230f; 236b; 251a, b; 252c; 257j; 260; 264b; 270; 274b.

Diagnosis: estructuras circulares que se hallan aisladas o agrupadas en la lámina, a veces incluso superponiéndose. Se disponen predominantemente de manera aleatoria, solo en ocasiones siguen un patrón lineal. Las trazas son tridimensionales y se observan como estructuras cóncavas (depresiones) o convexas (elevaciones) sobre la hoja.

Descripción: trazas circulares, menos comunes ovoidales, que se localizan en cualquier parte de la hoja, incluso sobre las venas principales y secundarias (CTES-IC 4; 10; 15; 76a). Generalmente se disponen de manera aleatoria sobre la lámina (CTES-IC 4; 10; 57a; 76a; 78a, c; 137b; 221; 230f; 257j; 270; 274b); aunque en algunos casos pueden disponerse siguiendo un patrón (CTES-IC 15; 221) o asociados a las venas primarias y/o secundarias (CTES-IC 251a, b; 264b). De la misma forma, son más frecuentes hallarlas en grandes agrupaciones, superponiéndose (CTES-IC 15; 57a; 76a; 137b; 230f; 260; 264b), que hallarlas aisladas (CTES-IC 78a; 251b; 252c). Algunas hojas presentan trazas preservadas como elevaciones o depresiones (CTES-IC 57a; 76a; 257j), mientras que en

otros casos, ambos tipos de estructuras se observan en la misma impresión (CTES-IC 4; 10; 15; 236b). Las trazas pueden estar rodeadas por una línea más oscura o bien ser totalmente oscuras respecto a la coloración de la lámina foliar (CTES-IC 251a; 251b; 264b). El diámetro de las trazas varía entre 0.10 mm (CTES-IC 251a) y los 0.55 mm (CTES-IC 78a).

PI-1 isp. B nov

(Lámina 16, figs. 4-8)

“Piercing and sucking” Petrulevičius et al., 2014; p. 176

“Piercing and sucking” Césari et al., 2015; p. 146, lámina 1, fig. 10

Holotipo: CTES-IC 130 (Lám. 16, figs. 6 y 7) en una hoja de *Cedrela fissiliformis*, el material proviene de la Localidad Peñas Blancas.

Paratipo: CTES-IC 206 (Lám. 16, fig. 5) en una hoja de *Scirpites* sp., material procedente de la Localidad Quebrada de Salta.

Material examinado: CTES-IC 14; 19; 24a; 27; 83 (Lám. 16, fig. 8); 124; 130; 136a - c; CTES-IC 137 (Lám. 16, fig. 4); 138a - c; 139a - c; 140a - c; 189; 206; 237b; 239a - d; 240; 241; 258d; 275.

Diagnosis: trazas circulares a ovoidales, bidimensionales, que se hallan de manera agrupadas en cualquier sector de la lámina, algunas veces superponiéndose. Generalmente toda la traza presenta un color negruzco, aunque en ocasiones solo el tejido de reacción circundante es el que presenta este tipo de coloración.

Comentarios: PI-1 isp. B es diferente de la primera icnoespecie porque la primera presenta trazas bidimensionales y siempre se disponen agrupadas.

Descripción: trazas circulares u ovoidales, que se localizan en cualquier parte de la hoja, ya sea sobre el mesófilo (CTES-IC 24a; 27; 124; 130; 136b, c; 137; 138a - c; 139a - c) o sobre las venas principales y/o secundarias (CTES-IC 14; 83; 76a; 136a; 206; 239a; 240; 258d; 275). Generalmente se disponen de manera aleatoria sobre la lámina (CTES-IC 14; 83; 130; 136b; 140a; 189; 206; 239b - d; 241; 275); aunque en algunos siguen un patrón lineal (CTES-IC 19; 137) o se encuentran agrupados cerca de la vena principal o secundaria (CTES-IC 130). Las trazas siempre se disponen de manera agrupada y generalmente se hallan en grandes cantidades, muchas veces superponiéndose (CTES-IC 137; 206; 138a; 139b; CTES-IC 140a - c), son escasos los ejemplares donde las trazas que se encuentra en una misma lámina se hallan aisladas unas de otras (CTES-IC 124; 237b). En el caso particular de aquellas trazas que se hallan sobre hojas paralelinervadas (por ejemplo *Scirpites* sp.), estas se disponen comúnmente entre las venas paralelas y es en estos ejemplares donde se encuentra la mayor cantidad de trazas, hasta 210 lesiones por cm² (un total de más de 1000 trazas en una sola lámina) (CTES-IC 137). Generalmente toda la traza presenta una coloración oscura, que va desde el marrón oscuro al negro. En otros especímenes, la diferencia de coloración solo se observa en el tejido de reacción que la bordea. El diámetro de las trazas varía entre 0.11 mm (CTES-IC 136a) y los 0.47 mm (CTES-IC 206).

PI-1 isp. C nov

(Lámina 16, figs. 9 y 10)

Holotipo: CTES-IC 89 (Lám. 16, fig. 9 y 10) en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 89; 92.

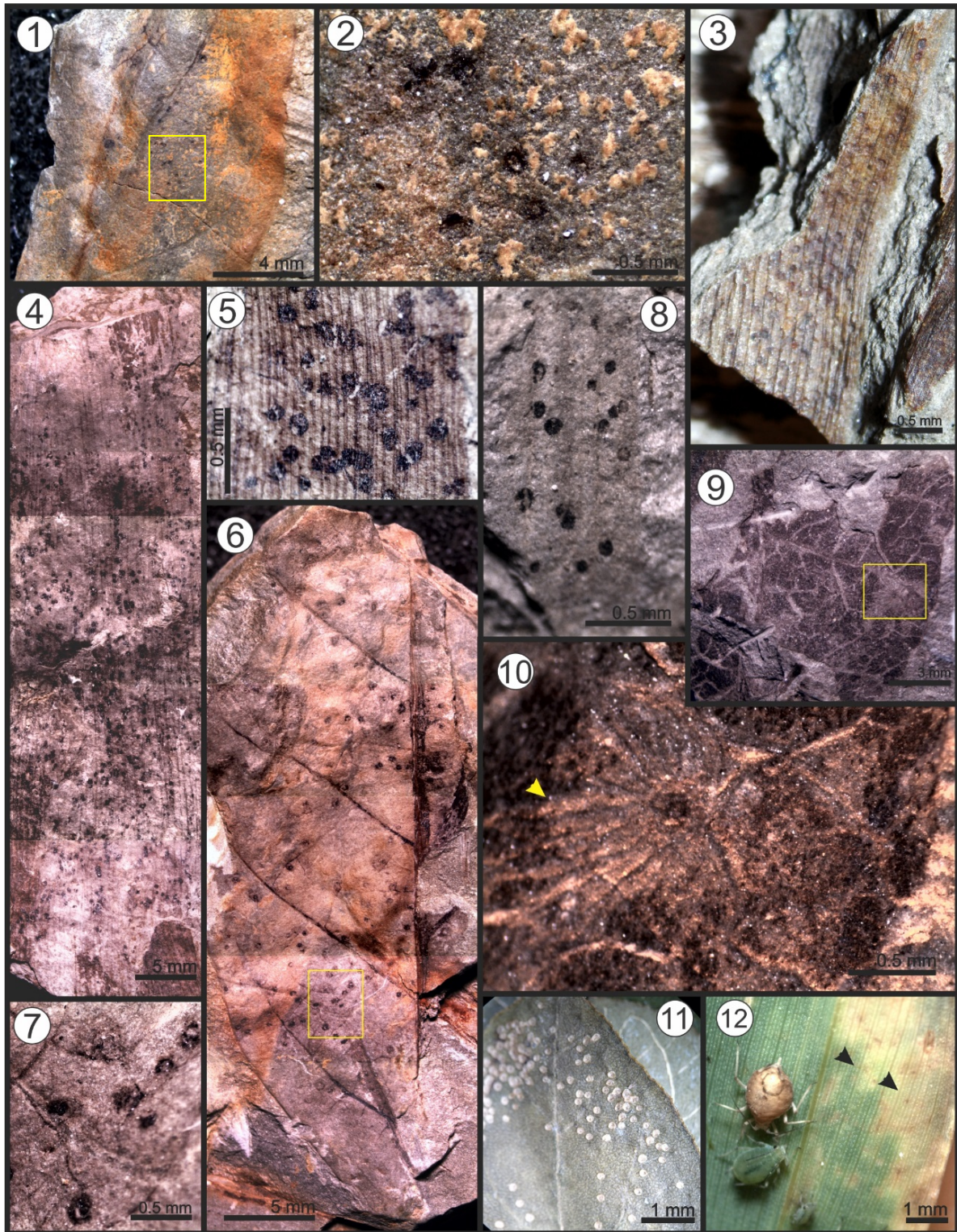


Lámina 16: **PI-1 isp. A:** figs. 1 y 2.- CTES-IC 251a (Holotipo), picadura en *Cedrela fissiliformis*; fig. 2.- Detalle de figura 1; fig. 3.- CTES-IC 15 (Paratipo), en *Scirpites* sp.

PI-1 isp. B: fig. 4 y 5.- CTES-IC 137 y CTES-IC 206 (Paratipo) respectivamente, en *Scirpites* sp., picaduras dispersas por toda la lámina, en algunos casos densamente agrupados (fig. 4); figs. 6 y 7.- CTES-IC 130 (Holotipo) en *Cedrela fissiliformis*; fig. 7.- Detalle de figura 6; fig. 8.- picaduras en *Scirpites* sp.

PI-1 isp. C: figs. 9 y 10.- CTES-IC 89 (Holotipo), en *Schinus herbstii*. Notese las estrías que parten desde el centro de la picadura (flecha); fig. 11.- hoja actual de *Amaranthus quitensis* (Amaranthaceae) con picaduras similares a PI-1 isp. A; fig. 12.- hoja actual de una cyperacea donde se pueden observar picaduras idénticas a PI-1 isp. B y los insectos productores (áfidos).

Diagnosis: trazas circulares que se hallan aisladas en la lámina o ciertas veces asociadas a venas secundarias. Desde la cicatriz parten de forma radial estructuras lineales a modo de estrías.

Comentarios: esta icnoespecie se caracteriza por presentar estructuras interpretadas como estrías, partiendo desde la traza.

Descripción: el espécimen CTES-IC 92 presenta una forma circular de color oscuro. Desde esta estructura parten líneas radiales parecidas a estrías. La traza se localiza cerca del margen foliar y en contacto con una vena terciaria. El círculo central mide 0.39 mm de diámetro, mientras que los radios varían desde 0.43 mm a 1.57 mm de largo, lo que le confiere a toda la estructura un diámetro promedio de 2.67 mm. Por otro lado el espécimen CTES-IC 92 se halla en contacto con una vena secundaria. Ésta se localiza en la zona central de la hemilámina y a diferencia del primer ejemplar, aquí tanto el círculo central como las estrías y todo el tejido que se encuentra entre ellas, tienen una coloración negruzca. El diámetro total es de 0.85 mm, donde el círculo central ocupa 0.17 mm y los radios varían desde 0.13 mm a 0.44 mm de largo.

IV.II.IV. Oviposiciones

Grupo Paleoovididea Vasilenko, 2007b

Subgrupo Paleoovoida Vasilenko, 2007b

Familia Paleoovoididae Vasilenko, 2005

Ichnogénero *Paleoovoidus* Vasilenko, 2005

Paleoovoidus Vasilenko, 2011; p. 333, fig. 1

“**Oviposition scars**” Gallego et al., 2014; p. 107, láminas 4(3), 5(1-4) y 6

Paleoovoidus Gnaedinger et al., 2014; p. 223

“**Oviposition scars**” Laaß y Hoff, 2014; p. 6, fig. 3

Paleoovoidus Na et al., 2014; p. 20, figs. 2a-c

“**Ovipositions**” McLoughlin, 2015; p. 949, fig. 5f-i

Ichnoespecie tipo: *Paleoovoidus rectus* Vasilenko 2005, p. 629, lámina 5, figs. 1 – 3, por monotipia.

Diagnosis: estructuras ovoidales a lenticulares que presentan una distribución regular sobre la hoja. Pueden presentar ambos extremos de forma redondeada o un extremo redondeado y el otro aguzado. Puede existir un orificio circular en alguno de los extremos.

***Paleoovoidus rectus* Vasilenko, 2005**

(Lámina 17, figs. 1 y 2)

“**Cicatrices de oviposición**” Horn et al., 2011; p. 89, figs. 2h e i.

Holotipo: *Paleoovoidus rectus* en una hoja de *Pityophyllum* sp. PIN, no. 4626/464, material depositado en las colecciones del Paleontological Institution (PIN), Russian Academy of Science. Localidad de Chernovskie Kopi, Formación Doroninskoe Jurásico Superior - Cretácico Inferior, Rusia (Vasilenko, 2005).

Paratipos: *Paleoovoidus rectus* en hojas de *Pityophyllum* sp. PIN, no. 4626/473 y PIN, no. 4626/472, en las colecciones Paleontological Institution (PIN), Russian Academy of Sciences. Localidad de Chernovskie Kopi, Formación Doroninskoe, Jurásico Superior - Cretácico Inferior, Rusia (Vasilenko, 2005).

Material examinado: CTES-IC 123 (Lám. 17, figs. 1 y 2), proveniente de la Localidad Quebrada de Alfredo.

Diagnosis: erazas de forma elíptica, ovalada a lenticular, orientadas formando una línea recta única, paralela al eje mayor de la hoja y con sus ejes mayores alineados. Usualmente esta línea se dispone adyacente a la vena media.

Descripción: *Paleoovoidus rectus* ocurre en una hoja de *Cedrela fissiliformis* (CTES-PB 8028a y b). Se registraron once cicatrices que se disponen formando una única línea paralela a la vena media, con sus ejes mayores alineados verticalmente. Las cicatrices están en contacto con la vena media, pero ninguna sobre ella. Todas las trazas se disponen siguiendo la vena media y siempre en una misma hemilámina. El tamaño de las trazas individuales varía de 0.77 mm a 1.09 mm de largo y de 0.24 mm a 0.48 mm de ancho. La distancia entre las trazas varía de 0.31 mm a 6.03 mm. La línea imaginaria formada por los ejes mayores de las trazas, ocupa un total de 2.5 cm en la lámina foliar. Tienen extremos redondeados y un tejido de reacción claramente definido.

Paleoovoidus isp. A nov

(Lámina 17, figs. 3 y 4)

Holotipo: CTES-IC 267 (Lám. 17, figs. 3 y 4), en una hoja de *Caesalpinia?* (CTES-PB 10939), procedente de la Localidad Río el Totoral, Aloformación Playa del Zorro (Mioceno Tardío), provincia de Catamarca.

Material examinado: el material corresponde solo al Holotipo

Diagnosis: estructuras (cicatrices de oviposición) ovoidales que se disponen en la lámina sin ningún patrón aparente, con los ejes mayores sub-paralelos entre sí. En uno de los extremos se observa una excisión circular.

Comentarios: esta icnoespecie comparte varias características con *Paleoovoidus venustus* (Na et al., 2014). Aunque en *Paleoovoidus* isp. A se observan excisiones circulares y la diferencia en la coloración de las cicatrices; caracteres ausentes en *P. venustus*.

Descripción: se hallaron un total de cinco cicatrices de oviposición en un folíolo de *Prosopis* sp., L. 1767 estas tienen forma ovoidal y se localizan en la hoja de manera contigua; los ejes mayores se disponen de manera sub-paralela, ya sea entre las mismas cicatrices o con el patrón de venación, mientras que los ejes menores no se encuentran alineados horizontalmente como en otras icnoespecies. Los extremos de las trazas son redondeados. Se puede observar también una excisión circular, que se localiza siempre en el mismo extremo en cada una de las cicatrices. Las trazas presentan una coloración oscura con respecto al resto de la hoja. El tamaño promedio es de 0.30 mm de largo x 0.10 mm de ancho y se hallan separadas entre 0.07 mm a 0.59 mm de distancia.

IV.II.V. Agallas

Grupo Paleogallidea Vjalov, 1975

Subgrupo Paleogallida Vjalov, 1975

Familia Paleogallidae Vjalov, 1975

Ichnogénero *Paleogallus* Vjalov, 1975

Ichnoespecie tipo: *P. cynipidaeformis* Vjalov, 1975

Diagnosis enmendada: agallas situadas en las hojas o peciolo, principalmente circulares, ovoidales y elipsoidales. Pueden hallarse en cualquier parte de la hoja, ya sea en el margen, sobre las venas o entre ellas.

***Paleogallus* isp. A nov**

(Lámina 17, figs. 5-8)

Holotipo: CTES-IC 6 (Lám. 17, figs. 5 y 6) en una hoja de *Sapium haematospermoides* (CTES-PB 14053), el material procede la Localidad Quebrada del Horno.

Material examinado: CTES-IC 6; 77d (Lám. 17, figs. 7 y 8).

Diagnosis: agallas circulares localizadas entre las venas secundarias o asociadas a una de ellas. En su interior se observa un relleno con una coloración diferente del resto de la estructura y también de la lámina. Es posible observar una ligera elevación del borde de la traza.

Comentarios: esta icnoespecie se diferencia del resto citadas para *Paleogallus*, porque presenta un relleno en el interior de la traza.

Descripción: El ejemplar CTES-IC 6, hallado en una hoja de *Sapium haematospermoides*, se localiza entre dos venas secundarias, en una región central entre la vena media y el margen de la hoja. Se trata de una agalla solitaria de forma circular, la cual presenta los bordes elevados con respecto a la lámina foliar y en su interior se observa un relleno de forma esférica, que es claramente visible por su coloración amarillenta, diferente del resto de la hoja que se preserva con un color gris amarronado. El diámetro de la agalla es de 1.46 mm mientras que el relleno ocupa 0.79 mm en el centro de esta. Por otro lado, el espécimen CTES-IC 77d hallado en una hoja de *Nectandra saltensis*, se

encuentra asociado a una vena secundaria y el relleno presenta algunas diferencias con respecto al ejemplar descrito previamente. En este último, el relleno tiene una forma cónica, es decir, como una estructura tridimensional aguzada en el centro y es de color marrón, levemente más oscuro que el resto de la lámina. Su diámetro es considerablemente más pequeño al ejemplar anterior, de 0.35 mm y el relleno de unos 0.11 mm.

***Paleogallus* isp. B nov**

(Lámina 17, figs. 9-11)

“Leaf galls type 5b” Lang, 1996; p. 147, figs. 5.14, D y E.

Holotipo: CTES-IC 13e (Lám. 17, fig. 9) en una hoja de *Sapium haematospermoides* (CTES-PB 14054), material procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Material examinado: CTES-IC 13e; 131a (Lám. 17, figs. 10 y 11), b - k.

Diagnosis: agallas circulares, a veces elipsoidales u ovaladas; bidimensionales; se localizan entre las venas secundarias o asociadas a una de ellas.

Comentarios: esta icnoespecie se caracteriza por presentar una estructura circular bidimensional, donde no se aprecian estructuras internas.

Descripción: Estructuras circulares (CTES-IC 13e; 131a; CTES-IC 131b - k), a veces ovoidales (CTES-IC 131c, g), que se localizan mayormente entre las venas secundarias. Solo en ocasiones se las hallan asociadas a las venas secundarias (CTES-IC 131b, c, i). El espécimen CTES-IC 13e, corresponde a una agalla única que se localiza cerca del

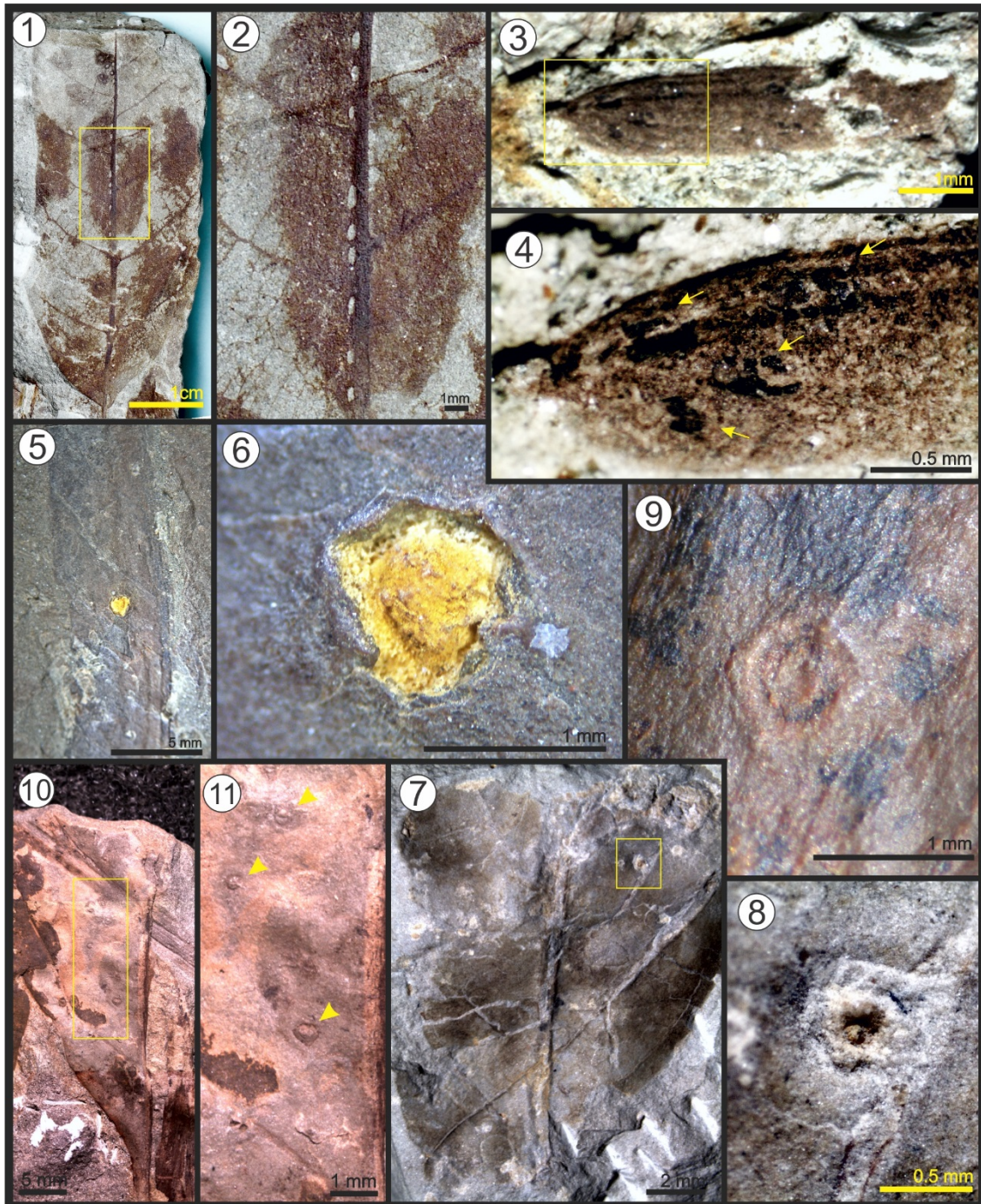


Lámina 17: *Paleovoidus rectus*: figs. 1 y 2.- CTES-IC 123, oviposiciones a lo largo de la vena media en *Cedrela fissiliformis*.

Paleovoidus isp. A: figs 3 y 4.- CTES-IC 267, oviposiciones en *Caesalpinia?*. en estas trazas es posible observar una cicatriz circular en uno de sus extremos.

Paleogallus isp. A: figs. 5, 6, 7 y 8.- CTES-IC 6 (Holotipo) y CTES-IC 77d, respectivamente, en *Sapium haematospermoides* y *Schinus herbstii*. Note el relleno interno de diferente color. figs. 6 y 8.- Detalles de las figuras 5 y 7.

Paleogallus isp. B: fig. 9.- CTES-IC 13e (Holotipo), agalla en *Sapium haematospermoides*; fig. 10 y 11.- CTES-IC 131a - 131k, en *Cedrela fissiliformis*; fig. 11.- Detalle de la figura 10.

margen apical. En su interior no se observan ningún tipo de estructuras. El borde de la traza presenta un leve engrosamiento que rodea un anillo oscuro. Por otro lado, los ejemplares CTES-IC 131a a 131k, se hallan sobre una impresión de *Cedrela fissiliformis*. Estas se disponen en una misma hemilámina y se localizan desde la base hasta cerca del ápice. El diámetro de las agallas varía desde los 0.37 mm (CTES-IC 131e) hasta los 0.93 mm (CTES-IC 131f), y en aquellas ovoidales a elipsoidales desde 0.46 mm x 0.74 mm (CTES-IC 131g), hasta 0.68 mm x 0.84 mm (CTES-IC 131c).

***Paleogallus* isp. C nov**

(Lámina 18, figs. 1-8)

“**Gall type TG11**” Stephenson, 1991; p. 199, lámina 8, fig. 1

“**DT 49**” Labandeira et al., 2007; p. 13

“**Morfotipo 2**” Sarzetti, 2010; p. 106, lámina 4.12, figs. 1-6

Holotipo: CTES-IC 22b (Lám. 18, figs. 1 y 2) en una hoja de *Schinus herbstii* (CTES-PB 8034), material procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Paratipo: CTES-IC 132b (Lám. 18, fig. 3) en una hoja de *Schinus herbstii*, material procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Otro material examinado: CTES-IC 16a – c, g; 22c; 77a; 85a; 132c; 161c (Lám. 18, figs. 4 y 5); 201d; 202 (Lám. 18, fig. 7); 213 (Lám. 18, fig. 6); 250c (Lám. 18, fig. 8).

Diagnosis: agallas circulares bidimensionales que presentan una estructura central circular u ovoide. Se localizan en cualquier sector de la hoja, pero nunca sobre la vena media.

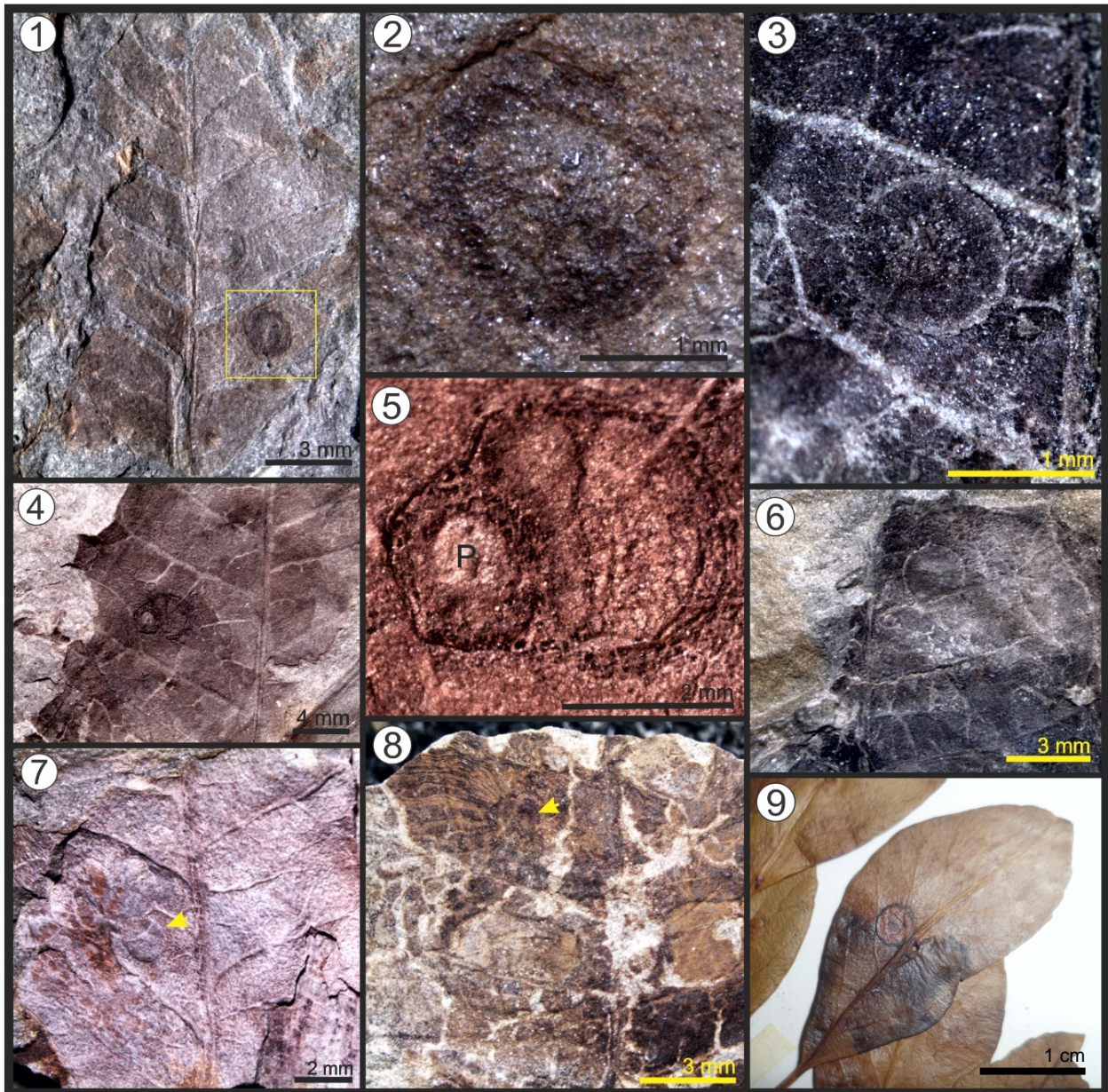


Lámina 18: *Paleogallus* isp. C: figs. 1-8.- *Schinus herbstii*. figs. 1 y 2.- CTES-IC 22a y CTES-IC 22b (Holotipo); fig. 2.- CTES-IC 22b, detalle de la figura 1; fig. 3.- CTES-IC 132b (Paratipo), agalla entre dos venas secundarias; figs. 4 y 5.- CTES-IC 161c, aquí se pudo observar una excisión (poro de salida?) (P) hacia el margen de la agalla; fig. 6.- CTES-IC 213, agalla ubicada cerca del ápice y contactando con una vena secundaria; fig. 7.- agalla entre dos venas secundarias (flecha); fig. 8.- CTES-IC 250c, en la agalla se puede observar una excisión central que correspondería a un poro de salida (flecha); fig. 9.- Hoja actual de *Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae), material proveniente del Herbario Corrientes (CTES, n° 1572), que presenta una agalla idéntica a *Paleogallus* isp. C.

Comentarios: *Paleogallus* isp. C se caracteriza por presentar forma circular con una estructura interna y plana que se localiza principalmente en el centro de la agalla.

Descripción: todos los ejemplares examinados son circulares. El borde de las agallas se observa con un leve engrosamiento. El interior presenta la misma coloración que la

lámina. En la zona central frecuentemente se observa una estructura circular a ovoide; solo en un caso este orificio es completo, en los restantes, parecería haberse formado sobre un solo lado de la lámina, ya que en su interior, la coloración sigue siendo similar al resto de la agalla, en ocasiones solo es más clara. Las agallas se disponen indistintamente a uno o ambos lados de la vena media, pero nunca sobre ellas. Los casos más comunes son aquellos que se localizan entre o en contacto con las venas secundarias, más raros son los especímenes que se hallan sobre las venas secundarias. Algunos ejemplares presentan variaciones con respecto a las características antes mencionadas. Depresión en el orificio, forma del orificio, otro que tiene estrías radiando de la agalla, y otro que tiene un orificio completo y una estructura parecida a una excisión en ventana al lado.

***Paleogallus* isp. D nov.**

(Lámina 19, figs. 1-5)

“Gall type TG2b”, Stephenson, 1991; p. 193, lámina 8, fig. 3

Holotipo: CTES-IC 1350 (Lám. 19, figs. 4 y 5) en una hoja de *Cedrela fissiliformis*, material procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Paratipo: CTES-IC 3600 (Lám. 19, figs. 1 a 3) en una hoja de *Cedrela fissiliformis*, material procedente de la misma localidad que el Holotipo.

Otro material examinado: CTES-IC 36a – pp, vv; 133a - f; 134a, b; 135a - p; 166a, b.

Diagnosis: agallas ovoidales o cónicas, localizadas a ambos lados de la vena media, principalmente junto a las venas secundarias, entre las venas o junto al margen de la hoja.

Comentarios: *Paleogallus* isp. D se caracteriza por poseer formas tridimensionales y dispuestas siguiendo un patrón lineal junto a las venas secundarias.

Descripción: todos los ejemplares examinados tienen forma ovoidal y se hallan sobre hojas de *Cedrela fissiliformis*; las agallas se disponen con su eje mayor paralelo a las venas secundarias; tanto agrupadas (CTES-IC 36v - aa) como solitarias (CTES-IC 36vv; 133d; 135d, h, i), siguiendo un patrón lineal a lo largo de las venas de segundo orden, pero nunca asociadas a ella. En algunos casos dos agallas se disponen una a cada lado de la vena secundaria, quedando enfrentadas (CTES-IC 36aa y bb; 36ii y jj; 135m y n). Son escasos los ejemplares que se ubican entre las venas secundarias o sobre el margen de la hoja (CTES-IC 36o, p, r, s; 135b, h, o). Las trazas se localizan a ambos lados de la vena media y desde la base hasta el ápice de las hojas. El tamaño de las agallas es bastante uniforme, con un promedio de 1.20 mm x 0.60 mm. En aquellas que se hallan agrupadas, la distancia entre cada una de ellas varía desde los 0.2 mm a 4.50 mm.

***Paleogallus* isp. E nov**

(Lámina 19, figs. 6-8)

Lista sinonímica: “**Morfotipo 4**”, Sarzetti, 2010; p. 111, lámina 4.14, fig. 1-5

Holotipo: CTES-IC 80a (Lám. 19, figs. 6 y 7) en una hoja de *Schinus herbstii* (CTES-PB 8047), material procedente de la Localidad Quebrada del Horno.

Paratipo: CTES-IC 147b en una hoja de *Schinus herbstii*, material procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: CTES-IC 80a - c; 93c; 99b; 147c; 156; 165c (Lám. 19, fig. 8); 167c; 186d, e; 201b; 244b; 261; 269a, b.

Diagnosis: agallas circulares en ocasiones ovaladas que presentan en su centro una estructura circular elevada. Se localizan tanto entre las venas secundarias como asociados a algunas de ellas, a veces en el ángulo que forma la vena media con una secundaria.

Comentarios: Esta icnoespecie es diferente de las demás porque presenta un círculo central elevado; específicamente difiere de *P. isp. C* donde esa estructura es plana y también difiere de *P. isp. A* donde la formación elevada corresponde a un relleno interno de la agalla.

Descripción: La mayoría de las agallas fueron identificadas sobre hojas de *Schinus herbstii*, mientras que dos fueron halladas en un ejemplar de *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. 1881, otros dos en una hoja indeterminada y la restante sobre una lámina de *Schinus terebinthifolius?* Raddi 1820. Las agallas son principalmente circulares, y en menor medida ovaladas (CTES-IC 99b; CTES-IC 244b), en su interior presentan un centro circular elevado, ocasionalmente esta estructura se encuentra hacia un lado. Generalmente las trazas se localizan entre las venas secundarias (CTES-IC 80a; CTES-IC 80b; CTES-IC 80c; CTES-IC 93c; CTES-IC 99b; CTES-IC 186e), pero en ocasiones se las halla en contacto con una vena primaria o secundaria (CTES-IC 147b; CTES-IC 186d; CTES-IC 201b; CTES-IC 261), o se disponen en el ángulo que forman estos dos órdenes de venación (CTES-IC 269a; CTES-IC 269b). El tamaño de las agallas varía entre los 0.13 mm (CTES-IC 156) y 1.60 mm (CTES-IC 269b)

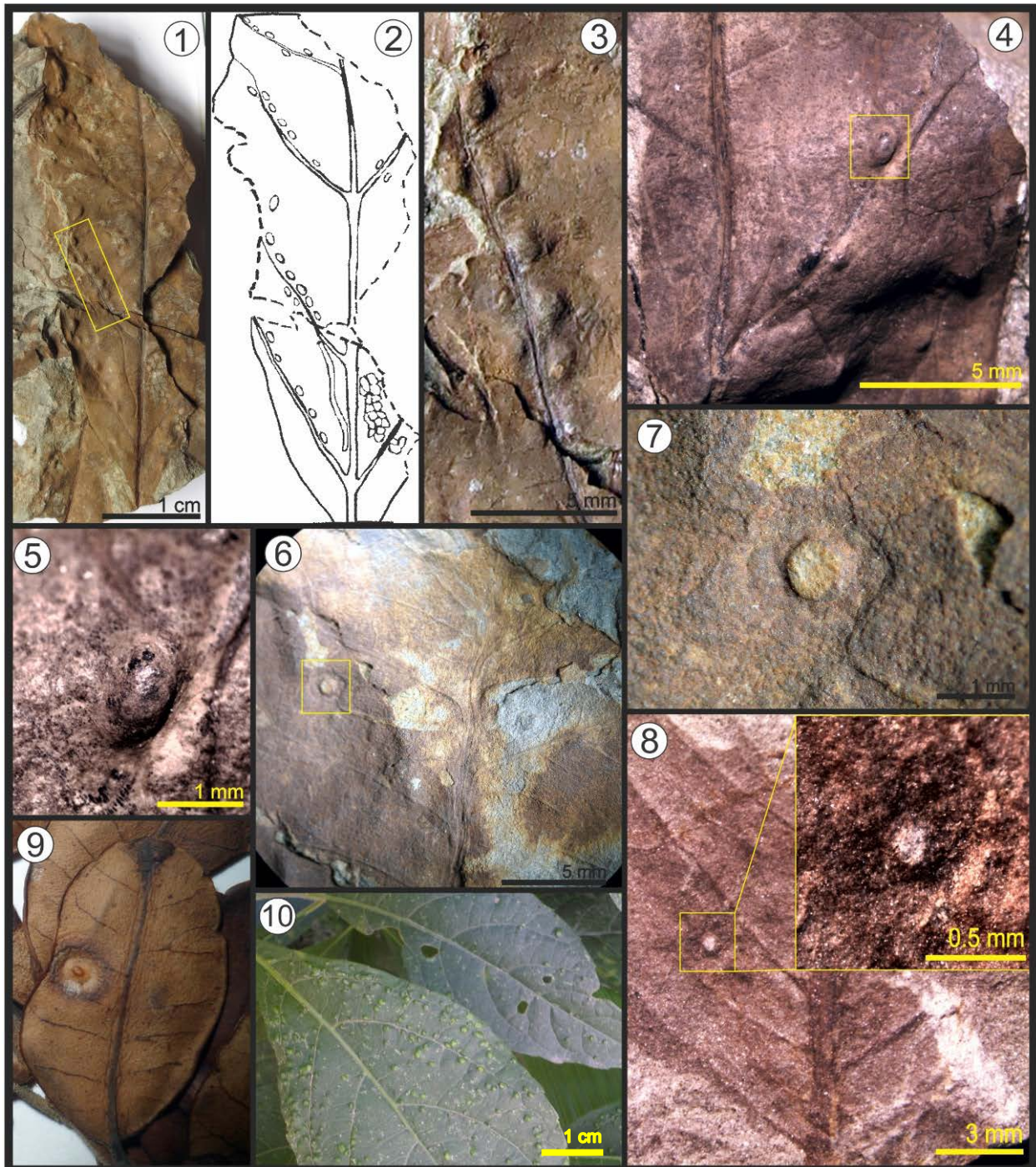


Lámina 19: *Paleogallus* isp. D: figs. 1-5.- CTES-IC 36a - 36vv y CTES-IC 135m - 135o, en *Cedrela fissiliformis*; fig. 1.- hoja con agallas agrupadas a lo largo de las venas secundarias; fig. 2.- esquema de la figura 1; fig. 3.- Detalle de la figura 1; fig. 4.- agallas dispersas adyacentes a la vena secundaria; fig. 5.- CTES-IC 135o (Holotipo), detalle de la figura 4.

Paleogallus isp. E: figs. 6-8.- CTES-IC 80a (Holotipo) - 80c y CTES-IC 165c; fig. 6.- agallas con el centro elevado (flechas); fig. 7.- CTES-IC 80a (Holotipo), detalle de la figura 6; fig. 8.- agalla entre dos venas secundarias; fig. 9.- hoja actual de *Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae), material del Herbario Corrientes (CTES n° 12533), que presenta una agalla con el centro elevado, de la misma forma que los observados en *Paleogallus* isp. E; fig. 10.- hoja actual con agallas a lo largo de las venas secundarias, similares a *Paleogallus* isp. D.

Paleogallus isp. F nov

(Lámina 20, figs. 1 y 2)

Holotipo: CTES-IC 162 (Lám. 20, figs. 1 y 2) en una hoja de *Cedrela fissiliformis*, material procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: El material corresponde únicamente al holotipo.

Diagnosis: agallas ovoides tridimensionales, que se localizan adyacentes a la vena media, con su eje mayor paralelo a este tejido. En uno de sus extremos presentan una cicatriz ovalada.

Comentarios: esta icnoespecie es única porque se localiza adyacente a la vena media. Por otro lado *P. isp. F* también presenta una cicatriz ovalada en uno de sus extremos que difiere de las estructuras circulares observadas en las otras icnoespecies de *Paleogallus*.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 162, hallado en una hoja de *C. fissiliformis*, corresponde a una agalla ovoide solitaria que se dispone en contacto con la vena media, superponiéndose ligeramente sobre ella y quedando el eje mayor de la traza paralelo a la vena principal. En un extremo es posible observar una cicatriz ovalada. La agalla se localiza en la región central de la hoja, apenas por debajo de una vena secundaria y su coloración no es diferente del resto de la lámina. Esta mide 1.43 mm x 0.49 mm, mientras que la cicatriz mide unos 0.25 mm x 0.12 mm.

Paleogallus isp. G nov.

(Lámina 20, figs. 3-5)

“Small rounded galls” Knor et al., 2013; p. 41, lámina 1, figs. 16.

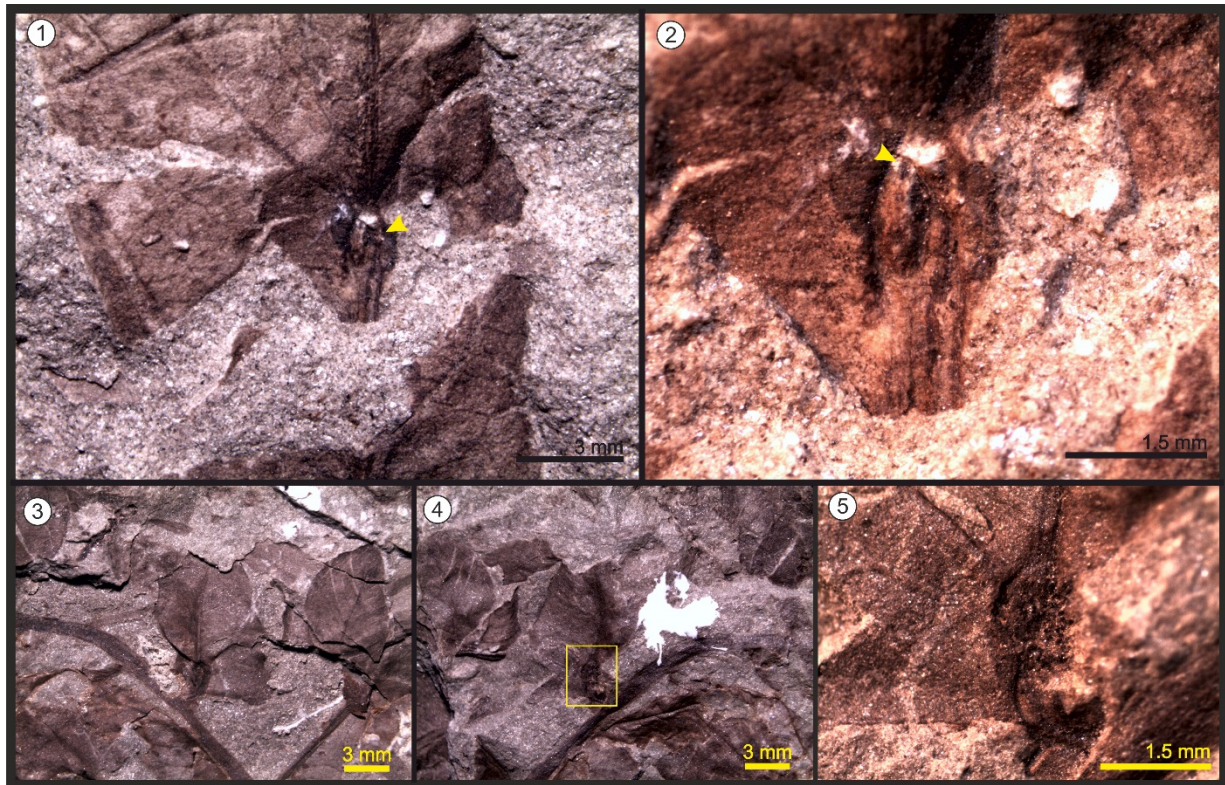


Lámina 20: *Paleogallus* isp. F: figs. 1 y 2.- CTES-IC 162 (Holotipo), agalla adyacente a la vena media en *Cedrela fissiliformis* (flecha); fig. 2.- Detalle de la figura 1. Notese la presencia de una excisión circular (poro de salida?) en uno de los extremos de la agalla (flecha).

Paleogallus isp. G: figs. 3-5.- CTES-IC 167b (Holotipo), parte y contraparte de una agalla sobre la vena media en *Schinus herbstii*; fig. 4.- contraparte del mismo ejemplar; fig. 5.- Detalle de la figura 4.

Holotipo: CTES-IC 167b (Lám- 20, figs. 3-5) en una hoja de *Schinus herbstii*, procedente de la Localidad Peñas Blancas.

Material examinado: el material corresponde solo al Holotipo.

Diagnosis: agallas circulares u ovaladas que se localizan sobre la vena media de la hoja. Se hallan cerca de la base o del ápice. Pueden disponerse de manera aislada o agrupadas sobre la misma lámina.

Comentarios: esta es la única icnoespecie descrita para *Paleogallus* donde las agallas se localizan exclusivamente sobre la vena media.

Descripción: el ejemplar CTES-IC 167b corresponde a una agalla de forma ovalada y que se sitúa en la base de la vena media. En la agalla no se observan estructuras tridimensionales, aunque si es posible observar un orificio central de forma circular. Toda la estructura presenta una coloración más oscura con respecto a la lámina y que delimita el contorno de ésta. El tramo de vena media donde se localiza la agalla, se encuentra levemente ensanchado y pareciera estar afectado también por el orificio central. La traza mide 1.72 mm x 0.78 mm, mientras que el orificio 0.1 mm de diámetro.

CAPÍTULO V: DISCUSIÓN

V.I. Sistemática

Se hallaron un total de 1087 trazas, que se incluyen dentro de todos los FFGs considerados en esta tesis. Se describieron 40 icnoespecies diferentes, de las cuales 27 corresponden a nuevas icnoespecies.

Bromley y Fürsich (1980) propusieron seis principios fundamentales de la icnología, uno de ellos plantea que la nomenclatura de las trazas fósiles debería basarse en los caracteres morfológicos de la estructura. Kelly (1990) y Bertling et al. (2006) concuerdan con esta propuesta y agregan que la nomenclatura de los icnofósiles tampoco debería incluir nombres que hagan alusión directa al productor de la traza, ya que esta práctica puede resultar errónea. Más aún, Bertling et al. (2006) advierten sobre otros criterios a tener en cuenta al momento de describir un icnotaxón. Los autores sugieren que las diagnósis incluyan únicamente los caracteres morfológicos y desaconsejan el uso de la edad estratigráfica, el sustrato donde se halla la traza y el tamaño de estas como icnotaxobases de las categorías más altas (Icnofamilia e Icnogénero), recluyendo estas características solo al rango de las icnoespecies. Por lo expuesto anteriormente, tanto las enmiendas como las descripciones de las nuevas icnoespecies propuestas en esta tesis, se establecieron en base a los caracteres morfológicos utilizados comúnmente en el análisis de las trazas fósiles (ver sección III.I).

V.I.I. Excisiones marginales: En esta tesis se ha mantenido a *Phagohytichnus*, como el único icnogénero que corresponde únicamente a excisiones marginales. Si bien Vasilenko (2006) describió el icnogénero *Pinovulnus* y más tarde en su tesis a *Magnoliovulnus* (Vasilenko 2007b), estos icnogéneros son sinonimizados aquí, ya que el autor utilizó el sustrato (planta hospedadora) como icnotaxobase, el cual no es un carácter aconsejable

(Bertling et al., 2006). Por otro lado y como mencionó Sarzetti (2010), autores como Straus (1977) y Givulescu (1984), incluyeron icnoespecies en *Phagophytichnus* que denotan un comportamiento alimenticio diferente de las excisiones marginales; ejemplo de ellos son las icnoespecies *P. nervillos-reliquens* (esqueletonizaciones), *P. gastropodinus* (excisiones en ventana), *P. nigromarginatus* y *P. circumsecans* (excisiones no marginales). Esto se contradice con la propuesta original de van Amerom (1966), quien describió el icnogénero únicamente para excisiones marginales. Del mismo modo, el hecho de separar icnotaxonómicamente los distintos comportamientos de alimentación, tiene fundamentos tanto en el registro paleontológico como en la evidencia actual. Los registros más antiguos de estas trazas fósiles son diferentes para cada uno de los casos. Las excisiones marginales específicamente hablando, tienen un registro casi continuo que data del Carbonífero inferior (Iannuzzi y Labandeira, 2008), siendo estos los más antiguos dentro del grupo de las “Excisiones” (Familia Phagophytichnidae), ya que los tipos restantes (excisiones no marginales, esqueletonizaciones y excisiones en ventana) tienen sus primeras descripciones entre el Carbonífero tardío y el Pérmico temprano (Castro, 1997; Beck y Labandeira, 1998).

V.I.II. Excisiones no marginales: Vasilenko (2007a) separó las excisiones no marginales del resto, creando la icnosubfamilia Folifenestrinae que en un principio constaba de una sola icnoespecie. La diagnosis de esta icnosubfamilia establece: “*daños en las hojas en forma de una estructura cerrada (alimentación en ventana) afectando uno o ambos lados de la hoja y usualmente estas trazas no contactan con el margen foliar*” (traducido de Vasilenko, 2007a). Dos interpretaciones diferentes se desprenden de esta diagnosis. 1) la primera ya fue propuesta por Robledo et al. (2015), quienes explican que la intención de Vasilenko (2007a) probablemente fuera describir icnotaxonómicamente un tipo de excisión no marginal, aunque con un concepto erróneo, ya que el autor llama

a estos daños alimentación en ventana (*window feeding*= excisiones en ventana), siendo que las excisiones en ventana corresponden a un comportamiento alimenticio diferente, en el cual una de las epidermis permanece intacta en el interior de las trazas. 2) La segunda interpretación es que Vasilenko (2007a), conociendo estos dos tipos de trazas, decidió incluirlas en la misma icnosubfamilia llamándolas informalmente excisiones en ventana. Esto surge porque en la diagnosis el autor propone la posibilidad de que las trazas afecten a ambos lados de la lámina foliar (excisiones no marginales) o solo uno (excisiones en ventana). Por otro lado, las diagnosis del icnogénero y la icnoespecie no aportan suficiente información ya que hacen alusión a las plantas hospedadoras y a la forma de las trazas. Por lo expuesto anteriormente, en esta Tesis se propone enmendar las diagnosis de la icnosubfamilia y la icnoespecie, siendo más relevante la primera para restringirla solo a excisiones no marginales y separar a las excisiones en ventana en otra icnosubfamilia. De esta forma el grupo de las excisiones queda conformado por la Familia Phagophytichnidae, que reúne a las icnosubfam. Phagophytichninae (excisiones marginales), Folifenestrinae (excisiones no marginales), Infderetolinae (excisiones en ventana) y la restante aún no denominada que incluiría a las esqueletonizaciones.

Siete de las nueve icnoespecies descritas son nuevas y fueron definidas para agrupar a las trazas según su asociación con las venas de primer, segundo y tercer orden, y por relación con otras trazas halladas en la misma lámina. Así por ejemplo, las icnoespecies *Folifenestra dubia*, *F. isp. A*, *F. isp. B* y *F. intervenosa* se diferencian del resto por no hallarse asociados a las venas de primer y/o segundo orden, estar asociadas a una vena, a dos venas y a tres venas respectivamente. El caso de *F. isp. C* es diferente, ya que las trazas en este caso se localizan adyacentes a las venas terciarias. Por otro lado, tres icnoespecies agrupan a las trazas que se encuentran sobre las venas secundarias, donde *F. isp. D* atraviesa una vena secundaria, pero sin removerla, *F. isp. E*, se dispone

sobre una vena y remueve la parte de este tejido que se halla en el interior del daño y *F. isp.* F en la cual son removidas varias venas secundarias. Por último, se definió a *F. isp.* G que se diferencia de las demás por poseer trazas agrupadas cuyo eje mayor en cada una de ellas, se encuentra en la misma dirección.

V.I.III. Excisiones en ventana: El tratamiento icnotaxonómico se encuentra aun muy poco desarrollado en comparación al número de citas bibliográficas que abordan el tema de las asociaciones planta-insecto, siendo esta categoría junto con las esqueletonizaciones, las menos estudiadas entre las excisiones. Existen tres icnoespecies formalmente definidas para las excisiones en ventana: *Phagophytichnus gastropodinus* Givulescu 1984, *Cephaloleichnites strongi* Wilf et al., 2000 e *Infderrefolia oblonga*, las cuales se diferencian principalmente por la forma, disposición de las trazas sobre las hojas y la localización entre las venas. Las icnoespecies nuevas descritas aquí, fueron incluidas en el icnogénero *Infderrefolia*, ya que los icnogéneros definidos con anterioridad presentan inconvenientes en cuanto a su nomenclatura. En el primer caso, *P. gastropodinus*, fue descrita por Givulescu (1984) como trazas de aspecto perlado y que posiblemente correspondían al tipo de alimentación en ventana producida por gasterópodos. Como ya se mencionó, el icnogénero *Phagophytichnus* solo debería incluir a las excisiones marginales, y por otro lado el nombre de la icnoespecie refiere directamente al organismo productor, lo cual debería evitarse para no incurrir en un posible error. Similar es el caso de *C. strongi*, que según los autores, podría corresponder a coleópteros de la Tribu Cephaloliini (de allí el nombre del icnogénero), lo que fue puesto en duda más tarde por García-Robledo y Staines (2007).

Cuatro de las cinco icnoespecies descritas aquí corresponderían a nuevos icnotaxones. *Infderrefolia oblonga*, agrupa a trazas con la forma que le da el nombre a esta icnoespecie y que se hallan en contacto con la vena media. De este modo, *I. isp.* A se

diferencia por presentar la misma morfología, aunque en este caso no están asociadas a la vena primaria. *I. isp. B* en cambio, presenta trazas circulares a polilobadas. *I. isp. C* y *I. isp. D* presentan formas irregulares, se diferencian por conservar las venas de menor calibre hacia el interior de las lesiones (*I. isp. C*) y por presentar un tamaño marcadamente menor y un borde oscuro (interpretado como tejido de reacción) bien desarrollado con una coloración que contrasta claramente con el resto de la hoja (*I. isp. D*).

V.I.IV. Esqueletonizaciones: este tipo de excisiones cuenta con dos icnoespecies, *Phagophytichnus nervillos-reliquens* Straus 1977 y *P. uvaeformis* Givulescu 1984. La primera fue descrita en una hoja de “dicotiledónea” del Plioceno de Alemania, y fue definida como trazas de contorno redondeado a irregular, con preservación de las venas de menor calibre en su interior y que pueden hallarse en cualquier parte de la hoja. Givulescu (1984) también describió a *P. nervillos-reliquens*, en hojas de *Quercus* y *Fagus* L. 1753, provenientes del Plioceno de Rumania. Givulescu definió además a *P. uvaeformis*, como una esqueletonización de forma irregular que por su morfología le recordaba a un racimo de uvas y por último propuso a coleópteros crisomélidos como posibles productores.

Para mantener la idea original de van Amerom (1966), aquí se realiza una nueva combinación de la icnoespecie ES-1 *nervillos-reliquens* (*Phagophytichnus nervillos-reliquens*). Por otro lado, la diagnosis de dicha icnoespecie fue enmendada para diferenciar a las esqueletonizaciones cuyos contornos quedan delimitados por las venas, confiriéndoles una morfología irregular (ES-1 *nervillos-reliquens*), de aquellas de forma más regular, siendo estas últimas principalmente circulares a ovaladas. Finalmente, *P. uvaeformis* ha sido sinonimizada porque no presenta características que la diferencien taxativamente de ES-1 *nervillos reliquens*.

V.I.V. Minaciones: Posiblemente una de las razones por la cual la icnotaxonomía de las minaciones es la más desarrollada entre las asociaciones fósiles planta-insecto, sea la alta especificidad entre la morfología de las trazas y la de los insectos minadores. En ciertos casos la afinidad es tan estrecha que algunos autores nombraron a las trazas haciendo referencia directa a los insectos productores (ej. *Nepticula*). Esto ha propiciado frecuentes errores de asignación, ya que muchas especies de insectos, sobre todo aquellas filogenéticamente muy cercanas, realizan trazas (en este caso minaciones) muy similares. Es por eso que autores como Lang et al. (1995) y Winkler et al. (2010), proponen realizar las asignaciones solo a nivel de familias o incluso órdenes, donde los caracteres son más uniformes y se pueden diferenciar más claramente. Otros autores proponen también que asignar minaciones fósiles a determinados insectos productores es problemática, ya que los caracteres observados en las minaciones, pueden no ser estables a lo largo del tiempo (Grimaldi, 1999; Labandeira, 1998a, 2002c; Winkler, 2008; Winkler et al., 2010; Jud y Sohn, 2016). En referencia a esto, Winkler et al. (2010) realizaron la enmienda del icnogénero *Phytomyzites*, para que sean incluidos allí todos los casos de minaciones fósiles atribuibles a Agromyzidos.

En esta Tesis se creó el icnogénero MI-1 y la enmienda en la diagnosis de *Loconomus*. El primero se debe a que MI-1 reúne características como la presencia de coprolitos filiformes, ausencia de una cámara terminal, pero sí de un poro de salida, y un ligero o casi nulo ensanchamiento; estos caracteres no se hallan en conjunto en ningún otro icnotaxón. La enmienda de la diagnosis de *Loconomus* es debido a que esta no presenta caracteres distintivos que permitan su caracterización. Lo mismo ocurre con la icnoespecie *Loconomus vitis* Straus 1977 que se describe como una minación encontrada en una hoja de *Vitis* sp., pero se puede observar por la imagen de la traza, que ella corresponde a una mina tipo cámara y que se encuentra entre dos venas secundarias. Otros

caracteres como la presencia de coprolitos o la presencia de venas de menor calibre en el interior de las minas, no son observables. Se describen además dos icnotaxones nuevos, *L. isp. A* y *L. isp. B*, la primera agrupa a las minaciones que atraviesan la vena media y/o las venas secundarias, este carácter la diferencia de *L. vitis*, donde las minas se localizan principalmente entre dos venas secundarias. Por último, *L. isp. B* se describe para diferenciar a aquellas minaciones circulares que presentan los coprolitos reunidos en el centro de la traza.

V.I.VI. Picaduras: *Circulipuncturites discinisporis* Wang et al., 2009 constituye un caso atípico de picaduras, ya que no existen otros registros de esporas que presenten este tipo de trazas. Las picaduras generalmente son descritas en tallos (Kevan et al., 1975; Phillip y Labandeira, 1996a) u hojas (Adami-Rodrigues et al., 2004a, Schachat et al., 2014). En estos últimos casos, el tamaño de las trazas puede alcanzar un centímetro de diámetro, muy superiores a las 40 - 60 μm promedio que presentan las trazas de *C. discinisporis*. Wang et al. (2009) proponen que los orificios fueron creados por la actividad biológica posiblemente de hongos o insectos, y descartan la posibilidad que se trate de una estructura propia de la espora o que los orificios sean la causa de algún agente físico-químico. Por lo expuesto arriba, en esta tesis se optó por restringir el icnogénero *Circulipuncturites* solo a picaduras halladas en esporas y separarlas así de PI-1, que agrupa a picaduras encontradas en hojas. De esta forma se describen las tres icnoespecies nuevas, PI-1 isp. A, PI-1 isp. B y PI-1 isp. C que comparten características similares como la morfología circular, la disposición irregular sobre la hoja o la superposición de las cicatrices. A estos caracteres, en esta tesis se suman dos nuevas icnotaxobases: la forma (bidimensional o tridimensional) y la presencia/ausencia de estructuras lineales. PI-1 isp. A se caracteriza por presentar trazas tridimensionales cóncavas o convexas (depresiones o elevaciones) con respecto a la lámina foliar, a diferencia de PI-1 isp. B donde las

cicatrices son completamente planas. Por último las picaduras en PI-1 isp. C son solitarias y de ellas parten estructuras lineales semejantes a estrías.

V.I.VII. Oviposiciones: *Paleoovoidus* descrito por Vasilenko (2005) es el icnogénero con más icnoespecies citadas hasta el momento (Vasilenko, 2008; Sarzetti et al., 2009; Gnaedinger et al., 2014; Na et al., 2014). Más tarde, Vasilenko (2008) realizó la enmienda de la diagnosis que más tarde fue nuevamente enmendada por Sarzetti et al. (2009), quienes restringieron el icnogénero solo a oviposiciones que se encuentran en el tejido interno de la hoja, es decir, donde la hembra utiliza su ovipositor para realizar una incisión dentro de los tejidos de la lámina y allí depositar sus huevos. A su vez Vasilenko definió el icnogénero *Palaeoexovoidus* (Vasilenko, 2007b, 2008), para agrupar a aquellos casos donde las oviposiciones son externas, o sea sobre la superficie de la hoja. Por otro lado, Krassilov (2008a) propone una clasificación diferente, la cual incluye seis icnogéneros: *Catenoveon*, *Sertoveon*, *Costoveon*, *Margoveon*, *Transpiroveon* y *Massoveon*; sumando un total de once icnoespecies, más un icnogénero innominado. El inconveniente que surge con esta última clasificación es que los autores no consideraron el icnotaxón previamente descrito por Vasilenko (2005), generando así algunas sinonimias, como es el caso de *Sertoveon*, el cual presenta caracteres asimilables a *Paleoovoidus*. Lo mismo ocurre con los icnogéneros *Catenoveon* y *Costoveon*, aunque en estos casos, la disposición de las cicatrices sobre la hoja es diferente. En *Catenoveon*, las oviposiciones están orientadas en la misma dirección que las venas principales o las secundarias; y *Costoveon* incluye a las oviposiciones que se localizan sobre las venas principales o adyacentes a ellas, siendo similares en forma y disposición a *Paleoovoidus rectus* Vasilenko, 2005.

En esta Tesis se reconocieron la icnoespecie *Paleoovoidus rectus* y una nueva icnoespecie *Paleoovoidus* isp. A. El primer ejemplar ya había sido reconocido por Horn et al. (2011), aunque sin un tratamiento icnotaxonómico adecuado. El segundo

corresponde a una icnoespecie registrada por primera vez y que comparte varias características con *P. venustus* Na et al., 2014, como ser la forma, disposición (cercana a las venas secundarias) y dirección de los ejes mayores de las oviposiciones. Pero esta icnoespecie presenta un orificio circular y la coloración es oscura con respecto al resto de la lámina; estos caracteres están ausentes en *P. venustus*.

V.I.VIII. Agallas: la historia de la icnotaxonomía de las agallas es similar al de las minaciones. Estas estructuras tienen un amplio registro fósil, y dado que existe cierta especificidad entre el organismo productor y la morfología de la agalla, algunos autores denominaron a las agallas haciendo referencia directa al potencial productor (ej. *Phytoptus antiquus* von Heyden 1862, *Cecidomya dubia* Straus 1977, *Eriophyes exilis* Straus 1977, *Aceria tristriata* Givulescu 1984). Vjalov (1975) propuso a *Paleogallus* como un icnogénero para incluir a todos los tipos de agallas, aunque sin una descripción completa. Straus (1977) y Givulescu (1984) definieron los icnogéneros *Petiolocecidium* y *Phyllocecidium* para aquellas agallas identificadas sobre los peciolos o en las láminas, pero que no se podía establecer con certeza el organismo productor. Vasilenko (2005) retoma el trabajo de Vjalov (1975) y le asigna al icnogénero la primera diagnosis formal. Existe otro icnogénero conocido como *Antronoides* Waggoner y Poteet 1996, aunque está restringido solo a agallas columnares.

Siete icnoespecies nuevas fueron descriptas en esta Tesis, todas incluidas en el icnogénero *Paleogallus*. El carácter que diferencia a *P. isp. A* del resto de las icnoespecies es la presencia de un relleno en su interior. *P. isp. B* agrupa a las agallas planas (bidimensionales) que no presentan ningún tipo de estructura en su interior; esta última característica la hace diferente también de *P. isp. C*, en la cual se observan formas circulares a ovoidales y que son interpretadas como orificios de salida. Por otro lado, *P. isp. D* presenta características diferentes de las demás, las agallas de esta icnoespecie se

disponen siguiendo un patrón lineal a lo largo de las venas secundarias; siempre tienen forma elipsoidal y se encuentran elevadas en relación a la lámina. *P. isp. E* reúne a las agallas que presentan el centro sobre-elevado; estas se observan como dos anillos concéntricos, donde el anillo interno está ligeramente elevado. Las dos últimas icnoespecies incluyen a las agallas que se encuentran asociadas a las venas principales. Las agallas de *P. isp. F* son elipsoidales y presentan un orificio en uno de sus extremos, que se localizan adyacentes a la vena media incluso superponiéndose levemente sobre ella. A diferencia de *P. isp. G*, donde las agallas se disponen sobre la vena media, ocasionando una leve deformación de este tejido.

V.II. Productores

Son numerosos los trabajos que, en menor o mayor grado, intentan conocer el posible organismo productor a través del análisis de las trazas. Algunos de los más recientes son los trabajos Wilf et al. (2000); Labandeira et al. (2002); Bethoux et al. (2004); Erwin y Schick, (2007); Iannuzzi y Labandeira, (2008); Sarzetti et al. (2008); Winkler et al. (2010); Horn et al. (2011); Sohn et al. (2012); Knor et al. (2013); Doorenweerd et al. (2015); Jud y Sohn, (2016). Dado que se ha comprobado que muchas de las trazas fósiles se han mantenido estables a lo largo del tiempo, y que es posible hallarlas en las floras actuales (Su et al., 2015), estos estudios están basados mayormente en la comparación con material neocnológico. Por otro lado, existen trazas que presentan características únicas y que reducen el espectro de los posibles productores; por ejemplo, Winkler et al. (2010) y Doorenweerd et al. (2015), proveyeron una serie de características para identificar aquellas minaciones fósiles realizadas por larvas de insectos de las familias Agromyzidae (Diptera) y Nepticulidae (Lepidoptera) respectivamente. De la misma forma, Sarzetti et al. (2008) describieron un tipo de excisión marginal a la cual denominaron *Phagophytichnus pseudocircus*, la cual presenta una forma prácticamente

circular, aunque el círculo no está completamente cerrado. Dichas trazas fueron reportadas en varias ocasiones en hojas fósiles y asociadas a abejas cortadoras de la familia Megachilidae, en particular al género *Megachile* Latreille, 1802 (Cockerell, 1910; Berry, 1931; Brooks, 1955; Johnston, 1993; Lewis, 1994; Wappler y Engel, 2003). Sin embargo, asignar una traza a un determinado grupo de insectos, no es posible en la mayoría de los casos, ya que según Bromley y Fursich (1982), un determinado tipo de traza puede ser realizada por distintos organismos, y a su vez un solo organismo puede producir diferentes tipos de trazas. Como ejemplo del primer caso, se ha observado en hojas actuales que algunas larvas de coleópteros se alimentan al mismo tiempo sobre una misma lámina foliar, creando una única excisión marginal (Lám. 21, figs. 1 y 2; observ. person.). En el segundo caso, se debe tener en cuenta que los estadios inmaduros de los insectos pueden involucrar comportamientos alimenticios totalmente diferentes. Un ejemplo particular observado en campo corresponde a un crisomélido (Celeste Alvarez Bohle, 2016, común. person.) que utiliza las hojas del lapacho (*Handroanthus impetiginosus*, Bignoniaceae) para oviponer y para alimentarse, creando pequeñas excisiones en ventana (Lám. 21, fig. 3). De los huevos eclosionan larvas de hábito minador que pasa todos sus estadios incluyendo la pupa en el interior de esta mina tipo cámara, una vez ocurrida la metamorfosis, el adulto rompe la epidermis y se sitúa sobre la lámina para volver a alimentarse. De los tipos de daños reportados en esta tesis, las excisiones representan un grupo complejo al momento de establecer los posibles productores. De hecho, de las diecinueve icnoespecies descritas aquí, solo cuatro pudieron ser relacionadas a algún grupo de insectos en particular (Ver sección V.II.I.). Esto se debe a que varias características que describen a los diecinueve tipos de excisiones son compartidas entre ellas; de este modo se incluirían como posibles productores a todos aquellos insectos que presenten un aparato bucal masticador en alguno de sus estadios,

ya sea como larva o adulto, entre los que se pueden contar los órdenes Orthóptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera y Phasmatodea. El resto de las trazas presentan un mayor grado de afinidad con los organismos productores, especialmente las minaciones y agallas.

V.II.I. Las icnoespecies y sus productores

En esta sección solo se incluyen aquellas icnoespecies que pueden ser atribuidas a un organismo en particular. El resto de las icnoespecies presentan características que no son relevantes al momento de relacionarlas a algún productor, principalmente porque las morfologías de estas trazas se observan en diferentes órdenes de insectos y se han registrado también en miriápodos y gasterópodos.

V.II.Ia. Excisiones

Folifenestra intervenosa, *Infderrefolia oblonga*, *I. isp. A* e *I. isp. D*: Robledo et al. (2015) propusieron a integrantes de la Familia Chrysomelidae (Orden Coleoptera) como los probables productores de estas icnoespecies. La morfología de corte de las icnoespecies *F. intervenosa* e *I. oblonga* es similar, pero difieren en la presencia de epidermis en la última icnoespecie. Ambos comportamientos alimenticios se han observado en la especie de crisomélido *Schenklingia bhaumiki* Basu y Sen Gupta 1982. Esta especie de coleóptero también es responsable de realizar cortes similares a las icnoespecies *I. isp. A* e *I. isp. D*. El adulto se alimenta preferentemente entre las venas secundarias, dejando intacta la epidermis superior o inferior generando un patrón de corte semejante a la observada en la icnoespecie *I. oblonga*. No obstante, ambas epidermis también pueden ser consumidas posteriormente por el adulto formando así agujeros en la lámina (Patra y Bera, 2007). Se sugiere que estas dos icnoespecies podrían corresponder a distintas etapas del proceso de alimentación de esta especie. Otros estudios que mencionan trazas similares a la

icnoespecie *I. oblonga*, también señalan a la familia de los crisomélidos como los productores de estas trazas (Strong, 1977; Magalhães et al., 2012). Las larvas de *Schenklingia bhaumiki* al alimentarse de las pinnas de *Pteris vittata* Linné 1753 (Patra y Bera, 2007, p. 22, fig. 7), realizan unos cortes profundos entre las venas secundarias, retirando todo el tejido excepto la epidermis, estas trazas pueden hallarse en contacto o no con la vena media y son comparables a las icnoespecies *I. oblonga* e *I. isp. A*. Además, el adulto al alimentarse de las especies de helechos *Christella dentata* (Forssk.) Brownsey y Jermy 1973 y *Drynaria propinqua* (Wall. ex Mett.) Bedd. 1866 (Patra y Bera, 2007, p. 22, figs. 1 y 5), realiza una serie de raspados superficiales, estas trazas son de forma irregular y el tejido de reacción presenta una coloración oscura, similar a la icnoespecie *I. isp. D.*, que fue identificada en pinnulas de *Thelypteris interrupta*. Por lo expuesto anteriormente, cabe la posibilidad que estas cuatro icnoespecies sean el resultado de la alimentación de una misma especie productora.

V.II.Ib. Minaciones

***Cuniculonomus parallelus*:** Según Evenhuis (1994), esta icnoespecie está asociada a la familia Agromyzidae (Diptera). El autor no detalla qué características tuvo en cuenta para relacionar esta minación con los agromyzidos, es por ello que autores como Winkler et al., (2010) cuestionan esta propuesta, aunque no descartan que esta traza sea producida por alguna especie de díptero. Algunas características de *C. parallelus*, como ser la forma lineal de la minación, un leve ensanchamiento en la trayectoria que es mayormente recta y la ausencia de una línea central de coprolitos, sugieren que efectivamente esta traza fue realizada por un díptero. La misma idea se desprende de la comparación con el material actual, aquellas minaciones que presentaban una morfología semejante fueron analizadas y en todos los casos donde la larva se hallaba presente, ésta correspondía a un díptero (Lám. 21, figs. 4 y 5).

***Cuniculonomus saltensis*:** esta icnoespecie presenta características similares a *C. parallelus*. Junto a estas minaciones se hallaron además unas estructuras circulares parecidas a picaduras, que según Winkler et al. (2010), corresponden a daños que la hembra realiza con su ovipositor para poder alimentarse de los fluidos de la planta. Por otro lado, Lewis (1969) reportó el hallazgo de una minación con morfología similar, la cual relacionó a la familia Nepticulidae (Lepidoptera) y más tarde fue reasignada a la familia Gracillariidae (Lepidoptera) por Opler (1973). Tanto en el material descrito por Lewis (1969) como en *C. saltensis* no se observan coprolitos. Según Hering (1951), la ausencia de materia fecal en el interior de las minaciones es característico de las larvas de algunas familias de lepidópteros (ej. Gracillariidae). Si bien esta propuesta se contradice con la idea anterior de Winkler et al. (2010), cabe aclarar que en *C. saltensis* no se hallaron otras características que señalen a los dípteros como posibles productores, es por ello que aquí se propone a los lepidópteros como los responsables de estas trazas.

***Stigmellites serpentina*; *S. vitatus* y *S. pervenae*:** estas icnoespecies presentan una serie de características comunes, como son la morfología tipo serpentiforme, coprolitos filiformes en el centro de la galería, a veces dispuestos en zig-zag, cámara terminal rectangular y libre de coprolitos y la trayectoria de la minación evitando las venas de orden mayor los cuales también fueron descritos en otras trazas fósiles (Kozlov, 1988; Crane y Jarsembowsky, 1980; Jarsembowsky, 1989a; Lang et al., 1995; Sohn et al., 2012; Donovan et al., 2014; Doorenweerd et al., 2015; Ellis, 2016). Todos estos estudios concuerdan que los lepidópteros pudieron ser sus insectos productores. Particularmente, ciertas especies de la familia Nepticulidae realizan minaciones que tienen rasgos semejantes a los descritos para las icnoespecies citadas. Las hojas colectadas para esta Tesis sugieren la misma identidad del organismo productor. En un caso particular, se

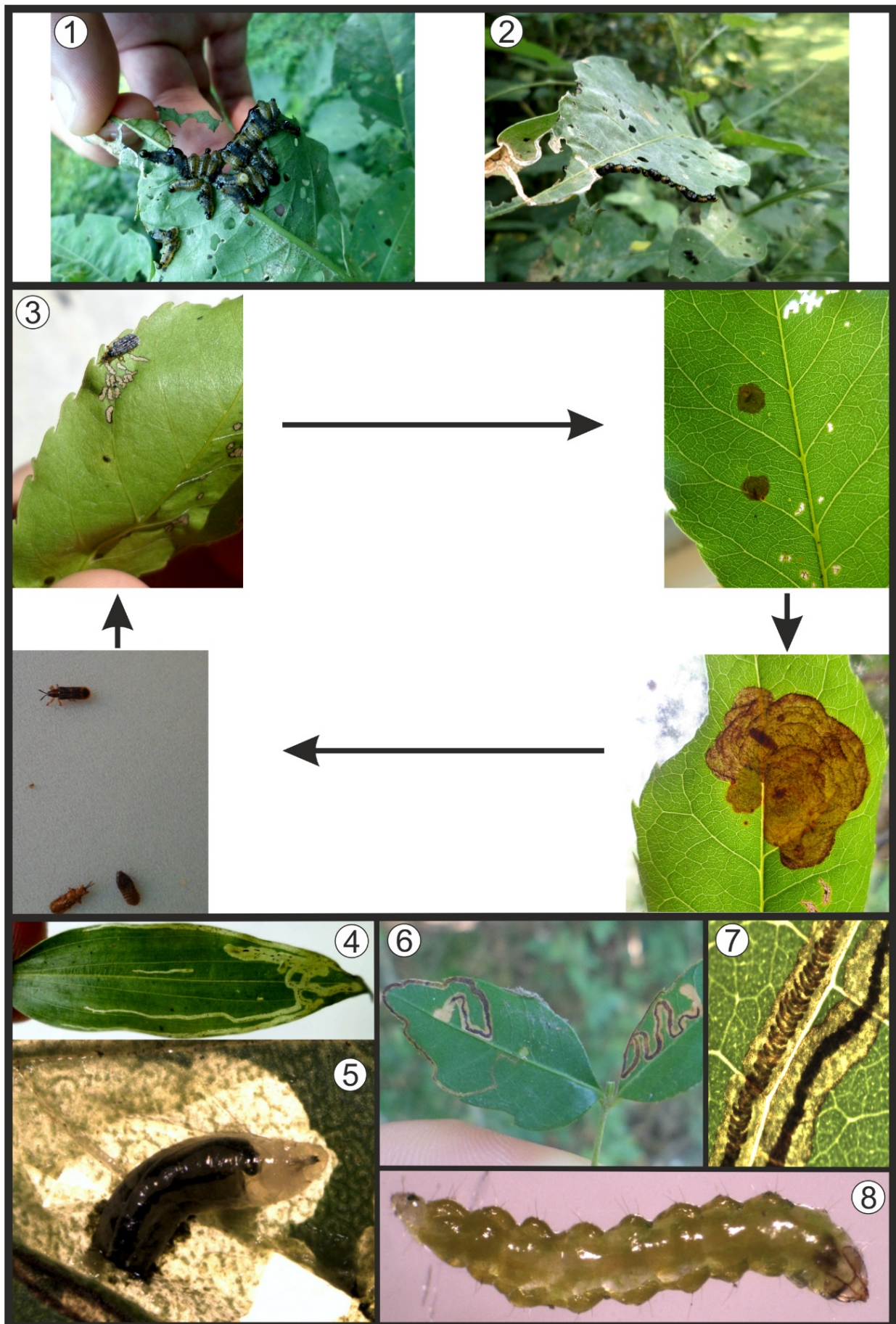


Lámina 21: fig. 1.- larvas de coleópteros alimentándose en conjunto, formando una única excisión marginal; fig. 2.- imagen de la misma hoja de la fig. 1, donde se pueden observar las larvas alimentándose en la cara abaxial de la lámina foliar; fig. 3.- la imagen ilustra el “ciclo alimenticio” de una especie de crisomélido (Coleoptera) sobre hojas de Lapacho (*Handroanthus impetiginosus*, Bignoniaceae). El adulto se alimenta realizando excisiones en ventana de diferentes formas y tamaños, posteriormente ovipone y de los huevos eclosionan larvas minadoras. En los primeros estadios, las larvas realizan minaciones tipo cámara de forma circular y posteriormente, se expanden por la lámina finalizando en una minación de forma irregular. La larva pasa su estadio pupal dentro de la lámina. Finalizada la metamorfosis, el adulto emerge para volver a alimentarse en la misma planta; fig. 4.- minaciones lineales en una hoja de Santa Lucia (*Commelina erecta* L., 1753, Commelinaceae) formadas por agromyzidos (Diptera), en la imagen se pueden observar cuatro minaciones, en tres de las cuales, las larvas se encuentran en estadio de pupa, y la restante (cercana a la vena media) parece haber sido abortada, ya que no se puede observar la larva en su interior; fig. 5.- Detalle de la larva de díptero obtenido de una minación similar al de la fig. 4; fig. 6.- hojas de Cocú (*Allophylus edulis*, Sapindaceae) con minaciones serpentiformes producidas por nepticulidos (Lepidoptera); fig. 7.- detalle de la materia fecal. Notese el patrón en zig-zag del material depositado en el centro de la galería; fig. 8.- Detalle de la larva productora de las minaciones en las figs. 6 y 7.

colectaron hojas de Cocú (*Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl. 1890 (Sapindaceae), que presentaban minaciones semejantes a las identificadas en las hojas fósiles de *Schinus herbstii* (*Stigmellites vitatus* y *Stigmellites pervenae*), en ellas se observan todas las características antes mencionadas (Lám. 21, figs. 6 a 8). Las larvas fueron identificadas como *Stigmella*? (Nepticulidae) (van Nieukerken, 2016, comun. person.).

***Loconomus vitis*; L. isp. A y L. isp. B:** minaciones tipo cámara como las que se incluyen en estas icnoespecies se conocen en todos los órdenes de insectos holometábolos (lepidópteros, dípteros, himenópteros y coleópteros). Las minaciones fósiles descritas por Straus (1977), fueron relacionadas a himenópteros, específicamente con el género (Tenthredinidae). Asimismo, Givulescu (1984) reconoció algunas de estas minaciones analizadas por Straus (1977) y describió dos nuevas icnoespecies que también fueron asociadas al mismo género de himenópteros. Por otro lado, Lang et al. (1995) describieron un total de ocho morfotipos de minas tipo cámara, las que fueron asociadas a los órdenes Hymenoptera, Lepidoptera y Coleoptera. A su vez, los autores diferenciaron aquellas minaciones por la ausencia (*Mine Type 1A*) o presencia (*Mine Type 1B*) de coprolitos

dispersos en toda la minación, atribuyéndolos en el primer caso a diferentes familias de lepidópteros, mientras que las que presentaban coprolitos fueron atribuidas principalmente a himenópteros. *Loconomus vitis* y *L. isp. A*, no presentan suficientes características que puedan identificar un organismo productor en particular. Sin embargo, por lo expuesto anteriormente *L. vitis* correspondería posiblemente a una minación producida por alguna especie de himenóptero; en tanto que *L. isp. A* correspondería a una mina de lepidóptero. Por otro lado, los caracteres observados en *L. isp. B* (forma redondeada y coprolitos centrales), se conocen en minaciones producidas por lepidópteros (Ellis, 2016); esta icnoespecie presenta características similares a especies del género *Leucoptera* (Lyonetiidae).

V.II.Ic. Picaduras

Igen. PI-1 isp. A; PI-1 isp. B y PI-1 isp. C: Las trazas más antiguas fueron atribuidas a colémbolos (Kevan et al., 1975). Otros especímenes que provienen del Pérmico inferior de los Estados Unidos, fueron asociados a algún linaje basal de áfidos (Hemíptera) (Schachat et al., 2014). Actualmente los insectos fitófagos que presentan este comportamiento alimenticio corresponden a los hemipteroideos, particularmente Thysanoptera, Stenorrhyncha, Auchenorrhyncha y Heteroptera (Labandeira y Phillips, 1996a). Las picaduras observadas aquí y en general todas las picaduras procedentes de otros registros, poseen forma circular a ovalada, en algunos casos también son estructuras tridimensionales y se observan como depresiones o elevaciones.

V.II.Ic. Oviposiciones

***Paleoovoidus rectus*:** desde el Mesozoico en adelante, las oviposiciones han sido relacionadas principalmente a Odonatos (Hellmund y Hellmund, 1991; Grauvogel-Stamm y Kelber, 1996; Van Konijnenburg-van Cittert y Schmienssner, 1999; Labandeira, 2002a, 2002b; Adami-Rodrigues et al., 2004; Peñalver y Delclòs, 2004; Gnaedinger et

al., 2007, 2014; Sarzetti et al., 2009; Petrulevičius et al., 2011). Las cicatrices de oviposición en *P. rectus* tienen forma lenticular y se disponen formando una sola fila, localizados de manera paralela a la vena media. Este patrón también ha sido observado por Hellmund y Hellmund (1991, 1996) y Sarzetti et al., (2009) en hojas de “dicotiledóneas” y por Vasilenko (2005) en hojas de gimnospermas y son asignados a la Familia Lestidae (Odonata).

V.II.Id. Agallas

***Paleogallus* isp. C; *P. isp. E*; *P. isp. F*:** las agallas de la primera icnoespecie tienen forma redondeada con un círculo interno plano que se localiza principalmente en el centro de la estructura. Knor et al. (2013) describieron una agalla similar en una hoja de *Decodon gibbosus* (Reid) Reid in Nitikin 1929 (Lythraceae), procedente del Mioceno temprano de República Checa. Pero esta icnoespecie es diferente de *P. isp. C* dado que el círculo interno está compuesto por estructuras circulares más pequeñas que no se observan en el material aquí estudiado. Otra agalla con características semejantes fue descrita por Stephenson (1991) sobre una hoja de “dicotiledónea” (Eoceno medio, Inglaterra). Se trata de una agalla circular única, de coloración oscura que se encuentra en contacto con una vena secundaria, la cual fue atribuida por Stephenson (1991) a una especie actual de cynípedo (Hymenoptera). Agallas fósiles relacionadas a cynípedos también fueron registradas por Waggoner y Poteet (1996) y Erwin y Schick (2007), pero estos casos corresponden a agallas y bases de agallas columnares que no presentan características comunes a esta icnoespecie. En un estudio actual realizado en la Selva Atlántica de Brasil, Maia et al. (2014) registraron una agalla idéntica a *P. isp. C*, de forma redondeada con un círculo central oscuro y que fue realizada por alguna especie de la familia Cecidomyiidae (Diptera).

Las icnoespecies restantes poseen formas similares entre sí, pero con la diferencia de que las agallas se localizan adyacentes a la vena media (*Paleogallus* isp. F) o sobre ella, deformando este tejido conductor (*Paleogallus* isp. G). Son muy escasos los registros fósiles previos (Labandeira et al., 2007; Sarzetti, 2010; Knor et al., 2015), de ellos solo Knor et al. (2013) propusieron un posible organismo productor para las agallas que aquí son incluidas en la icnoespecie *P. isp. G.* (probable productor, Acari: Eriophyoidea). Por otro lado el registro neoicnológico sugiere un productor diferente. Estudios de agallas actuales que muestran morfologías semejantes a estas icnoespecies señalan a los dípteros de la familia Cecidomyiidae como productores (Maia, 2013, 2014; Maia et al., 2014, Maia y Carvalho-Fernandes 2015). Considerando la morfología muy similar de las agallas de los registros neoicnológicos y las estudiadas en esta tesis, la estrecha relación entre la paleoflora de los Valles Calchaquies y la flora de Brasil, y que actualmente no se conocen otras especies insectos que realicen este mismo tipo de agallas, aquí se propone a la familia Cecidomyiidae como los productores de esta icnoespecie.

***Paleogallus* isp. D:** Existen solo dos registros previos de este tipo de agallas, por un lado Stephenson (1991) describió agallas cónicas que presentaban la misma distribución que las descritas en esta Tesis, en una hoja de angiosperma indeterminada del Eoceno medio de Estados Unidos. El segundo caso corresponde a Knor et al. (2013) quienes describieron estas agallas en una hoja de *Alnus julianiformis* (Sternberg) Kvacek y Holy 1974 (Betulaceae) proveniente del Mioceno temprano de la República Checa. Ambos registros señalan que los organismos productores corresponderían a alguna especie de la familia Eriophyidae (Acari) y la comparación con el material actual también sustenta esta propuesta (Knor et al., 2013).

V.III. Análisis de las trazas fósiles

Las trazas identificadas en las cuatro formaciones fueron incluidas en 40 icnoespecies (Tabla 1), siendo las más abundantes las excisiones no marginales (n=690), destacándose las icnoespecies *Folifenestra intervenosa* (n=264), *F. dubia* (n=121), *F. isp. A* (n=116) y *F. isp. B* (n=114); seguidas de las excisiones en ventana (n=125), principalmente con la icnoespecie *Infderrefolia oblonga* (n=46) y las agallas (n=118) con *Paleogallus isp. D* (n=69) (Gráfico 6). En cuanto a la diversidad de los grupos alimenticios funcionales (FFG) y la abundancia de trazas halladas en cada una de las especies vegetales, se puede observar que *Thelypteris interrupta* presenta una diversidad de FFGs relativamente baja (Gráfico 7). Pero a su vez, es la especie que presenta la mayor abundancia de trazas (n=449), principalmente excisiones no marginales (n=404) (Tabla 2). Estos datos sugieren una relación estrecha entre este helecho y un grupo de insectos que se alimentan realizando excisiones no marginales (ver abajo). Por el contrario, otras especies como *Cedrela fissiliformis* y *Schinus herbstii* presentan una alta abundancia de trazas (n= 131 y 130, respectivamente) y la diversidad de los FFGs también es alta. En *C. fissiliformis* se hallaron todos los FFGs mencionados en este trabajo, al igual que en *S. herbstii*, excepto las oviposiciones que no fueron registradas (Tabla 2). Estos datos indican que ambas especies de plantas son buenos hospedadores para una amplia variedad de especies de insectos, lo que puede responder a la falta de mecanismos disuasivos por parte de estas plantas, como son la presencia de tricomas, látex, fenoles, ceras, etc. (Agrawal, 2007; Agrawal y Konno, 2009). La alta abundancia de estas dos especies de plantas con respecto a las restantes identificadas en la formación Palo Pintado, también puede jugar un rol importante, aunque en este caso no parece ser decisivo ya que existen otras especies como *Ficus tressensis*, que presentan el mismo nivel de abundancia, pero

Icnoespecies		N° hallados
<i>Cuniculonomus parallelus</i>		2
<i>Cuniculonomus saltensis</i>		2
<i>Folifenestra dubia</i>		121
<i>Folifenestra intervenosa</i>		264
<i>Folifenestra</i> isp. A		116
<i>Folifenestra</i> isp. B		114
<i>Folifenestra</i> isp. C		12
<i>Folifenestra</i> isp. D		3
<i>Folifenestra</i> isp. E		15
<i>Folifenestra</i> isp. F		54
<i>Folifenestra</i> isp. G		2
Igen. ES-1 isp. A		17
Igen. ES-1 <i>nervillos-reliquens</i>		3
Igen. MI-1 isp. A		3
Igen. PI-1 isp. A		18
Igen. PI-1 isp. B		32
Igen. PI-1 isp. C		2
<i>Infderrefolia</i> isp. A		28
<i>Infderrefolia</i> isp. B		16
<i>Infderrefolia</i> isp. C		4
<i>Infderrefolia</i> isp. D		20
<i>Infderrefolia oblonga</i>		46
<i>Loconomus</i> isp. A		1
<i>Loconomus</i> isp. B		1
<i>Loconomus vitis</i>		1
<i>Paleogallus</i> isp. A		2
<i>Paleogallus</i> isp. B		13
<i>Paleogallus</i> isp. C		15
<i>Paleogallus</i> isp. D		69
<i>Paleogallus</i> isp. E		17
<i>Paleogallus</i> isp. F		1
<i>Paleogallus</i> isp. G		1
<i>Paleoovoidus</i> isp. A		1
<i>Paleoovoidus rectus</i>		1
<i>Phagophytichnus ekowskii</i>		36
<i>Phagophytichnus</i> isp. A		11
<i>Phagophytichnus regularis</i>		10
<i>Stigmellites pervenae</i>		6
<i>Stigmellites serpentina</i>		1
<i>Stigmellites vitatus</i>		1
Total	40	1082

Tabla 1: Se detallan el número total de icnoespecies descritas y la abundancia encontrada.

en esta última no se han registrado ningún tipo de trazas, lo que puede estar indicando que estas poseían compuestos químicos y/o algún tipo de mecanismo físico en las hojas por los cuales les resulten menos palatables para los insectos.

Es importante señalar que más del 90% de las trazas halladas provienen de la formación Palo Pintado, mientras que el resto se distribuye entre las demás formaciones (Gráfico 8). Por otro lado, la Fm. San José representa solo el 3% del total, y dado que esta Formación es la única de edad Mioceno medio, el 97% restante tiene una edad Mioceno tardío. Dada la escasez de trazas identificadas en la Fm. San José, resulta difícil establecer diferencias



Gráfico 6: el gráfico muestra la abundancia de los FFGs (*Functional Feeding Groups*) hallados.

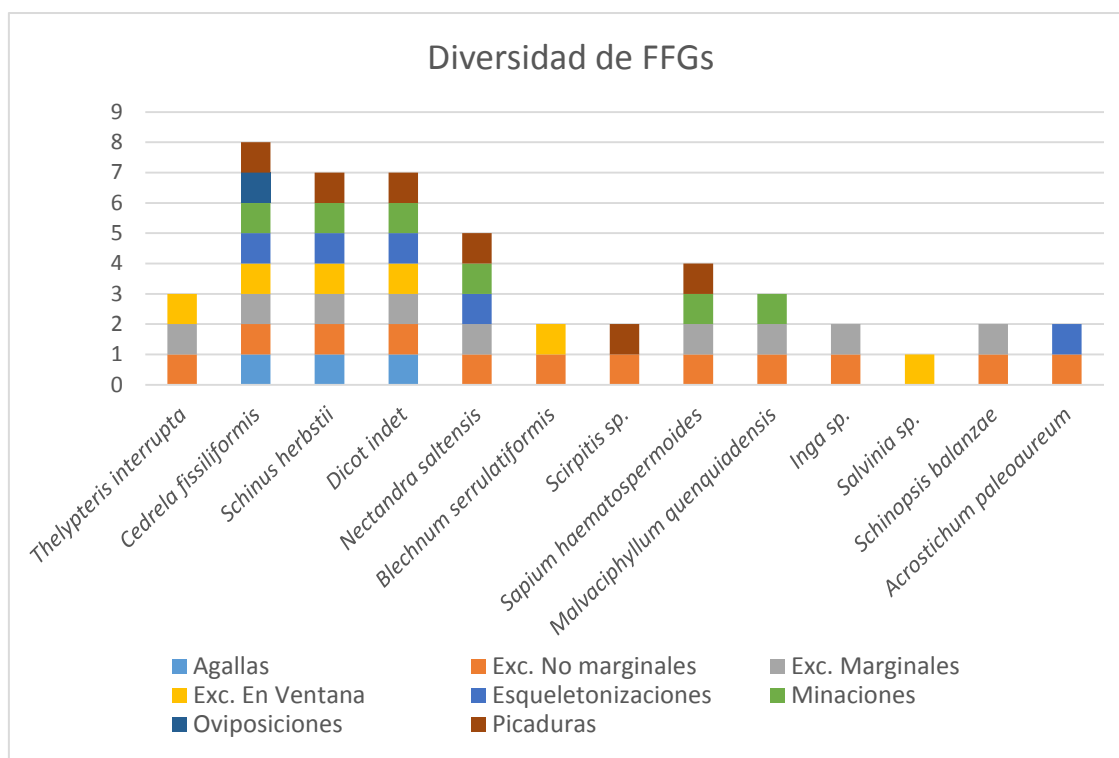


Gráfico 7: El gráfico muestra la variedad de FFGs en aquellas especies vegetales donde fueron halladas la mayor cantidad de trazas.

Planta hospedadora	Agallas	Exc. N. M.	Exc. M.	Exc. V.	Esq.	Min.	Ovi.	Pic.
<i>Thelypteris interrupta</i>	0	404	5	40	0	0	0	0
<i>Cedrela fissiliformis</i>	82	31	4	1	1	5	1	6
<i>Schinus herbstii</i>	27	63	10	13	2	12	0	3
Dicot indet	4	61	8	10	5	2	0	3
<i>Nectandra saltensis</i>	0	50	6	0	10	2	0	1
<i>Blechnum serrulatiformis</i>	0	11	0	49	0	0	0	0
<i>Scirpitis sp.</i>	0	2	0	0	0	0	0	34
<i>Sapium haematospemoides</i>	0	22	3	0	0	1	0	3
<i>Malvaciphyllum quenquiadensis</i>	0	13	13	0	0	1	0	0
<i>Inga sp.</i>	0	20	5	0	0	0	0	0
<i>Salvinia sp.</i>	0	0	0	10	0	0	0	0
<i>Schinopsis balanaze</i>	0	8	1	0	0	0	0	0
<i>Acrostichum paleoaureum</i>	0	7	0	0	2	0	0	0

Tabla 2: detalle la abundancia de trazas halladas en las distintas especies hospedadoras, aquí solo se incluyeron las especies de plantas con mayor cantidad de trazas.

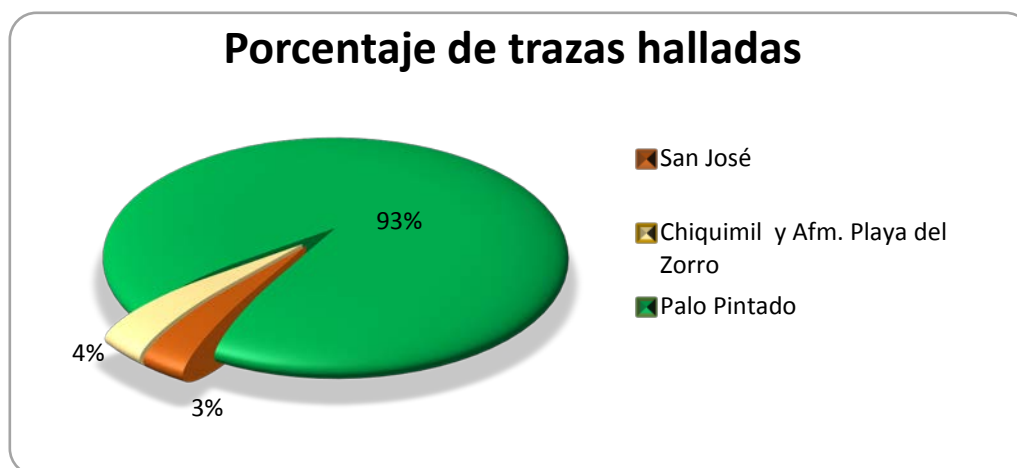


Gráfico 8: el gráfico muestra el porcentaje de trazas halladas en las distintas unidades geológicas.

o modificaciones entre las icnoespecies halladas en este lapso de tiempo y menos aún el de evidenciar cambios en la entomofauna a través del análisis de los daños. Sin embargo, los resultados denotan ciertas características de las icnoespecies encontradas en esta formación del Mioceno Medio. Como se observó en los casos de *Thelypteris interrupta*, *Schinus herbstii* y *Cedrela fissiliformis*, donde existía una preferencia por estas especies vegetales; aquí *Malvaciphyllum quenquiadensis* es la especie que más trazas por fitofagia presenta. En esta especie vegetal se identificaron siete icnoespecies que corresponden mayormente a excisiones marginales y no marginales, excepto una que corresponde a una minación. De todas ellas, solo la icnoespecie que corresponde a la minación (*Loconomus* isp. B) puede ser atribuida a un posible insecto productor (pág. 156), las restantes como ya se mencionó en la sección “Productores” (ver sección V.II., pág. 150), resultan difíciles de asignar a un grupo de insectos, dado que estos comportamientos alimenticios son similares en varios órdenes de artrópodos. La abundancia de trazas de fitofagia halladas en *M. quenquiadensis* podría deberse a varias razones, por un lado, esta especie es abundante en la Fm. San José (Anzótegui, 2006), lo que supone una disponibilidad de esta planta como recurso alimenticio para los insectos. Además el resto de las impresiones

halladas corresponden a especies representantes de bosques xéricos, como por ejemplo *Prosopis*, *Schinopsis* Engl. 1876 y *Ziziphus* Mill. 1754 (Anzótegui y Herbst, 2004). Generalmente estas plantas presentan adaptaciones en sus hojas para evitar la deshidratación (pelos, cutinas engrosadas, ceras, etc.) y algunas de ellas pueden intervenir secundariamente como defensa ante los insectos fitófagos. Una última explicación es la propuesta anteriormente para *Schinus* y *Cedrela*. Por tratarse de una planta asociada a bosques ribereños (es decir, un ambiente húmedo sin stress hídrico) (Anzótegui y Herbst, 2004) y dada su anatomía foliar, obtenida de la comparación con ejemplares fósiles y actuales (Carvalho et al., 2011), *Malvaciphyllum quenquiadensis* posiblemente también hubiese carecido de estructuras y compuestos químicos que actúen como defensa, lo que se refleja en la abundancia de trazas halladas en estas hojas.

V.III.I. Porcentaje relativo de los organismos productores: Para realizar este porcentaje, se utilizaron solo aquellas icnoespecies que previamente fueron asociadas a algún organismo productor. Se excluyeron algunos icnogéneros como *Phagophytichnus* y ES-1 (correspondiente a esqueletonizaciones) e icnoespecies incluidas en *Folifenestra*, *Infderrefolia* y *Paleogallus*. Si bien estos icnotaxones se presentan con abundancia, todavía es difícil establecer con un mayor grado de certeza, los posibles grupos productores. Un total de 528 trazas fueron incluidas para la confección del Gráfico 9, el cual resume la proporción relativa de los organismos productores. En dicho gráfico se puede observar que el orden Coleoptera es el que presenta un mayor porcentaje (67%), seguido de Acari (13%) y en menor medida por los órdenes Hemiptera (10%) y Diptera (7%). Un hecho interesante que surge al analizar las icnoespecies y las plantas hospedadoras es que existen icnoespecies que son exclusivas de alguna especie de planta en particular. Por ejemplo, *Paleogallus* isp. D (relacionado a Acari, posiblemente de la Familia Eriphyoidae), se halló exclusivamente en *Cedrela fissiliformis*, y *Folifenestra*

intervenosa (atribuido a coleópteros, familia Chrysomelidae) en *Thelypteris interrupta*, lo que sugiere que los organismos productores de estas trazas, presentan una preferencia o una asociación más estrecha con esas especies vegetales. Si bien, este estudio es todavía preliminar y no refleja la diversidad de la entomofauna miocena, estos resultados se condicen con los recientes hallazgos de partes de insectos procedentes de estas formaciones, donde se identificaron principalmente élitros de escarabajos y alas que corresponderían a dípteros, además de otros restos pertenecientes a himenópteros (Ramírez et al., 2015). Por otro lado, este estudio es un complemento a los hallazgos de los restos de insectos, ya que indirectamente denotan la presencia de otros grupos como los hemípteros, lepidópteros y odonatos.

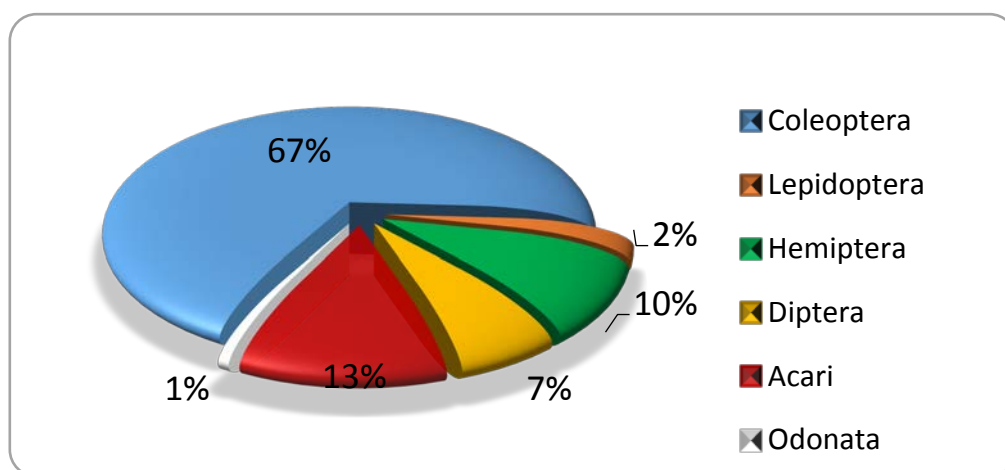


Gráfico 9: Porcentajes relativos de los órdenes de insectos, realizado a partir de la inferencia de los posibles organismos productores.

V.IV. Comparación de las trazas halladas en la flora de los Valles (Mioceno medio-tardío) y la flora de Río Pichileufú (Eoceno medio)

Los depósitos de la Paleoflora de Río Pichileufú (Eoceno medio, Río Negro) se localizan al Noroeste de Laguna del Hunco. En ella se identificaron alrededor de 140 especies vegetales que representan una mezcla de elementos de la Región Neotropical y la Antártica (Berry, 1938). Según Berry (1938), esta flora consta de algunos géneros que

denotan diferentes ambientes, como ser: tropical o subtropical, templado y semiárido. Además de otras especies relacionadas a los bosque lluviosos del Sur de Chile. Estos registros llevaron a concluir que las condiciones climáticas predominantes eran cálidas y húmedas, aunque sin mucha certeza dada la mezcla de estos elementos (Romero, 1986).

Durante el Mioceno medio y tardío, la región de los valles Calchaquies estaba constituida por comunidades vegetales hidrófilas con bosques de ribera, higrófilas (plantas asociadas a cuerpos de agua) y xerófilas. Estas últimas señalan básicamente las diferencias entre las fms. San José y Chiquimil; en la primera se hallaron representantes de sabanas arboladas mientras que en la segunda se destacan las herbáceas con escasos árboles, evidenciando condiciones climáticas más secas (Anzótegui, 2006; Anzótegui et al., 2007; Mautino, 2010). La Afm. Playa del Zorro es coetánea a la Fm. Chiquimil (Bossi y Muruaga 2009), y si bien afloran en dos valles diferentes (Valle del Cajón y Valle de Santa María, respectivamente) separadas por las Sierras de Quilmes, sus características litológicas, historia deposicional, antigüedad, relaciones estratigráficas y condiciones paleoclimáticas, sugieren una historia común (Bossi et al., 1992; Bossi y Muruaga, 2009). Por otro lado, en la Fm. Palo Pintado predominan las comunidades hidrófilas e higrófilas primeramente mencionadas, pero con escasa representación de elementos xéricos, desarrolladas bajo un clima más cálido y húmedo (Galli et al., 2011). Según Garralla et al., (2016) durante el Mioceno se distinguen dos situaciones ambientales, por un lado la prevalencia de condiciones secas desde el Mioceno temprano a medio, y por otro un mejoramiento hacia condiciones climáticas húmedas (Fm. San José). A su vez, la composición florística hallada en el Mioceno tardío, sugiere un nuevo deterioro climático por los registros de plantas xerófitas y herbáceas (Fm. Chiquimil y Afm. Playa del Zorro); con excepción de la Fm. Palo Pintado, en la que predominan los bosques de ribera y pantanos, siendo escasos los representantes xéricos (Garralla et al., 2016).

Para realizar el análisis comparativo de la abundancia de trazas halladas, se recopilieron datos de la tesis de Sarzetti (2010), en la cual se detallan los tipos de trazas y la abundancia para cada uno de los casos. De esta recopilación se obtuvo el siguiente gráfico (Gráfico 10).

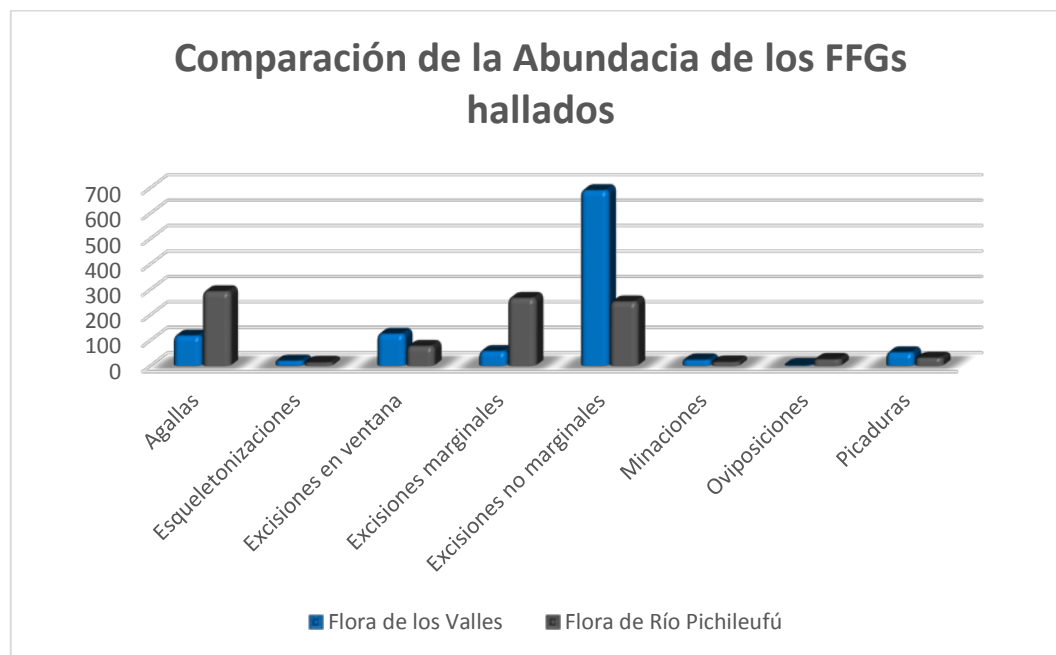


Gráfico 10: Comparación entre la abundancia de trazas halladas en la flora de Río Pichileufú y la flora de los Valles Calchaquíes.

En ambas floras se puede observar una gran abundancia de agallas y excisiones; por un lado la flora de Río Pichileufú presenta una abundancia de agallas que duplica a la flora de los Valles Calchaquíes, lo mismo ocurre con las excisiones marginales donde esta proporción se quintuplica y en las oviposiciones donde la relación de abundancia es diez veces mayor. A su vez, la flora de los Valles posee una gran abundancia de excisiones no marginales que es casi tres veces mayor que en la flora de Río Pichileufú. Las excisiones en ventana también presentan diferencias, ya que casi duplican a los valores hallados en la flora eocena. Por otro lado, el resto de los FFGs (esqueletonizaciones, minaciones y

picaduras) si bien son más abundantes en la flora de los Valles, no presentan diferencias significativas con la flora aquí comparada.

Es un hecho probado que las tasas de ataques a plantas por parte de los insectos son mayores a medida que la latitud disminuye (Erwin, 1982; Coley y Aide, 1991; Coley y Barone, 1996). Los insectos formadores de agallas constituyen una excepción a esta regla. En ellos se observa una disminución en la diversidad en las regiones tropicales, debido posiblemente al desproporcionado aumento de la vulnerabilidad a predadores y patógenos (Wilf, 2008). Por otro lado, los trabajos de Fernandes y Price (1988, 1992) y Price et al. (1998) sugieren que aquellos insectos formadores de agallas son más abundantes en hábitats con estrés hídrico y nutricional y están relacionados en general a ambientes xéricos. Por otro lado, según Sarzetti (2010), los insectos minadores en líneas generales presentan menor abundancia en ambientes xéricos, debido a la menor protección que brindan las finas capas de tejido foliar que rodean las minaciones, en relación a las gruesas capas que conforman las agallas. Connor y Taverner (1987) describieron una lista de ventajas y desventajas que conlleva para el insecto tener un hábito minador. Entre las ventajas incluyeron la baja mortalidad por infecciones, la protección contra la desecación, protección UV por medio de las células epidérmicas, entre otras, y algunas desventajas como la gran mortalidad por parásitos y por la abscisión temprana de las hojas, baja fecundidad, etc. El análisis de las agallas y minaciones realizado aquí denota una alta abundancia y diversidad de estas trazas en las hojas de la Formación Palo Pintado. Esto no ocurre con las otras formaciones coetáneas, donde los hallazgos son mucho menores (Gráfico 11). Dado el deterioro climático que tuvo lugar en Sudamérica desde el Eoceno tardío hasta el Plioceno, cabría esperar un bajo número de minaciones y un alto registro de agallas. En cambio, los registros de la Fm. Palo Pintado no concuerdan con esta hipótesis ya que la formación representa una excepción

al clima predominante durante el Mioceno tardío. La Fm. Palo Pintado contiene elementos paleoflorísticos que señalan un clima cálido y húmedo, más parecido al clima interpretado para la localidad eocena de Río Pichileufú. Es por ello que los resultados de la flora de Río Pichileufú (Eoceno medio) y Palo Pintado (Mioceno tardío) guardan mayor relación entre sí que si son comparados solamente los hallazgos de las formaciones miocénicas. Es decir que el número de minaciones y agallas identificadas en la Formación Palo Pintado, indicarían un ambiente predominantemente húmedo, concordante con el ambiente inferido por los elementos paleoflorísticos. Por otro lado, en las formaciones San José, Chiquimil y Afm. Playa del Zorro, solo se hallaron agallas, lo que sugeriría un ambiente xérico como lo demuestran las especies vegetales identificadas. Aunque el número de trazas identificadas en estas formaciones es por el momento muy escaso para realizar inferencias paleoambientales.

	RP	SJ	Ch-PZ	PP	RP	SJ	Ch-PZ	PP
Hojas con Agallas o Minaciones	59	0	2	27	70	1	0	23
Isp. Halladas	10	0	1	7	18	1	0	9

Gráfico 11: Cantidad de hojas con agallas (azul) y minaciones (verde) encontradas en la flora de Río Pichileufú (RP) y las diferentes Formaciones estudiadas en esta Tesis. Fm. San José (SJ), Chiquimil (Ch) y Afm. Playa del Zorro (PZ) y Fm. Palo Pintado.

CAPÍTULO VI: CONCLUSIONES

La presente tesis enfocada en el análisis de trazas fósiles halladas en impresiones de hojas provenientes de las formaciones San José, Chiquimil, Palo Pintado y de la Aloformación Playa del Zorro, permitió establecer las siguientes conclusiones:

1) Se hallaron un total de 1082 trazas, de las cuales 1009 provienen de la Formación Palo Pintado. Entre la Fm. Chiquimil y la Afm. Playa del Zorro se reconocieron otras 39 trazas y por último las 34 restantes provienen de la Fm. San José. Fue posible identificar todos los FFGs considerados en esta tesis y se describieron un total de 40 icnoespecies diferentes.

2) Como un aporte al escaso desarrollo de la icnotaxonomía, aquí se han descripto 26 icnoespecies nuevas: *Folifenestra* isp. A nov; *Folifenestra* isp. B nov; *Folifenestra* isp. C nov; *Folifenestra* isp. D nov; *Folifenestra* isp. E nov; *Folifenestra* isp. F nov; *Folifenestra* isp. G nov; ES-1 isp. A nov; *Infderefolia* isp. A nov; *Infderefolia* isp. B nov; *Infderefolia* isp. C nov; *Infderefolia* isp. D nov; *Loconomus* isp. A nov; *Loconomus* isp. B nov; MI-1 isp. A nov; PI-1 isp. A nov; PI-1 isp. B nov; PI-1 isp. C nov; *Paleoovoidus* isp. A nov; *Paleogallus* isp. A nov; *Paleogallus* isp. B nov; *Paleogallus* isp. C nov; *Paleogallus* isp. D nov; *Paleogallus* isp. E nov; *Paleogallus* isp. F nov; *Paleogallus* isp. G nov.

3) Las trazas más comunmente halladas fueron las excisiones no marginales, seguidas por las excisiones en ventana y las agallas. Por otro lado, las plantas hospedadoras más frecuentes fueron *Thelypteris interrupta*, *Cedrela fissiliformis* y *Schinus herbstii*. En la primera se halló la mayor abundancia de trazas, pero una baja diversidad de los FFGs, lo que sugiere cierta especificidad entre este helecho y determinadas especies de insectos productores. En las dos especies restantes se hallaron

un importante número de trazas y la diversidad de los FFGs en cada una fue alta, señalando que estas plantas habrían sido poliespecíficas, es decir que actuarían como hospedadoras para una mayor diversidad de organismos.

4) Del análisis de las trazas y sus posibles productores se pudo inferir en líneas generales, un predominio en estas formaciones, de los órdenes Coleoptera y Acari, seguidos de los Hemiptera y Diptera. Entre las icnoespecies que fueron relacionadas a algún orden de insectos en particular se hallan: *Folifenestra intervenosa*, *Infderrefolia oblonga*, *I. isp. A*, *I. isp. D* (Coleoptera); *Cuniculonomus parallelus*, *Paleogallus isp. C*, *P. isp. E*, *P. isp. F* (Diptera); *Cuniculonomus saltensis*; *Stigmellites serpentina*, *S. vitatus*, *S. pervenae*, *Loconomus isp. A*, *L. isp. B* (Lepidoptera), *Loconomus vitis* (Hymenoptera); *PI-1 isp. A*, *PI-1 isp. B*, *PI-1 isp. C* (Hemiptera); *Paleoovoidus rectus*, *P. isp. A* (Odonata); además de la icnoespecie *Paleogallus isp. D*, que fue atribuída a ácaros.

5) La escasez de trazas halladas en la Formación San José imposibilitó inferir cambios en la entomofauna desde el Mioceno medio al tardío. El número de trazas presentes en esta formación tampoco fue suficiente para complementar a las inferencias paleoclimáticas propuestas anteriormente en estudios geológicos y paleobotánicos. De igual manera, se pudo establecer que *Malvaciphyllum quenquiadensis* fue la especie vegetal que presentó más trazas de fitofagia. Esto pudo deberse a varias razones, ya sea separadas o en conjunto: 1) la abundancia relativa de esta especie con respecto a otros integrantes de la paleoflora; 2) los demás elementos paleoflorísticos son característicos de ambientes xéricos, lo que conlleva a la presencia en estas plantas, de mecanismos para evitar la deshidratación, los que a su vez pueden actuar como defensa ante insectos fitófagos; 3) posiblemente *M. quenquiadensis* hubiese carecido de mecanismos defensivos ante el ataque de insectos, esto se deduce de las comparaciones con análogos actuales y con otras especies fósiles afines.

6) La comparación de las trazas identificadas en la flora de Río Pichileufú y en la de los Valles Calchaquíes arrojó los siguientes resultados: ambas floras presentan una gran abundancia de agallas y excisiones; los hallazgos de la flora patagónica duplican en agallas, quintuplican en excisiones marginales y son diez veces mayores en oviposiciones a los de la flora de los Valles. En tanto que la flora de los Valles es tres veces mayor en abundancia de excisiones no marginales y casi duplican el número de excisiones en ventana encontrados en la flora patagónica. El resto de los FFGs (esqueletonizaciones, minaciones y picaduras) son más abundantes en la flora de los Valles, aunque no presentan diferencias significativas.

7) El paleoambiente inferido por el registro de agallas y minaciones, en líneas generales, sería concordante con el inferido para la Formación Palo Pintado en base a la información paleobotánica. Los escasos hallazgos en las Formaciones San José, Chiquimil y Aloformación Playa del Zorro no permitieron realizar inferencias paleoclimáticas. Si bien son pocos los registros, en estas formaciones se identificaron principalmente agallas, lo que concuerda con un ambiente xérico propuesto para la Formación Chiquimil y Afm. Playa del Zorro.

8) La Fm. Palo Pintado constituye una excepción al clima predominante durante el Mioceno tardío y esto queda evidenciado por los abundantes hallazgos de trazas que denotan un ambiente húmedo y cálido. El número de minaciones y agallas es bastante similar y sugieren un clima semejante al establecido para la flora de Río Pichileufú en el Eoceno medio de la Patagonia.

BIBLIOGRAFÍA

Adami-Rodrigues, K.; De Souza, P. A.; Iannuzzi, R. y Pinto, I. A. 2004a. Herviboria em floras Gonduânicas do Neopaleózoico do Rio Grande do Sul: Análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7: 93-102.

Adami-Rodrigues, K.; Iannuzzi, R. y Pinto, I. A. 2004b. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata*, 51: 106-125.

Adami-Rodrigues, K.; Gnaedinger, S. C. y Gallego, O. F. 2008. Registro de interação inseto - planta do Grupo El Tranquilo (Triássico Superior), Provincia de Santa Cruz, Patagônia Argentina. *XII Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia*, Florianópolis, Brasil, Boletim de Resumos, p. 1.

Adami-Rodrigues, K.; Brito de Oliveira, M. D. y Barboza Souza, R. 2009. Primeiro registro de interação de Nepticulidae (Lepidoptera) em Angiosperma do Mio-Plioceno do Alto Juruá, Amazônia Sul ocidental, Acre. *En: IX Congresso Brasileiro de Paleontologia*, resúmenes, p. 77

Adami-Rodrigues K.; Barboni, R. y Wilberger, T. P. 2011. Registro de interação inseto-planta (galhas e minas) em níveis do Mesozóico Basal da Formação Caturrita, Sul do Brasil. *XII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Extended Abstracts: 348-354.

Adams J.M.; Zhang, Y.; Basri, M. y Shukor, N. 2009. Do tropical forest leaves suffer more insect herbivory? A comparison of tropical versus temperate herbivory estimated from leaf litter. *Ecological Research*, 24: 1381-1392.

Adler, H. 1894. *Alternating Generations: A Biological Study of Oak Galls and Gall Flies*. Clarendon Press. 198 p.

- Adroit, B.; Wappler, T.; Terral, J. F.; Ali, A. A. y Girard, V. 2016. Bernasso, a paleoforest from the early Pleistocene: New input from plant–insect interactions (Hérault, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 446: 78-84.
- Agrawal, A. A. 2007. Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 103-109.
- Agrawal, A. A. 2011. Current trends in the evolutionary ecology of plant defence. *Functional Ecology*, 25: 420-432.
- Agrawal, A. A. y Konno, K. 2009. Latex: a model for understanding mechanisms, ecology, and Evolution of plant defense against herbivory. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:311-331.
- Agrawal, A. A.; Fishbein, M.; Halitschke, R.; Hastings, A. P.; Rabosky, D. L. y Rasmann, S. 2009. Evidence for adaptive radiation from a phylogenetic study of plant defenses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 18067-18072.
- Amerom, H. W. J. van 1966. *Phagophytichnus ekowskii* nov. ichnogen. & nov. ichnosp., eine Missbildung infolge von Insektenfrass, aus dem Spanischen Stephanien (Provinz Leon). *Leidse Geologische Mededelingen*, 38(1): 181-184.
- Amerom, H. W. J., van y Boersma, W. J. 1971. A new find the ichnofossil *Phagophytichnus ekowskii*. *Geologie en Mijnbouw*, 50: 667-6.
- Anderson, J. M. y Anderson, H. M. 1989. Palaeoflora of Southern Africa Molteno Formation (Triassic). Volume 2. Gymnosperms (excluding *Dicroidium*). Balkema, Rotterdam, 567 p.

- Anzótegui, L. M. 2006. [Paleofloras del Mioceno en los valles Calchaquíes, Noroeste de Argentina], Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. 266 p.
- Anzótegui, L. M. y Herbst, R. 2004. Megaflora (hojas y frutos) de la Formación San José (Mioceno Medio) en río Seco, departamento Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 41(3): 423-436.
- Anzótegui, L. M.; Garralla, S. y Herbst, R. 2007. Fabaceae de la Formación El Morterito, (Mioceno Superior) del Valle del Cajón, Provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 44:183-196.
- Aquino, V.; Aris, M. J. y Carrizo, H. A. 2015. Evidencias de lesiones foliares en plantas fósiles de dos yacimientos de la Patagonia argentina. *Acta geológica lilloana*, 27(1): 3-15.
- Arbo, M. M. 2004. Flórula del Parque Nacional Mburucuyá. *Miscelánea*, 12, 118.
- Ash, S. R. 1972. *Marcouia* gen. nov., a problematical plant from the Late Triassic of the southwestern USA. *Palaeontology*, 15: 423-429.
- Ash, S. 1997. Evidence of arthropod-plant interactions in the Upper Triassic of the southwestern United States. *Lethaia*, 29: 237-248.
- Ash, S. 1999. An Upper Triassic *Sphenopteris* showing evidence of insect predation from Petrified Forest National Park, Arizona. *International Journal of Plant Sciences*, 160: 208-215.
- Ash, S. 2007. Plant-Animal Interactions: Herbivory. p. 424-426, En: Briggs, D. E. y Crowther, P. R. (eds), *Palaeobiology II*. Blackwell Science Ltd, Malden, MA, USA.

- Banerji, J. 2004. Evidence of insect-plant interactions from the Upper Gondwana Sequence (Lower Cretaceous) in the Rajmahal Basin, India. *Gondwana Research*, 7: 205-210.
- Banks, H. P. y Colthart, B. J. 1993. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada. *American Journal of Botany*, 80: 992-1001.
- Becerra, J. X. 2003. Synchronous coadaptation in an ancient case of herbivory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 12804-12807.
- Barboni, R. y Dutra, T. L. 2015. First record of Ginkgo-related fertile organs (Hamshawvia, Stachyopitys) and leaves (Baiera, Sphenobaiera) in the Triassic of Brazil, Santa Maria formation. *Journal of South American Earth Sciences*, 63: 417-435.
- Beck, A. L. y Labandeira, C. C. 1998. Early Permian insect folivory on gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 142: 139-173.
- Berger, W. 1953. Mißbildungen an jungtertiären Laubblättern infolge Verletzung im Knospenzustand. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 1953: 322-323.
- Bernays, E. A. y Chapman, R. F. 1970. Food selection by *Chorthippus parallelus* (Orthoptera: Acrididae) in the field. *Journal of Animal Ecology*, 39: 383-394.
- Berry, E. W. 1916. The Lower Eocene floras of southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Paper*, 91: 1-481.
- Berry, E. W. 1924. *The middle and upper Eocene floras of southeastern North America* (Vol. 62, No. 444). US Government Printing Office. 290 p.

Berry, E. W. 1931. An Insect-cut leaf from the Lower Eocene. *Proceedings of the American Journal of Science*, XXI: 301-303.

Berry, E. W. 1938. Tertiary flora from the Rio Pichiluefu, Argentina. *Geological Society of America*. Special Paper, 12: 1-149.

Bertling, M.; Braddy, S. J.; Bromley, R. G.; Demathieu, G. R.; Genise, J.; Mikulás, R.; Nielsen, J. K.; Nielsen, K. S. S.; Rindsberg, A. K.; Schlirf, M. y Uchman, A. 2006. Names for trace fossils: a uniform approach. *Lethaia*, 39: 265-286.

Béthoux, O.; Galtier, J. y Nel, A. 2004. Earliest evidence of insect endophytic oviposition. *Palaos*, 19: 408-413.

Bossi, G. E. y Muruaga, C. M. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del 'rift' neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean geology*, 36(2): 311-340.

Bossi, G. E. y Palma, R. 1982. Reconsideración de la estratigrafía del valle de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. *Congreso Latinoamericano de Geología*, 5: 155-172.

Bossi, G. E.; Ovejero, R. y Strecker, M. 1987. Correlación entre los perfiles del Terciario superior en la Puerta de Corral Quemado-Hualfín y de Entre Ríos (Chiquimil). Provincia de Catamarca, Argentina. *Congreso Geológico Argentino*, 10: 117-120.

Bossi, G. E.; Muruaga, C. M.; Sanagua, J. G.; Hernando, A. B.; Quiroga, G.; Ahumada, A. y Gavriloff, I. 1992. Aloestratigrafía del Neógeno del valle del Cajón (provincia de Catamarca). *Cuarta Reunión Argentina de Sedimentología III*, p. 137-144.

Bossi, G. E.; Muruaga, C. M.; Sanagua, J. G.; Hernando, A. y Ahumada, A. 1993. Geología y estratigrafía de la cuenca neógena Santa María-Hualfín (departamentos Santa María y Belén, provincia de Catamarca). *Congreso Geológico Argentino*, 12: 156-165.

Bossi, G. E.; Muruaga, C.; Georgieff, S.; Ahumada, A. L.; Ibáñez, L. y Vides, M. E. 1997. The Santa María Neogene Basin of the Pampean Ranges: an example of mixed tectonic evolution. *Congreso Latinoamericano de Sedimentología*, 1: 97-104.

Bossi, G. E.; Vides, M. E.; Ahumada, A. L.; Georgieff, S. M.; Muruaga, C. M. e Ibáñez, L. M. 2000. Análisis de las paleocorrientes y de la varianza de los componentes a tres niveles, Neógeno del valle del Cajón, Catamarca, Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología*, 7: 23-47.

Braz, F. F.; Utida, G.; Bernardes-De-Oliveira, M. E. C.; Mohr, B. A. R. y Wappler, T. 2011. Marcas de atividades de insetos em folhas ninfealeanas eocretáceas da Formação Crato, Bacia do Araripe, Brasil. *Paleontologia: Cenários de Vida*, 209-219.

Bromley R. G. y Fürsich F. T. 1980. Comments on the proposed amendments to the International Code of Zoological Nomenclature regarding ichnotaxa. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 37: 6-10.

Brooks, H. K. 1955. Healed wound and galls on fossil leaves from the Wilcox deposits (Eocene) of Western Tennessee. *Psyche*, 62: 1-9.

Brues, C. T. 1910. The parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant, Colorado. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 54: 1-125.

Butler, R. F.; Marshall, L. G.; Drake, R. E. y Curtis, G. H. 1984. Magnetic Polarity Stratigraphy and Dating of Late Miocene and Early Pliocene Continental Deposits, Catamarca Province, NW Argentina. *The Journal of Geology*, 92: 623-636.

Cabrera, A. L. 1976. *Regiones fitogeográficas argentinas Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 2da edición, tomo 1, 85 p.

Cariglino, B. y Gutiérrez, P. R. 2011. Plant-insect interactions in a Glossopteris flora from the La Golondrina Formation (Guadalupean-Lopingian), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 48(1): 103-112.

Carvalho, M. R.; Herrera, F. A.; Jaramillo, C. A.; Wing, S. L. y Callejas, R. 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American Journal of Botany*, 98(8), 1337-1355.

Carvalho, M. R.; Wilf, P.; Hermsen, E. J.; Gandolfo, M. A.; Cúneo, N. R. y Johnson, K. R. 2013. First record of *Todea* (Osmundaceae) in South America, from the early Eocene paleorainforests of Laguna del Hunco (Patagonia, Argentina). *American Journal of Botany*, 100(9): 1831-1848.

Carvalho, M. R.; Wilf, P.; Barrios, H.; Windsor, D. M.; Currano, E. D.; Labandeira, C. C. y Jaramillo, C. A. 2014. Insect leaf-chewing damage tracks herbivore richness in modern and ancient forests. *PloS one*, 9(5), e94950.

Castro, M. P. 1997. Huellas de la actividad biológica sobre plantas del Estefaniense superior de la Magdalena (León, España). *Revista Española de Paleontología*, 12: 52-66.

Césari, S. N.; Panti, C.; Pujana, R. R.; Francis, J. E. y Marensi, S. A. 2015. The late Oligocene flora from the Río Leona Formation, Argentinian Patagonia. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 216: 143-158.

Chaloner, W. G., Scott, A. C. y Stephenson, J. 1991. Fossil evidence for plant-arthropod interactions in the Palaeozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 333: 177-186.

- Coca-Abia, M. M.; Dominguez-Alonso, P. y Ratcliffe, B. C. 1999. Evidencias de actividad biológica producidas por artrópodos terrestres a lo largo del tiempo geológico. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 213-221.
- Cockerell, T. D. A. 1910. A Tertiary leaf-cutting bee. *Nature*, 82: 429.
- Coley, P. D. y Aide, T. M. 1991. A comparison of herbivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. 25-49. En: Price, P. W., Lewinsohn, T. M., Fernandes, G. W., Benson, W. W. (eds). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley y Sons, NY, EEUU.
- Coley, P. D. y Barone, J. A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 305-335.
- Connor, E. F. y Taverner, M. P. 1997. The evolution and adaptative significance of leaf-mining habit. *Oikos*, 79: 6-25.
- Coulson, R. N. y Witter, J. A. 1984. *Forest entomology: ecology and management*. Wiley-Interscience, 688 p.
- Crane, P. R. y Jarzembowski, E. A. 1980. Insect leaf mines from the Palaeocene of southern England. *Journal of Natural History*, 14: 629-636.
- Cummins, K. W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 18: 183-206.
- Cummins, K. W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience*, 24: 631-64.
- Cúneo, R. 1987. Sobre la presencia de probables Ginkgoales en el Pérmico Inferior de Chubut, Argentina. En: *VII Actas de Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*, Buenos Aires p. 47-50.

- Currano, E. D.; Wilf, P.; Wing, S. L.; Labandeira, C. C.; Lovelock, E. C. y Royer, D. L. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105: 1960-1964.
- Currano, E. D.; Labandeira, C. C. y Wilf, P. 2010. Fossil insect folivory tracks paleotemperature for six million years. *Ecological Monographs*, 80(4): 547-567.
- Dalin, P., Ågren, J.; Björkman, C.; Huttunen, P. y Kärkkäinen, K. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory. p. 89-105. *En: Induced plant resistance to herbivory* Springer, Netherlands.
- Diéguez, C., Nieves-Aldrey, J. L. y Barrón, E. 1996. Fossil galls (zoocecidids) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94: 329-343.
- Ding, Q.; Labandeira, C. C. y Ren, D. 2014. Biology of a leaf miner (Coleoptera) on *Liaoningocladus boii* (Coniferales) from the Early Cretaceous of northeastern China and the leaf-mining biology of possible insect clades. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 72: 281-308.
- Donovan, M. P.; Wilf, P.; Labandeira, C. C.; Johnson, K. R. y Peppe, D. J. 2014. Novel insect leaf-mining after the end-Cretaceous extinction and the demise of Cretaceous leaf miners, Great Plains, USA. *PloS one*, 9(7), e103542.
- Doorenweerd, C.; Van Nieukerken, E. J.; Sohn, J. C. y Labandeira, C. C. 2015. A revised checklist of Nepticulidae fossils (Lepidoptera) indicates an Early Cretaceous origin. *Zootaxa*, 3963(3): 295-334.

Edirisooriya, G. y Dharmagunawardhane, H. A. 2013. Plant insect-interactions in Jurassic fossil flora from Sri Lanka. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 3(1): 1-12.

Ellis, W. N. 2016. Dutch leafminers. <http://www.bladmineerders.nl/index.htm>.

Erwin T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterists Bulletin*, 36:74-75

Erwin, D. M. y Schick, K. N. 2007. New Miocene oak galls (Cynipini) and their bearing on the history of cynipid wasp in western North America. *Journal of Paleontology*, 81: 568-580.

Evenhuis, N. L. 1994. Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera). Backhuys, Leiden, 600 p. (<http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat/>)

Felt, E. P. 1940. *Plant galls and gall makers*. Comstock Publishing Company Inc. Ithaca: Nueva York, 364 p.

Feng, Z.; Su, T.; Yang, J. Y.; Chen, Y. X.; Wei, H. B.; Dai, J.; Guo, Y.; Liu, J. –R. y Ding, J. H. 2014. Evidence for insect-mediated skeletonization on an extant fern family from the Upper Triassic of China. *Geology*, 42(5): 407-410.

Fernandes, G. W. y Price, P. W. 1988. Biogeographical gradients in galling species richness. *Oecologia*, 76: 161-167.

Fernandes, G. W. y Price, P. W. 1992. The adaptive significance of insect gall distribution: survivorship of species in xeric and mesic habitats. *Oecologia*, 90: 14-20.

Freeman, T. N. 1965. A lepidopterous leaf-mine from the Tertiary period. *Canadian Entomologist*, 97: 1069.

Friê, A. 1882. Fossile Arthropoden aus der Steinkohlen—und Kreideformation Böhmens. *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns*, 2: 1-7.

Friê, A. 1901. Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. Palaentologische Untersuchungen der einzelnen Schichten. Die thierischen Reste der Perucer Schichten. *Archiv der naturwissenschaftlichen Landesdurch-forschung von Böhmen*, 9: 163-181.

Fürstenberg-Hägg, J.; Zagrobelny, M. y Bak, S. 2013. Plant defense against insect herbivores. *International journal of molecular sciences*, 14(5): 10242-10297.

Futuyma, D. J. y Agrawal, A. A. 2009. Evolutionary history and species interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 18043-18044.

Gallego, J.; Cúneo, R. y Escapa, I. 2014. Plant–arthropod interactions in gymnosperm leaves from the Early Permian of Patagonia, Argentina. *Geobios*, 47(3): 101-110.

Gallego, O. F.; Gnaedinger, S.; Kirstein, O. y Giovanelli, S. 2003. Primera cita de trazas fósiles de insectos en hojas del Pérmico de Uruguay y Triásico de Chile. *Comunicaciones Técnicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Nordeste*, B-033.

Galli, C. I.; Anzótegui, L. M.; Horn, M. Y. y Morton, L. S. 2011. Paleoambiente y paleocomunidades de la Formación Palo Pintado (Mioceno-Plioceno), Provincia de Salta, Argentina. *Revista mexicana de Ciencias Geológicas*, 28(1): 161-174.

Galván, A. F. y Ruiz Huidobro, O. 1965. Geología del valle de Santa María. Estratigrafía de las formaciones Mesozoico-Terciarias. *Acta Geológica Lilloana*, 7: 217-230.

García-Robledo, C. y Staines, C. L. 2008. Herbivory in gingers from latest Cretaceous to present: is the ichnogenus *Cephaloleichnites* (Hispinæ, Coleoptera) a rolled-leaf beetle?. *Journal of Paleontology*, 85: 1035-1037.

- Gardner, S. N. y Agrawal, A. A. 2002. Induced plant defence and the evolution of counter-defences in herbivores. *Evolutionary Ecology Research*, 4: 1131–1151.
- Garralla, S. S.; Anzótegui, L. M. y Mautino, L. R. 2016. Relaciones paleoflorísticas del Mioceno–Plioceno del norte argentino. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 16 (1): 1–13.
- Gavriloff, I. J. C. 1999. Caracterización de la secuencia parálicaneógena del Valle de Santa María (Catamarca, Tucumán y Salta, Argentina) y su relación con la ingresión marina paranaense. *Simposio Sul Brasileiro de Geología*, Abstract, p. 77.
- Gavriloff, I. J. y Bossi, G. E. 1992. Revisión general, análisis facial, correlación y edad de las formaciones San José y Rio Salí (Mioceno medio), Provincias de Catamarca, Tucumán y Salta, República Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 17(2): 5-43.
- Geyer, G. y Kelber, K. -P. 1987. Flügelreste und Lebensspuren von Insekten aus dem Unteren Keuper Mainfrankens. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 174: 331-355.
- Georgieff, S. M.; Sosa Gomez, J. y Schiuma, M. 2012. Análisis estratigráfico-estructural del Neógeno de Catamarca, Tucumán, sur de Salta y Santiago del Estero. En: *I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*. Suplemento Resúmenes Ameghiniana, vol. 1, p. R10-R11.
- Givulescu, R. 1984. Pathological elements on fossil leaves from Chiuzbaia (galls, mines, and other insect traces). *Dări de Seamă ale Sedintelor (Paleontologie)*, Institutul de Geologie si Geofizica, 68, 123-133.

- Glasspool, I.; Hilton, J.; Collinson, M. y Wang, S-J. 2003. Foliar herbivory in Late Palaeozoic Cathaysian gigantopterids. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 127: 125-132.
- Gnaedinger, S.; Adami-Rodrigues, K. y Gallego, O. F. 2007. Evidencias de trazas de oviposición de insectos (Odonata) en hojas del Triásico Superior de Chile. *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. Abstracts, p. 29.
- Gnaedinger, S. C.; Adami-Rodrigues, K. y Gallego, O. F. 2014. Endophytic oviposition on leaves from the Late Triassic of northern Chile: ichnotaxonomic, palaeobiogeographic and palaeoenvironment considerations. *Geobios*, 47(4): 221-236.
- Gower, J. L. y Kormondy, E. J. 1963. Life history of damselfly *Lestes rectangularis* with special reference to seasonal regulation. *Ecology*, 44: 398-402.
- Grauvogel-Stamm, L. y Kelber, K. P. 1996. Plant insect interaction and coevolution during the Triassic in western Europe. *Paleontologica Lombarda* (N.S.), 5: 5-23.
- Grier, M. y R. Dallmeyer, 1990. Age of the Payogastilla Group: Implications for foreland basin development, NW Argentina. *Journal of South American earth Sciences*, 3(4): 269-278.
- Guerra-Sommer, M. 1995. Fitofagia em Glossopterídeas na Paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná). *Pesquisas*, 22: 58-63.
- Gullan, P. J. y Cranston, P. S. 2005. *The Insects: An Outline of Entomology*. Blackwell Publishing, Oxford. 505 p.
- Gunkel, S. y Wappler, T. 2015. Plant-insect interactions in the upper Oligocene of Enspel (Westerwald, Germany), including an extended mathematical framework for rarefaction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 95(1): 55-75.

- Hagen, 1882. Fossil insect of the Dakota Group. *Nature*, 638: 265-266.
- Handley, R.; Ekbom, B. y Ågren, J. 2005. Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Entomology*, 30: 284-292.
- Hanley, M. E.; Lamont, B. B.; Fairbanks, M. M. y Rafferty, C. M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(4): 157-178.
- Hellmund, M. y Hellmund, W. 1991. Eiblageverhalten fossiler Kleinlibeller (Odonata: Zygoptera) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B)*, 177: 1-17.
- Hellmund, M. y Hellmund, W. 1996. Zur endophytischen Eiablage fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera), mit Beschreibung neuen Gelegetyps. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 36: 107-115.
- Hellmund, M. y Hellmund, W. 2002. Neufunde und Ergänzungen zur Fortpflanzungsbiologie fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde (B)*, 319: 26.
- Hering, M. 1930. Eine Agromyziden-mine aus dem Tertiär (Dipt. Agromyz.). *Berliner entomologische Zeitschrift und Deutsche Entomologische Zeitschrift in Wiedervereinigung*, 1: 63-64.
- Hering, E. M. 1951. *Biology of the leaf miners*. Junk, s'-Gravenhage, Holanda, 420 pp.
- Heyden, C., von. 1862. Gliederthiere aus der Braunkohle des Niederrheinls, der Wetterau und der Röhn. *Palaentographica*, 10: 62-82.

- Hickey, L. J. y Doyle, J. A. 1977. Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Botanical Reviews*, 43: 3-104.
- Hickey, L. J. y Hodges, R. W. 1975. Lepidopteran leaf mine from the early Eocene Wind River Formation of northwestern Wyoming. *Science*, 189(4204): 718-720.
- Hoffman, A. D. 1932. Miocene insect gall impressions. *Botanical Gazette*, 93: 341-342.
- Horn, M. Y. 2014. *Palinofloras de las formaciones El Morterito y Palo Pintado (Mioceno Superior-Plioceno Inferior), noroeste de Argentina*. Programa de Posgrado en Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, Tesis Doctoral, 141 p
- Horn, M. Y.; Rodrigues, K. A., y Anzótegui, L. M. 2011. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del Noroeste de la Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14(1): 87-92.
- Huang J.; McAuslane H. J. y Nuessly G. S. 2003. Resistance in lettuce to *Diabrotica balteata* (Coleoptera: Chrysomelidae): the roles of latex and inducible defense. *Environmental Entomology*, 32: 9-16.
- Iannuzzi, R. y Labandeira, C. C. 2008. The oldest record of external foliar feeding and the expansion of insect folivory on land. *Annals of the Entomological Society of America*, 101: 79-94.
- Ibáñez, L. 2001. Análisis paleoambiental de la Formación Chiquimil en el valle de Santa María, Catamarca, Tucumán, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, 199 p.
- Jarzewowski, E. A. 1989b. Taxonomy of insect leaf mines from the English Palaeocene. *Proceedings of the Geologist's Association*, 100: 448-449.

- Jarzembowski, E. A. 1989b. Writhlington geological nature reserve. *Proceedings of the Geologist's Association*, 100: 219-234.
- Jarzembowski, E. A. 1994. Checklist of Tertiary insects from Dorset. *Natural History Reports (Geology)*: 145-146.
- Jarzembowski, E. A. 2012. The oldest plant-insect interaction in Croatia: Carboniferous evidence. *Geologia Croatica*, 65(3): 387-392.
- Johnson, W. T. y Lyon, H. H., 1991. *Insects that Feed on Trees and Shrubs*, Second edition. Cornell University Press, Ithaca, New York, 560 p.
- Johnston, J. E. 1993. Insects, spiders, and plants from the Tallahatta Formation (Middle Eocene) in Benton County, Mississippi. *Mississippi Geology*, 14: 71- 82.
- Jud N. A. y Sohn J. -C. 2016. Evidence for an ancient association between leaf mining flies and herbaceous eudicot angiosperms. *Cretaceous Research*, 63: 113-121.
- Khan, M. A.; Spicer, R. A.; Spicer, T. E. y Bera, S. 2014. Fossil evidence of insect folivory in the eastern Himalayan Neogene Siwalik forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 410: 264-277.
- Kelber, K. P. y Geyer, G. 1989. Lebensspuren von Insekten an Pflanzen des Unteren Keupers. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg*, 109:165-174.
- Kelly S. R. A. 1990. Trace fossils. p. 423- 425, En: Briggs D.E.G. & Crowther P.R. (Eds) - *Palaeobiology, a Synthesis*. Blackwell, Oxford.
- Kernbach, K. 1967. Über die bisher im Pliozän von Willershausen gefundenen. *Schmetterlings und Raupenreste Berichte der Naturhistorischen Gesellschaft zu Hannover*, 111: 103-108.

- Kerp, J. H. F. 1988. Aspects of Permian palaeobotany and palynology. X. The West-and Central European species of the genus *Autunia* Krasser emend. Kerp (Peltaspermaceae) and the form-genus *Rhachiphyllum* Kerp (callipterid foliage). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 54(3): 249-360.
- Kevan, P. G.; Chaloner, W. G. y Savile, D. B. O. 1975. Interrelationship of early terrestrial arthropod and plants. *Palaeontology*, 18: 391-417.
- Kleinert, K. y Strecker, M. R. 2001. Climate change in response to orographic barrier uplift: Paleosol and stable isotope evidence from the late Neogene Santa Maria basin, northwestern Argentina. *Geological Society of America Bulletin*, 113(6): 728-742.
- Kinzelbach, R. K. 1970. Eine Gangmine aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: Lepidoptera). *Paläontologische Zeitschrift*, 44: 93-96.
- Knor, S.; Prokop, J.; Kvaček, Z.; Janovský, Z. y Wappler, T. 2012. Plant–arthropod associations from the Early Miocene of the Most Basin in North Bohemia—Palaeoecological and palaeoclimatological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 321: 102-112.
- Knor, S.; Skuhrová, M.; Wappler, T. y Prokop, J. 2013. Galls and gall makers on plant leaves from the lower Miocene (Burdigalian) of the Czech Republic: systematic and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 188: 38-51.
- Knor, S.; Kvaček, Z.; Wappler, T. y Prokop, J. 2015. Diversity, taphonomy and palaeoecology of plant–arthropod interactions in the lower Miocene (Burdigalian) in the Most Basin in north-western Bohemia (Czech Republic). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 219: 52-70.

Konno, K.; Hirayama, C.; Nakamura, M.; Tateishi, K.; Tamura, Y.; Hattori, M. y Kohno, K. 2004. Papain protects papaya trees from herbivorous insects: role of cysteine proteases in latex. *The Plant Journal*, 37(3): 370-378.

Kozlov, M. V. 1988. Paleontology of lepidopterans and problems in the phylogeny of the order Papilionida. 16-69. En: Ponomarenko, A.G. (ed.). *The Mesozoic-Cenozoic Crisis in the Evolution of Insects*. Moscow, Academy of Sciences. (En Ruso).

Krassilov, V. A. 2007. Mines and galls on fossil leaves from the Late Cretaceous of southern Negev, Israel. *African Invertebrates*, 48: 13-22.

Krassilov V. A. 2008a. Part I: traumas on fossil leaves from the Cretaceous of Israel. p. 8-187, En: Krassilov V. A. y Rasnitsyn A. (eds.) - *Plant-Arthropod interactions in the Early Angiosperm history*. Sophia, Moscow and Leiden.

Krassilov V. A. 2008b. Evidence of temporary mining in the Cretaceous fossil mine assemblage of Negev, Israel. *Insect Science*, 261: 285-290.

Krassilov, V. A. 2008c. Mine and gall predation as top down regulation in the plant–insect systems from the Cretaceous of Negev, Israel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 261(3): 261-269.

Krassilov, V. A. y Bacchia, F. 2013. New Cenomanian florule and a leaf mine from southeastern Morocco: palaeoecological and climatological inferences. *Cretaceous Research*, 40, 218-226.

Krassilov, V. A. y Karasev, E. 2008. First evidence of plant–arthropod interaction at the Permian–Triassic boundary in the Volga Basin, European Russia. *Alavesia*, 2: 247-252.

Krassilov, V. A. y Shuklina, S. 2008. Arthropod trace diversity on fossil leaves from the mid-Cretaceous of Negev, Israel. *Alavesia*, 2: 239-245.

Krassilov, V. A.; Silantieva, N.; Hellmund, M. y Hellmund, W. 2007. Insect egg sets on angiosperm leaves from the Lower Cretaceous of Negev, Israel. *Cretaceous Research*, 28: 803-811.

Krokene, P.; Nagy, N. E.; y Solheim, H. 2008. Methyl jasmonate and oxalic acid treatment of Norway spruce: anatomically based defense responses and increased resistance against fungal infection. *Tree Physiology*, 28(1): 29-35.

Kuroko, H. 1987. A fossil leaf mine of Nepticulidae (Lepidoptera) from Japan. *Bulletin Sugadaira Montane Research Center*, 8: 119-121.

Laaß, M. y Hoff, C. 2015. The earliest evidence of damselfly-like endophytic oviposition in the fossil record. *Lethaia*, 48(1): 115-124.

Labandeira, C. C. 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28: 153-193.

Labandeira, C. C. 1998a. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 26: 329-377.

Labandeira, C. C. 1998b. The paleozoic origin of diverse and significant insect herbivory: rejection of the expanding resources hypothesis. *First Paleoentomological Conference*, Moscú, p. 21.

Labandeira, C. C. 2002a. Paleobiology of middle Eocene plant-insect associations from the Pacific Northwest: A preliminary report. *Rocky Mountain Geology*, 37: 31-56.

Labandeira, C. C. 2002b. The history of associations between plants and animals. p. 26-76. En: Herrera, C. M. y Pellmyr, O. (eds.). *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing.

- Labandeira, C. C. 2006a. Silurian to Triassic plant and hexapod clades and their associations: new data, a review, and interpretations. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 64: 53-94.
- Labandeira, C. C. 2006b. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta*, 4(4): 409-438.
- Labandeira, C. C. 2007. Assessing the fossil record of plant-insect associations: ichnodata versus body-fossil data. Vol. 88 p. 9-26. En: Bromley, R. G., Buatois, L. A., Mángano, M. G., Genise, J. F., y Melchor, R. N. (eds.), *Sediment-Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology*. SEPM Special Publications.
- Labandeira, C. C. 2012. Evidence for outbreaks from the fossil record of insect herbivory. p. 269 – 290. En: Barbosa, P.; Letourneau, D. K. y Agrawal, A. A. (eds.), *Insect Outbreaks Revisited*, John Wiley & Sons.
- Labandeira, C. C. 2013. Deep-time patterns of tissue consumption by terrestrial arthropod herbivores. *Naturwissenschaften*, 100(4): 355-364.
- Labandeira, C. C. y Allen, E. G. 2007. Minimal insect herbivory for the Lower the Lower Permian Coprolite Bon Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to the other Late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 247: 197-219.
- Labandeira, C. C. y Beall, B. S. 1990. Arthropod terrestriality. 214-256. En: Mikulic, D. (ed.). *Arthropods: Notes for a Short Course*. Short Courses in Paleontology, 3.
- Labandeira, C. C. y Dilcher, D. L. 1993. Insect functional feedings groups from the mid-Cretaceous Dakota Formation of Kansas and Nebraska: evidence for early radiation of

herbivores on angiosperms. *Geological Society of America*, Abstracts with Programs, 25: 390 p.

Labandeira, C. C. y Phillips, T. L. 1996a. Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree fern (Paleodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing and sucking functional feeding group. *Annals of the Entomological Society of America*, 89: 157-183.

Labandeira, C. C. y Phillips, T. L. 1996b. A carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 8470-8474.

Labandeira, C. C.; Dilcher, D. L.; Davis, D. R. y Wagner, D. R. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91: 12278-12282.

Labandeira, C. C.; Nufio, C.; Wing, S. y Davis, D. 1995. Insect feeding strategies from the Late Cretaceous Big Cedar Ridge flora: comparing the diversity and intensity of Mesozoic herbivory with the present. *Geological Society of America*, Abstracts with Programs, 27: 447.

Labandeira, C. C.; Wilf, P.; Johnson, K.R. y Marsh, F. 2002a. Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils (Version 2002). Washington, D.C., Smithsonian Institution.

Labandeira, C. C.; Johnson, K. R. y Wilf, P. 2002b. Impact of the terminal Cretaceous event on plant-insect associations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 2061-2066.

Labandeira, C. C.; Johnson, K. R. y Lang, P. 2002c. Preliminary assessment of insect herbivory across the Cretaceous-Tertiary boundary: Major extinction and minimum rebound. 297-327. *En*: Hartman, J. H., Johnson, K. R., Nichols, D. J. (eds.). The Hell Creek Formation of the northern Great Plains: Boulder, Colorado. *Geological Society of America, Special Paper*, 361.

Labandeira, C. C.; Wilf, P.; Johnson, K. R. y Marsh, F., 2007. Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils (Version 3.0–Spring 2007). Washington, D.C., Smithsonian Institution, 26 p.

Lang, P. J. 1996. [Fossil evidence for patterns of leaf-feeding from the late Cretaceous and early Tertiary]. Tesis Doctoral, Royal Holloway, Universidad de Londres. 356 p.

Lang, P. J.; Scott, A. C. y Stephenson, J. 1995. Evidence of plant-arthropod interactions from the Eocene Branksome Sand Formation, Bournemouth, England: introduction and description of leaf mines. *Tertiary Research*, 15: 145-174.

Latorre, C.; Quade, J. y McIntosh, W. C. 1997. The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146: 83-96.

Lesquereux, L. 1892. The flora of the Dakota Group. *US Geological Survey Monograph*, 17, 400 p.

Lewis S. E. 1969. Lepidopterous larval-mining of an oak leaf from the Latah Formation (Miocene) of Eastern Washington. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 1210-1211.

- Lewis, S. E. 1976. Lepidopterous feeding damage of live oak leaf (*Quercus convexa* Lesquereux) from the Ruby River Basin (Oligocene) of southwestern Montana. *Journal of Paleontology*, 50: 345-346.
- Lewis, S. E. 1994. Evidence of leaf-cutting bee damage from the Republic sites (Middle Eocene) of Washington. *Journal of Paleontology*, 68: 172-173.
- Lewis, S. E. y Carroll, M. A. 1991. Coleopterous eggs deposition on alder leaves from the Klondike Mountain Formation (middle Eocene), northeastern Washington. *Journal of Paleontology*, 65: 334-335.
- Lewis, S. E. y Carroll, M. A. 1992. Coleopterous egg deposition on an alder leaf from the John Day Formation (Oligocene), north-central Oregon. *Occasional Papers in Paleobiology St. Cloud State University*, 6: 1-4.
- Liebhold A.M.; Volney W. J. A. y Schorn H. E. 1982. An unidentified leaf mine in fossil *Mahonia reticulata* (Berberidaceae). *The Canadian Entomologist*, 114: 455-456.
- LoBue, D. J. 2010. [Ichnotaxonomic assessment of Mazon Creek area trace fossils, Illinois, USA] Tesis Doctoral, Universidad de Kansas.
- Magalhães, N.; Ferreira, L. B.; Leitão, G. y Mantovani, A. 2012. Effects of leaf herbivory on the bromeliad *Aechmea blanchetiana*: a study of selective feeding by the scraper *Acentroptera pulchella*. *Acta Botanica Brasilica*, 26: 944-952.
- Maheshwari, H. K. y Bajpai, U. 1990. Trace fossils from Permian Gondwana of Rajmahal Hills. *Geophytology*, 20: 45-47.
- Maia, V. C. 2013. Insect galls of São Tomé das Letras (MG, Brazil). *Biota Neotropica*, 13(4): 164-189.

- Maia, V. C. 2014. Insect galls of Itamonte (Minas Gerais, Brazil): characterization and occurrence. *Biota Neotropica*, 14(1): 1-17.
- Maia, V. C. y Carvalho-Fernandes, S. P. 2016. Insect galls of a protected remnant of the Atlantic Forest tableland from Rio de Janeiro State (Brazil). *Revista Brasileira de Entomologia*, 60(1): 40-56.
- Maia, V. C., Telles Cardoso, L. J., Alvarenga Braga, J. M. 2014. Insect galls from Atlantic Forest areas of Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil: characterization and occurrence. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão (Nova Série)*, 33:47-129.
- Malizia, D. C.; Strecker, M.; Herbst, R. y Carrión, M. 1990. La Formación El Morterito (Neógeno, Sierras Pampeanas): características sedimentológicas y paleogeográficas. *Tercera Reunión Argentina de Sedimentología*, Actas, 175-180.
- Mamay, S. H. 1960. *Padgettia*, a new genus based on fertile neuropteroid foliage from the Permian of Texas. *The Palaeobotanist*, 9:53-57.
- Mani, M. S. 1964. *The ecology of plant galls*. Junk, The Hague, 434 p.
- Marshall, L. G.; Butler, R. F.; Drake, R. E.; Curtis, G. H. y Tedford, R. H. 1979. Calibration of the great American interchange. *Science*, 204(4390): 272-279.
- Marshall, L. G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the valle de Santa María and río Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Museum of Natural History*, 9: 1-80
- Martins-Neto, R. G, 1989. Novos insectos Terciarios do Estado de Sao Paulo. *Revista Brasileira de Geociencias*, 19: 375-386.
- Mauri, E., 1948. Observaciones geológicas en el sudoeste de la Provincia de Salta, Y.P.F. Informe inédito. Buenos Aires.

- Mautino, L. R. 2010. [Palinofloras de las formaciones San José y Chiquimil (Mioceno medio y superior), Noroeste de Argentina]. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina, 444 p.
- McDonald, C. M.; Francis, J. E.; Compton, S. G. A.; Haywood, A.; Ashworth, A. C.; Hinojosa, L. F. y Smellie, J. 2007. Herbivory in Antarctic fossil forests: evolutionary and palaeoclimatic significance. *U.S. Geological Survey and The National Academies*, Extended Abstract 059: 1-4.
- McKenna, D. D.; Sequeira, A. S.; Marvaldi, A. E. y Farrell, B. D. 2009. Temporal lags and overlap in the diversification of weevils and flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106:7083-7088.
- McLoughlin, S. 2011. New records of leaf galls and arthropod oviposition scars in Permian–Triassic Gondwanan gymnosperms. *Australian Journal of Botany*, 59(2): 156-169.
- McLoughlin, S.; Martin, S. K. y Beattie, R. 2015. The record of Australian Jurassic plant–arthropod interactions. *Gondwana Research*, 27(3): 940-959.
- Merritt, R. W. y Cummins, K. W. 1984. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall/Hunt Publ. Co., Dubuque, IA.
- Merritt, R. W. y Cummins, K. W. 1996a. Trophic relationships of macroinvertebrates. En: Hauer, F.R., Lamberti, G.A. (Eds.), *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, San Diego, CA, p. 453-474.
- Merritt, R. W. y Cummins, K. W. 1996b. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, third ed. Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, IA.

- Miserendino F., y Díaz, J. 1988. Nuevas consideraciones sobre la edad y correlaciones del Grupo Payogastilla (Terciario superior - Provincia de Salta). *V Congreso Geológico Chileno*. Actas II c: 69-86.
- Moisan, P.; Labandeira, C. C.; Matushkina, N. A.; Wappler, T.; Voigt, S. y Kerp, H. 2012. Lycopsid–arthropod associations and odonatopteran oviposition on Triassic herbaceous Isoetites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 344: 6-15.
- Montoya, P.; Peñalver, E.; Ruiz-Sanchez, F. J.; Santisteban, C.; Alcalá, L.; Belinchón, M. y Lacomba, J. I. 1996. Los yacimientos paleontológicos de la cuenca terciaria continental de Rubielos de Mora (Aragón). *Revista Española de Paleontología*, n° extra: 215-224.
- Morton, L. S. y Herbst, R. 2003. nuevos moluscos de las formaciones San José y Chiquimil (Mioceno) del valle de Santa María (Catamarca y Tucumán), Argentina. *Ameghiniana*, 40: 205-216.
- Müller, A. H. 1982. Über Hyponome fossiler und rezenter Insekten, erster Beitrage *Freiberger Forschungshefte (C)*, 366: 7-27.
- Muruaga, C. M. 1998. [Estratigrafía y Sedimentología del Terciario Superior de la Sierra de Hualfín, entre las localidades de Villavil y San Fernando, Provincia de Catamarca]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, UNT., Argentina.
- Muruaga, C. M. 2001. Estratigrafía del Miembro El Jarillal (Formación Chiquimil, Mioceno superior), la Sierra de Hualfín, Catamarca. *Acta Geológica Lilloana*, 18(2): 265-280.
- Na, Y.; Sun, C.; Li, T. y Li, Y. 2014. The insect oviposition firstly discovered on the Middle Jurassic Ginkgoales leaf from Inner Mongolia, China. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 88(1): 18-28.

- Needham J. G.; Frost S. W. y Tothill J. D. 1928. *Leaf-Mining Insects*. Williams and Wilkins, Baltimore, 351 pp.
- Nieves-Andrey, J. L. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín SEA*, 23: 3-12.
- Opler, P. A. 1973. Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate the age of some insect-plant relationships. *Science*, 179: 1321-1323.
- Opler, P. A. 1982. Fossil leaf-mines of *Bucculatrix* (Lyonetiidae) on *Zelkova* (Ulmaceae) from Florissant, Colorado. *Journal of the Lepidopterists Society*, 36: 145-147.
- Ortíz, D.; Aráoz, R. y Alderete, C. 2011. Lista sistemática de las aves de la reserva experimental horco molle, Provincia de Tucumán, Argentina. *Nótulas Faunísticas*, Segunda Serie, 62: 1-5.
- Paik, I. S.; Kim, H. J.; Kim, K.; Jeong, E. -K.; Kang, H. C.; Lee, H. I. y Uemura, K. 2012. Leaf beds in the Early Miocene lacustrine deposits of the Geumgwangdong Formation, Korea: occurrence, plant-insect interaction records, taphonomy and palaeoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 170: 1-14.
- Patra, B. y Bera, S. 2007. Herbivore damage to ferns caused by a chrysomelid beetle from Lower Gangetic Plains of West Bengal, India. *American Fern Journal*, 97:19-29.
- Peirano, A. 1956. Observaciones generales sobre la tectónica y los depósitos terciarios del cuadrángulo 26 S, 64 30'O, 28 30'S, 67 E0 en el Noroeste Argentino. *Acta Geológica Lilloana*, 1: 1-60.
- Pemberton S. G. y MacEachern J. A. 2013. History of Ichnology: The Origins of Trace Fossil Taxonomy and the Contributions of Joseph F. James and Walter H. Häntzschel. *Ichnos*, 20(4): 181-194.

- Peñalver, E. 1997. Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debido a orugas. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 19: 29-33.
- Peñalver, E. y Delclòs, X. 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuencas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes-Alcorta, Castellón). p. 149-152. *En*: Calvo, J. P. y Morales, J. (eds.). *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*, Madrid.
- Peñalver, E. y Delclòs, X. 2004. Insectos del Mioceno inferior de Ribersalbes (Castellón, España). Interacciones planta-insecto. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 12: 69-95.
- Peñalver, E. y García-Gimeneo, V. 2006. *Ostroacizzia soriae* sp. nov. a new Miocene psyllid (Insecta, Hemiptera, Psyllidae) from Dominican amber. *Estudios Geológicos*, 62: 199-204.
- Petrulevičius, J. F.; Wappler, T.; Nel, A. y Rust, J. 2011. The diversity of Odonata and their endophytic ovipositions from the Upper Oligocene Fossilagerstätte of Rott (Rhineland, Germany). *ZooKeys*, 130: 67-89.
- Petrulevičius, J. F.; Varela, A. N.; Iglesias, A.; Zamuner, A. B. y Poiré, D. G. 2014. First Cenomanian record of insects in the Southern Hemisphere, with Perforissidae (Fulgoroidea) and Cupedidae (Coleoptera) from Southern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, 51: 174-185.
- Pinheiro, E. R.; Iannuzzi, R. y Tybusch, G. P. 2012. Specificity of leaf damage in the Permian “*Glossopteris* Flora”: a quantitative approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 174: 113-121.

- Pinheiro, E. R.; Gallego, J.; Iannuzzi, R., y Cúneo, R. 2015. First report of feeding traces in Permian *Botrychiopsis* leaves from western Gondwana. *Palaios*, 30(8): 613-619.
- Pinheiro, E. R.; Iannuzzi, R., y Duarte, L. D. 2016. Insect herbivory fluctuations through geological time. *Ecology*, 97(9): 2501-2510.
- Popa, M. E. y Zaharia, A. 2011. Early Jurassic ovipositories on bennettitalean leaves from Romania. *Acta Palaeontologica Romaniae*, 7: 285-290.
- Potonié, H. 1893. Die Flora des Rotliegende von Thuringen. Die Flora des Rotliegenden von Thüringen. *Abhandlungen Koniglichen Preussischen Geologischen Landesanstalt*, 9: 1-298.
- Potonié, R. 1921. Mitteilungen über mazerierte kohlige Pflanzenfossilien. *Zeitschrift für Botanik*, 13: 79-88.
- Pott, C.; Labandeira, C. C.; Krings, M.; y Kerp, H. 2008. Fossil insect eggs and ovipositional damage on bennettitalean leaf cuticles from the Carnian (Upper Triassic) of Austria. *Journal of Paleontology*, 82: 778-789.
- Powell, J. E.; Mulé, P.; Duarte, R.; Ortiz, P.; Sanagua, J. y Muruaga, C. 1998. Mamíferos de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior) de la vertiente occidental de la Sierra de Hualfín, Provincia de Catamarca. *Acta Geológica Lilloana*, 18(1): 178-186.
- Prevec, R.; Labandeira, C. C.; Neveling, J.; Gastaldo, R. A.; Looy, C. y Bamford, M. 2008. A portrait of a Gondwanan ecosystem: a new Late Permian locality from KwaZulu-Natal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156(3): 454-493.
- Price, W. P.; Fernandes, W. G.; Lara F. C. F.; Brawn J.; Barrios, H.; Whright, M. G.; Ribeiro, S. P. y Rothcliff, N. 1998. Global patterns in local number of insect galling species. *Journal of Biogeography*, 25: 581-591.

- Prokop, J.; Wappler, T.; Knor, S. y Kvaček, Z. 2010. Plant-Arthropod Associations from the Lower Miocene of the Most Basin in Northern Bohemia (Czech Republic): A Preliminary Report. *Acta Geologica Sinica* (English edition), 84(4): 903-914.
- Ramírez, L.; Lara, M. y Robledo, J. M. 2015. Primer registro de insectos fósiles del Mioceno en Argentina. *III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del centro y Norte de Argentina*, Ameghiniana, Suplemento, Resúmenes, p. 27
- Riggs, E. S. y Patterson, B. 1939. Stratigraphy of Late-Miocene and Pliocene deposits of the Province of Catamarca (Argentina) with notes on the faunae. *Physis*, 14: 143-162.
- Robledo, J. M.; Sarzetti, L. C. y Anzótegui, L. M. 2013. Minaciones y Agallas en impresiones fósiles de *Schinus herbstii* Anzótegui (Mioceno Superior) Salta, Argentina. *XIX Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste*. CE-061.
- Robledo, J. M.; Anzótegui, L. M. y Sarzetti, L. C. 2014. Diversidad de las asociaciones planta-insecto del Mioceno en el NOA de Argentina. *XX Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste*. CE-035
- Robledo, J. M.; Sarzetti, L. C. y Anzótegui, L. M. 2015. Phytophagy on fossil ferns from Argentina (Palo Pintado Formation, Late Miocene): a review of their fossil record and ichnotaxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 18(2): 225-238.
- Robledo, J. M.; Sarzetti, L. C. y Anzótegui, L. M. 2016. New records and ichnospecies of linear leaf mines from the late Miocene-Pliocene from Argentina and the establishment of leaf-mining ichnotaxobases. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 122(3): 73-88.

Romero, E. J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 73: 449-461.

Rozefelds, A. C. 1985. The first records of fossil leaf mining from Australia. *En: Hornibook Symposium, 1985, extended abstracts. New Zealand Geological Survey Record*, 9: 80-81.

Rozefelds, A. C. 1988. Insect leaf mines from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia. *Alcheringa*, 12: 1-6.

Rozefelds, A. C. y Sobbe, I. 1987. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich Coal Measures of southeastern Queensland, Australia. *Alcheringa*, 11: 51-57.

Sarjeant, W. A. S. 1979. Code for trace fossil nomenclature. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 28: 147-167.

Sarjeant, W. A. S. y Kennedy, W.J. 1973. Proposal of a Code for the nomenclature of trace fossils. *Canadian Journal of Earth Science*, 10: 460-475.

Sarzetti, L. 2010. [Análisis icnológico de las asociaciones planta-insecto de la taoflora de Río Pichileufú (Eoceno medio, Río Negro)]. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina. 345 p.

Sarzetti, L. C.; Labandeira, C. C. y Genise, J. F. 2008. A leafcutter bee trace fossil from the Middle Eocene of Patagonia, Argentina and a review of megachilid (Hymenoptera) Ichnology. *Palaeontology*, 51: 933-941.

Sarzetti, L. C.; Labandeira, C. C.; Wilf, P.; Muzón, J.; Cúneo, R. N.; Johnson, K. R. y Genise, J. F. 2009. Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus *Paleoovoidus* and implications for behavioral stasis. *Journal of Paleontology*, 83: 431-447.

- Schachat, S. R. y Labandeira, C. C. 2015. Evolution of a complex behavior: the origin and initial diversification of foliar galling by Permian insects. *The Science of Nature*, 102(3-4): 1-8.
- Schachat, S. R.; Labandeira, C. C.; Gordon, J.; Chaney, D.; Levi, S.; Halthore, M. N. y Alvarez, J. 2014. Plant-insect interactions from early Permian (Kungurian) Colwell Creek Pond, north-central Texas: the early spread of herbivory in riparian environments. *International Journal of Plant Sciences*, 175(8), 855-890.
- Schachat, S. R.; Labandeira, C. C. y Chaney, D. S. 2015. Insect herbivory from early Permian Mitchell Creek Flats of north-central Texas: Opportunism in a balanced component community. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440: 830-847.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A. y Dicke, M. 2005. *Insect-plant biology*. Segunda edición, Oxford University Press, 399 p.
- Schowalter, T. D. 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic Press. 572 p.
- Scott, A. C. 1977. Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain. *Palaeontology*, 20(1): 59-68.
- Scott, A. C. 1991. Evidence for plant-arthropod interactions in the fossil record. *Geology Today*, Volume 7: 58-61.
- Scott, A. C. y Taylor, T. N. 1983. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review*, 49: 259-307.
- Scott, A. C. y Paterson, S. 1984. Techniques for the study of plant/arthropod interactions in the fossil record. *Geobios, Mémoire Spécial* 8: 449-455.

Scott, A. C. y Titchener, F. R. 1999. Techniques in the study of plant-arthropod interactions. p. 310-315. En: Jones, T. P. y Rowe, N. P. (eds.). *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. Geological Society, London.

Scott, A. C.; Stephenson, J. y Chaloner, W. 1992. Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Serie B, 335: 129-165.

Scott, A. C.; Stephenson, J. y Collinson, M. E. 1994. The fossil record of leaves with galls. p. 447-470, En: Williams, M. J. A. (ed.). *Plant Galls. Organisms, Interactions, Populations*. Systematics Associations Special Vol. 49. Clarendon Press, Oxford.

Scott, A. C.; Anderson, J. M. y Anderson, H. M. 2004. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa. *Journal of the Geological Society*, London, 161: 401-410.

Scudder, S. H. 1886. Systematic review of fossil insect. *Bulletin of the United States Geological Survey*, 5: 9-129.

Sethi, A.; McAuslane, H. J.; Alborn, H. T.; Nagata R. T. y Nuessly, G. S. 2008. Romaine lettuce latex deters feeding of banded cucumber beetle: a vehicle for deployment of biochemical defenses. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128: 410-420.

Slater, B. J.; McLoughlin, S.; y Hilton, J. 2012. Animal-plant interactions in a middle Permian permineralised peat of the Bainmedart Coal Measures, Prince Charles Mountains, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 363: 109-126.

- Smith, D. M. 2008. A comparison of plant-insect associations in the middle Eocene Green River Formation and the Upper Eocene Florissant Formation and their climatic implications. *Geological Society of America Special Papers*, 435: 89-103.
- Sohn, J. C.; Labandeira, C.; Davis, D. y Mitter, C. 2012. An annotated catalog of fossil and subfossil Lepidoptera (Insecta: Holometabola) of the world. *Zootaxa*, 3286: 1-132.
- Srivastava, A. K. 1987. Lower Barakar flora of Raniganj Coalfield and insect/plant relationship. *The Palaeobotanist*, 36: 138-142.
- Srivastava, A. K. y Srivastava, G. P. 1996. Insect gall impression on fossil angiosperm leaf. *Geophytology*, 26: 95-97.
- Srivastava, A. K.; Abbas, S. R.; Mehrotra, R. C. y Srivastava, R. 2000. Cecidomyiid leaf galls in Palaeocene leaves from north-eastern India. *Acta Paleobotanist*, 40: 43-47.
- Stephenson J. 1991. [Evidence of plant/insect interactions in the Late Cretaceous and Early Tertiary]. Tesis Doctoral, Universidad de Londres, Londres, 378 pp.
- Stephenson, J. y Scott, A. C. 1992. The geological history of insect-related plant damage. *Terra Nova*, 4: 542-552.
- Stone, G. N. y Schönrogge, K. 2003. The adaptative significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 512-522.
- Stone, G. N.; Ham van der, R. W. J. M y Brewer, J. G. 2008. Fossil oak galls preserve ancient multitrophic interactions. *Proceedings of the Royal Society, Serie B*, 275: 2213-2219.
- Straus, A. 1977. Gallen, Minen und andere Fraßspuren im Pliokän von Willershauen am Harz. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg*, 113: 43-80.

Strecker M. R.; Cervený, P.; Bloom, A. L. y Malizia, D. 1989. Late Cenozoic tectonism and landscape development in the foreland of the Andes: Northern Sierras Pampeanas, Argentina. *Tectonics*, 8: 517-34

Strong, D.R. 1977. Rolled-leaf hispine beetles (Chrysomelidae) and their Zingiberales host plants in Middle America. *Biotropica*, 9:156-169.

Strong, D. R.; Lawton, J. H. y Southwood, R. 1984. *Insects on plants*. Blackwell, Oxford, 313 p.

Stull, G. W.; Labandeira, C. C.; Dimichele, W. A. y Chaney, D. S. 2013. The “seeds” on *Padgettia readi* are insect galls: reassignment of the plant to *Odontopteris*, the gall to *Ovofoligallites* n. gen., and the evolutionary implications thereof. *Journal of Paleontology*, 87(02), 217-231.

Su, T.; Adams, J. M.; Wappler, T.; Huang, Y. J.; Jacques, F. M.; Liu, Y. S. C. y Zhou, Z. K. 2015. Resilience of plant-insect interactions in an oak lineage through Quaternary climate change. *Paleobiology*, 41(01), 174-186.

Sunderlin, D.; Loope, G.; Parker, N. E. y Williams, C. J. 2011. Paleoclimatic and Paleoecological implications of a Paleocene–Eocene fossil leaf assemblage, Chickaloon Formation, Alaska. *Palaios*, 26(6): 335-345.

Taylor, T. N. y Scott, A. C. 1983. Interactions of plants and animals during the Carboniferous. *BioScience*, 33: 488-493.

Taylor, T. N. y Taylor, E. L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall, 982 p.

Taylor, T. N.; Taylor, E. L. y Krings, M. 2009. *Paleobotany the Biology and evolution of fossil plants*. Second edition. p 999. Elsevier Inc.

- Trout, M. K.; Labandeira, C. C. y Chapman, R. E., 2000. A morphometric analysis of insect damage on *Neuropteris* and implications for Paleozoic herbivory. *Geological Society of America*, Abstracts with Programs, 32: 219-220.
- Turner, J. C. 1973. Descripción geológica de la hoja 11d, Laguna Blanca: provincia de Catamarca; Carta geológico-económica de la República Argentina; escala 1: 200000. *Servicio Nacional Minero Geológico*, Boletín 142, 72 p.
- Valverde, P. L.; Fornoni, J. y Núñez-Farfán, J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *Journal of Evolutionary Biology* 14: 424-432
- Van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A. y Schmeißner, S. 1999. Fossil insect eggs on Lower Jurassic plant remains from Bavaria (Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152: 215-223.
- Vasilenko, D. V. 2005. Damages on Mesozoic Plants from the Transbaikalian Locality Chernovskie Kopi. *Paleontological Journal*, 39: 54-59.
- Vasilenko, D. V. 2006. Margin feeding damage on the leaves of Conifers and Ginkgoales from the Mesozoic of Transbaikalia. *Paleontological Journal*, 40: 53-55.
- Vasilenko, D. V. 2007a. Feeding Damage on Upper Permian Plants from the Sukhona River. *Paleontological Journal*, 41: 87-90.
- Vasilenko, D. V. 2007b. [Evidence of terrestrial arthropod and plant interaction from the Upper Mesozoic of Asia] Tesis Doctoral, Moscow State Forest University, Moscú.
- Vasilenko, D. V. 2008. Insect on aquatic leaves *Quereuxia* from the Upper Cretaceous of the Amur Region. *Paleontological Journal*, 42: 514-521.

Vassilenko, D. V. 2011. The first record of endophytic insect oviposition from the Tatarian of European Russia. *Paleontological Journal*, 45(3): 333-334.

Vasilenko, D. V. y Maslova, N. P. 2015. Columnar galls on *Platimeliphyllum snatolense* N. Maslova (Angiospermae) leaves from the Upper Paleocene of Western Kamchatka Peninsula. *Paleontological Journal*, 49(5): 552-558.

Vasilenko, D. V. y Rasnitsyn, A. P. 2007. Fossil oviposition of dragonflies: review and interpretation. *Paleontological Journal*, 41: 1156-1161.

Vjalov, O. S. 1975. The fossil traces of nourishment of the insect. *Collections of Paleontological Papers*, 12: 147-155 (en Ruso).

Waggoner, B. M. 1999. Fossil oak leaf galls from the Stinking Water paleoflora of Oregon (middle Miocene). *PaleoBios*, 19: 8-14.

Waggoner, B. M. y Poteet, M. F. 1996. Unusual leaf oak gall from the middle Miocene of Northwestern Nevada. *Journal of Paleontology*, 70: 1080-1084.

Wang, J.; Labandeira, C. C.; Zhang, G.; Bek, J. y Pfefferkorn, H. W. 2009. Permian *Circulipuncturites discinisporis* Labandeira, Wang, Zhang, Bek et Pfefferkorn gen. et spec. nov. (formerly *Discinispora*) from China, an ichnotaxon of a punch-and-sucking insect on Noeggerathialean spores. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 156(3): 277-282.

Wappler, T. 2010. Insect herbivory close to the Oligocene-Miocene transition-a quantitative analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 292(3): 540-550.

Wappler, T. y Denk, T. 2011. Herbivory in early Tertiary Arctic forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 310(3): 283-295.

- Wappler, T. y Engel, M. 2003. The Middle Eocene bee Faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of Paleontology*, 77: 908-921.
- Wappler, T.; Currano, E. D.; Wilf, P.; Rust, J. y Labandeira, C. C. 2009. No post-Cretaceous ecosystem depression in European forests? Rich insect-feeding damage on diverse middle Palaeocene plants, Menat, France. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 276: 4271-4277
- Wappler, T.; Labandeira, C. C.; Rust, J.; Frankenhäuser, H. y Wilde, V. 2012. Testing for the effects and consequences of mid Paleogene climate change on insect herbivory. *PLoS One*, 7(7): e40744.
- Wappler, T.; Kustatscher, E. y Dellantonio, E. 2015. Plant–insect interactions from Middle Triassic (late Ladinian) of Monte Agnello (Dolomites, N-Italy)—initial pattern and response to abiotic environmental perturbations. *PeerJ*, 3, e921.
- Wedmann, S.; Wappler, T. y Engel, M. 2009. Direct and indirect fossil records of megachilid bees from the Paleogene of Central Europe (Hymenoptera. Megachilidae). *Naturwissenschaften*, 96: 703-712.
- Wilf, P. 2008. Insect damaged fossil leaves record food web response to ancient climate change and extinction. *New Phytologist*, 486-502.
- Wilf, P. y Labandeira, C. C. 1999. Plant-insect associations respond to Paleocene-Eocene warming. *Science*, 284: 2153-2156.
- Wilf, P.; Labandeira, C. C.; Kress, W. J.; Staines, C. L.; Windsor, D. M.; Allen, A. L. y Johnson, K. R. 2000. Timing the radiations of the leaf beetles: hispines on gingers from Latest Cretaceous to Recent. *Science*, 289: 291-294.

Wilf, P.; Labandeira, C. C.; Johnson, K. R.; Coley, P. D. y Cutter, A. D. 2001. Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 6221-6226.

Wilf, P.; Cúneo, N. R.; Johnson, K. R.; Hicks, F. J.; Wing, S. L. y Obradovich, J. D. 2003. High Plant Diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science*, 5616: 122-125.

Wilf, P.; Labandeira, C. C.; Johnson, K. R. y Cúneo, R. N. 2005a. Richness of plant-insect associations in Eocene Patagonia: A legacy for South American biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 25: 8944-8948.

Wilf, P.; Johnson, K. R.; Cúneo, R. N.; Smith, M. E.; Singer, B. S. y Gandolfo, M. A. 2005b. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *The American Naturalist*, 165: 643-650.

Wing, S. L.; Herrera, F.; Jaramillo, C. A.; Gómez-Navarro, C.; Wilf, P. y Labandeira, C. C. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(44): 18627-18632.

Winkler, I. S. 2008. [Patterns of Diversification in Phytophagous Insects: Phylogeny and Evolution of Phytomyza Leaf-mining Flies (Diptera: Agromyzidae)], Tesis Doctoral, Universidad de Maryland, Estados Unidos.

Winkler, I. S.; Labandeira, C. C.; Wappler, T. y Wilf, P. 2010. Distinguishing Agromyzidae (Diptera) leaf mines in the fossil record: New taxa from the Paleogene of North America and Germany and their evolutionary implications. *Journal of Paleontology*, 84: 935-954.

Wittlake, E. B. 1969. Fossil phylloxerid plant galls from the Lower Eocene. *Arkansas Academy of Science Proceedings*, 23: 164-167.

Zaia, D. G. 2004. *Explorando la Reserva de Horco Molle. Una guía para guardafaunas, personal y visitantes de la Reserva Experimental Horco Molle (REHM)*. Facultad de Ciencias Naturales e IML Universidad Nacional de Tucumán.

Zalucki, M. P.; Brower, L. P. y Alonso, A. 2001a. Detrimental effects of latex and cardiac glycosides on survival and growth of first-instar monarch butterfly larvae *Danaus plexippus* feeding on the sandhill milkweed *Asclepias humistrata*. *Ecological Entomology*, 26: 212-24

Zalucki, M. P. y Malcolm, S. B. 1999. Plant latex and first-instar monarch larval growth and survival on three North American milkweed species. *Journal of Chemical Ecology*, 25: 1827-1842.

Zalucki, M. P.; Malcolm, S. B.; Paine, T. D.; Hanlon, C. C; Brower, L. P y Clarke, A. R. 2001b. It's the first bites that count: survival of first-instar monarchs on milkweeds. *Austral Ecology*, 26: 547-55.

Zhang, Y.; Adams, J. y Zhao, D. 2011. Does insect folivory vary with latitude among temperate deciduous forests?. *Ecological Research*, 26(2): 377-383.

Zherikhin, V. V. 2002a. Insect trace fossil. En: Rasnitsyn, A. P. y Quicke, D. L. J. (eds.). p. 303-324. *History of insects*. Kluwer, Dordrecht.

Zherikhin, V. V. 2003. Insect trace fossils; their diversity, classification, and scientific importance. *Acta zoologica cracoviensia*, 46 (suppl. – Fossil Insects): 59-66.

ANEXO

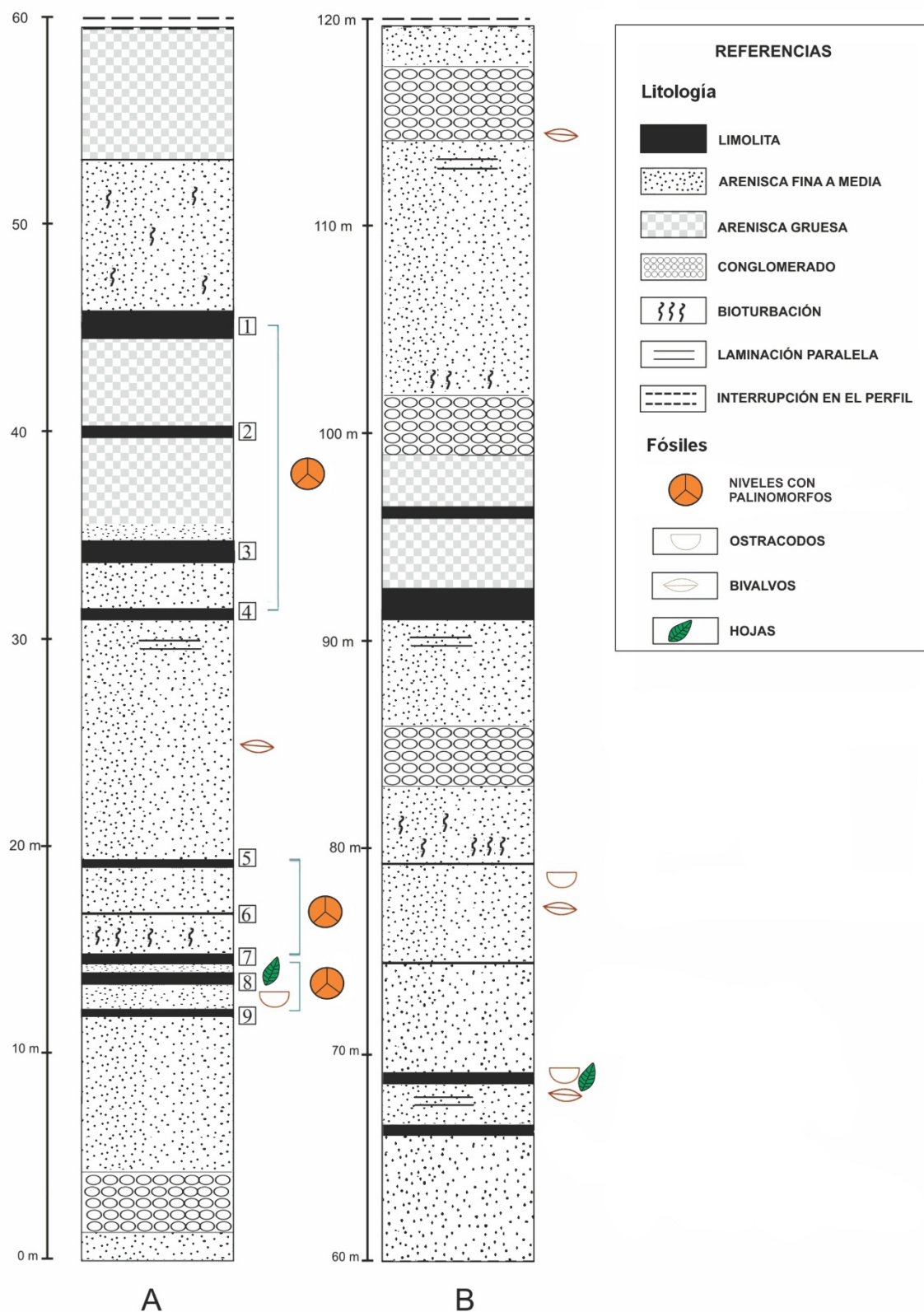


Gráfico 1: Perfil de la Formación San José. Editado de Mautino, 2010

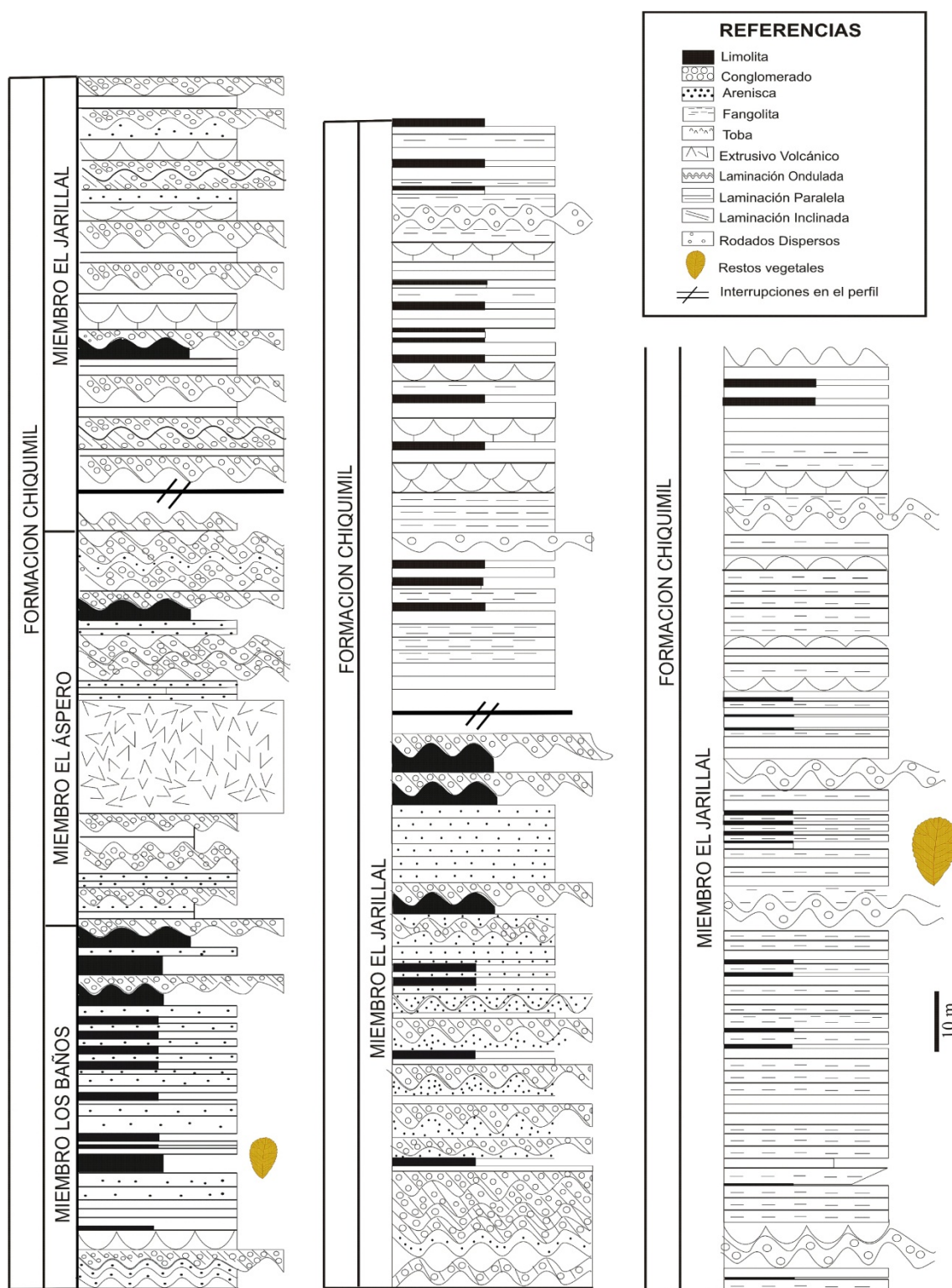


Gráfico 2: Perfil de la Formación Chiquimil. Tomado de Anzótegui, 2006

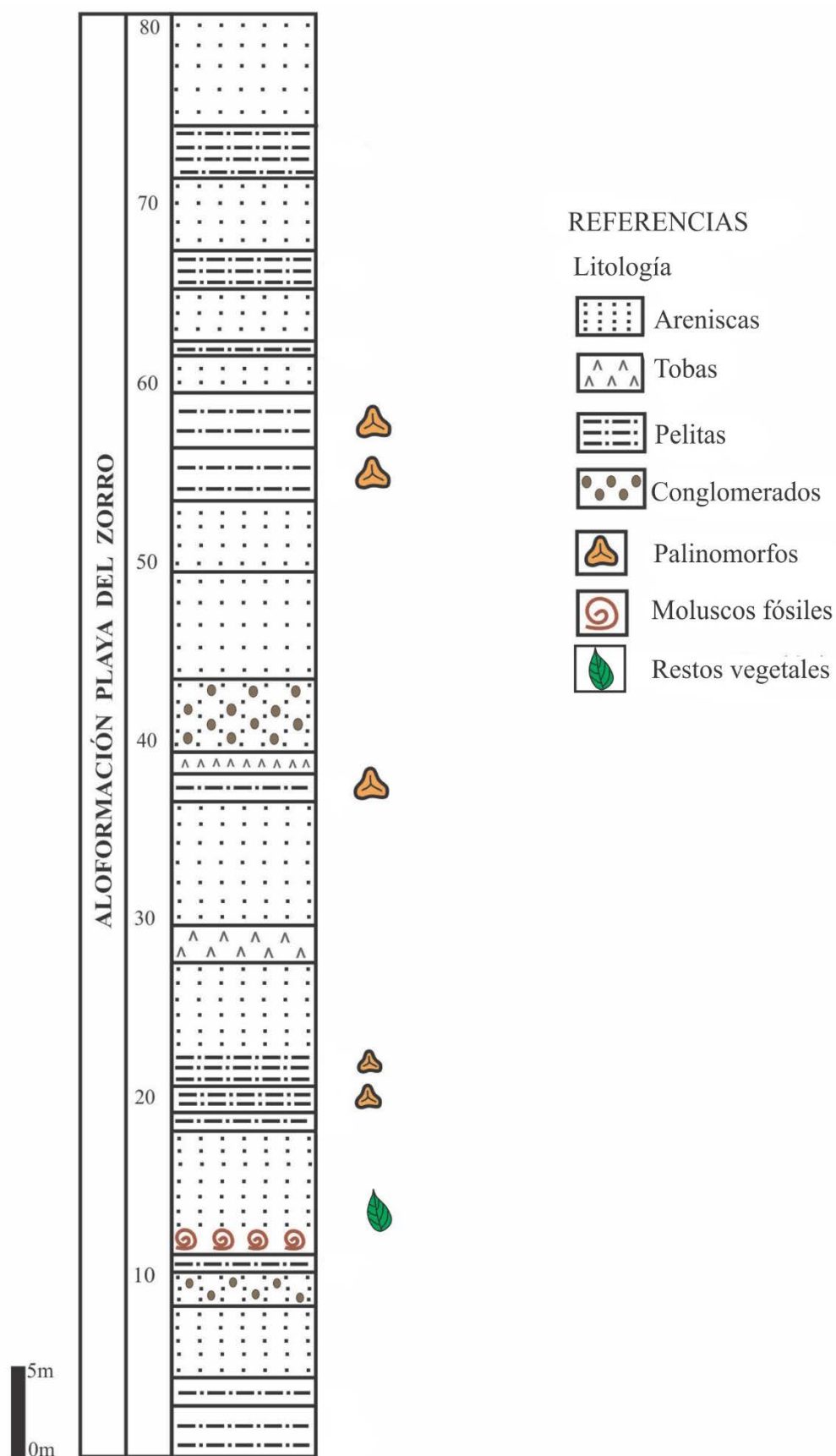


Gráfico 3: Perfil de la Aloformación Playa del Zorro. Editado de Horn, 2014

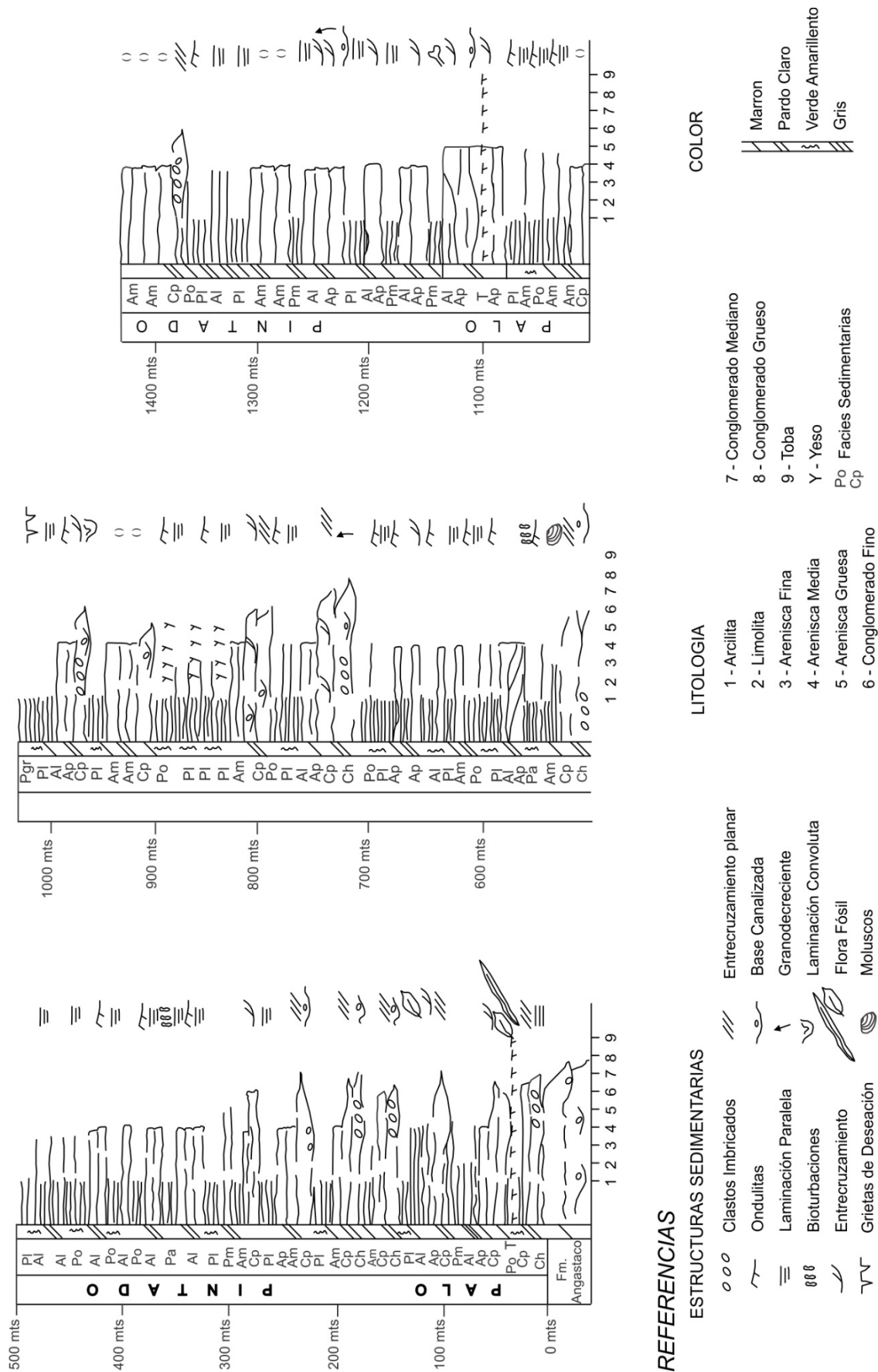


Gráfico 4: Perfil de la Formación Palo Pinto. Editado de Galli et al., 2011