

Evidencias de lesiones foliares en plantas fósiles de dos yacimientos de la Patagonia argentina

Aquino, Valeria^{1*}; M. Josefina Aris^{2*}; Hugo A. Carrizo^{3*}

¹ Universidad Nacional de Salta, Facultad de Ciencias Naturales. Avda. Bolivia 5150, (A4408FVY) Salta, Argentina. val023@hotmail.com

² Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta (CIUNSa). Instituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados (IEBI), Universidad Nacional de Salta. Salta, Argentina. jaris@unsa.edu.ar

³ Fundación Miguel Lillo. Instituto de Paleontología. Sección Paleobotánica. Miguel Lillo 251 (T4000JFE). San Miguel de Tucumán, Argentina. hugocarrizo5@yahoo.com.ar* El orden de los autores es alfabético.

► **Resumen** — Se dan a conocer diferentes tipos de lesiones en hojas fósiles coleccionadas en los yacimientos ubicados en la Patagonia argentina, en las localidades de Bajo de La Leona (Pérmico Temprano tardío) y Laguna del Hunco (Eoceno Temprano) de las provincias de Santa Cruz y Chubut respectivamente. En los ejemplares foliares pérmicos se reconocieron escisiones no marginales, esqueletonizaciones, oviposiciones, picaduras y probables manchas fúngicas, mientras que en las especies eocenas se identificaron escisiones marginales, no marginales, esqueletonizaciones y manchas fúngicas (una de ellas corroborada por la existencia de esporas fósiles asociadas a la muestra). En ambos yacimientos se infirió la presencia de los posibles órdenes de insectos productores de los daños identificados. Asimismo, para el yacimiento pérmico se propuso la estructura vertical de la comunidad de los probables insectos responsables de los daños foliares.

Palabras clave: Lesiones foliares, Pérmico Temprano tardío, Eoceno Temprano, Bajo de La Leona, Laguna del Hunco, Patagonia argentina.

► **Abstract** — “Leaf lesions evidences in fossil plants in two deposits of Argentinian Patagonia”. Different types of lesions in fossil leaves collected in deposits of the Argentine Patagonia, at the localities of Bajo de La Leona (late Early Permian) and Laguna del Hunco (Early Eocene) in Chubut and Santa Cruz provinces, respectively, are presented here. In Permian leaf specimens were recognized non marginal feedings, skeletonizations, oviposition, bites and probable fungal spots, while in the Eocene species were identified marginal and non-marginal feedings, skeletonizations and fungal spots (one of them was confirmed by the presence of fungal spores associated with the sample). For both deposits the presence of possible orders of producers identified insect damage was inferred. An approximation of the vertical structure of the insect community responsible for the leaf damages was performed for the Permian deposits.

Keywords: Leaf damage, late Early Permian, Early Eocene, Bajo de La Leona, Laguna del Hunco, Argentine Patagonia.

INTRODUCCIÓN

Los registros paleontológicos demuestran que las interacciones insecto-planta existieron ya en el Paleozoico Temprano, entre los primeros habitantes de ambientes continentales (Horn *et al.*, 2011) y continuaron durante el Fanerozoico hasta la actualidad. Entre otros artículos relacionados, a nivel mundial se pueden mencionar para el Paleozoico los trabajos de Kevan *et al.* (1975), Scott (1977), Castro (1997), Peñalver (1997),

Beck y Labandeira (1998), Gallego *et al.* (2003), Adami-Rodrigues *et al.* (2004), Bolzon *et al.* (2004), Vasilenko (2006), Labandeira y Allen (2007), Prevec *et al.* (2009), Feng *et al.* (2010), McLoughlin (2011), de Souza Pinheiro *et al.* (2012), Slater *et al.* (2012), para el Mesozoico a Scott *et al.* (2004), Banerji (2004), Vasilenko (2005 y 2007), Krassilov (2007), Pott *et al.* (2008), Moisan *et al.* (2012), Edirisooriya y Dharmagunawardhane (2013) y para el Cenozoico a Peñalver (1997), Srivastava *et al.* (2000), Peñalver y Delclós (2004) y Petrulievicius *et al.* (2011).

Asimismo, en Argentina se pueden citar varias evidencias de interacción. En la Patagonia, Wilf *et al.* (2005a) compararon los daños de insectos en floras del Eoceno Temprano coleccionadas en la zona de Laguna del Hunco (noroeste de la provincia de Chubut) con aquellos registrados en diversos yacimientos de América del Norte y, según sus observaciones, encontraron más diversidad de interacción en la paleoflora de la Patagonia que en las norteamericanas. Posteriormente, Sarzetti *et al.* (2008) describieron las primeras evidencias fósiles de la actividad de abejas cortadoras de hojas para el Eoceno Medio de la provincia de Río Negro. Más tarde, Sarzetti y Genise (2009) comentaron que la proporción de especies gallícolas y minadoras en dos sitios del Eoceno Temprano y Medio de la Patagonia estaría relacionada con variaciones climáticas, con alteraciones de humedad y temperatura. También, Sarzetti *et al.* (2009) describieron oviposiciones endofíticas de odonatos en compresiones/impressiones de hojas del Eoceno Temprano en yacimientos de Laguna del Hunco y del Eoceno Medio del área del río Pichileufú (provincia de Río Negro). Cariglino *et al.* (2009) analizaron las primeras evidencias de daños por insectos en la flora de *Glossopteris* de la Formación La Golondrina (provincia de Santa Cruz) mientras que Gallego *et al.* (2014) describieron claros resultados de interacción en gimnospermas de la Formación Río Genoa, Pérmico Inferior de la provincia de Chubut. En esta unidad del Paleozoico Superior los daños observados son alimentación marginal, no marginal, superficial y cicatrices por oviposición. Aquino (2014) describió distintos tipos de lesiones foliares en los yacimientos Bajo de La Leona y Laguna del Hunco y además dio a conocer el primer registro a nivel mundial de picaduras para el género *Sphenophyllum*.

En el norte de Argentina, en las formaciones San José y Palo Pintado del Neógeno de las provincias de Salta y Tucumán, Horn *et al.* (2011) analizaron en impresiones de angiospermas deterioros por interacción insecto-planta e identificaron daños por herbivoría y cicatrices por oviposición.

Robledo y Anzótegui (2012) reconocieron en la megaflore de la Formación Palo Pintado del Mioceno Superior de la provincia de Salta, oviposiciones y una minación. Además, en la misma unidad litoestratigráfica, Robledo y Sarzetti (2012) dieron a conocer los primeros registros de fitofagia en frondes de helechos.

De la investigación bibliográfica se desprende que el estudio de las interacciones insecto-planta en fósiles es una temática reciente tanto en Argentina como en el resto del mundo. Por este motivo, este trabajo tiene como objetivo incrementar y complementar la información preexistente aportando nuevas evidencias de daños en hojas fósiles pertenecientes a dos yacimientos de la Patagonia argentina, Bajo de La Leona (provincia de Santa Cruz) y Laguna del Hunco (provincia de Chubut) del Pérmico Temprano tardío y del Eoceno Temprano respectivamente.

VÍAS DE ACCESO Y MARCO GEOLÓGICO

Las plantas fósiles analizadas fueron extraídas del yacimiento Bajo de La Leona (Pérmico Temprano tardío, provincia de Santa Cruz) y del yacimiento Laguna del Hunco (Eoceno Temprano, provincia de Chubut).

El yacimiento **Bajo de La Leona** se localiza al sur del río Deseado, en el departamento Deseado, ubicado al nor-noreste de la provincia de Santa Cruz. Desde Puerto Deseado, capital del departamento, hay dos opciones para llegar. Una de ellas es dirigirse hacia el Noroeste por la RN N° 281 hasta empalmar en estación Tellier con la RP N° 47 y dirigirse hacia el Sudoeste para continuar luego por la RP N° 87. La otra alternativa es continuar por la RN N° 281 hasta la localidad de Antonio de Biedma y allí desviar hacia el Sur por la RP N° 87, la cual desde la latitud de 48° 02' atraviesa sedimentitas del Paleozoico Superior en las inmediaciones de las estancias Laura y La Golondrina. Pocos kilómetros al sur de la estancia La Golondrina, la RP N° 87 desvía hacia el Oeste hasta empalmar con la RN N° 3 en

estación Tres Cerros, vía que dirigiéndose hacia el Norte nos conduce a los afloramientos del Paleozoico Superior de la estancia La Juanita ubicados ca. 10 km al sur del margen derecho del río Deseado. Otro itinerario posible es dirigirse desde Caleta Olivia hacia el Sur por la RN N° 3 que atraviesa el río Deseado y nos conduce hacia la estancia La Juanita y hacia el Sur cerca de la estación Tres Cerros empalma con la RP N° 87 la cual desde la estancia La Golondrina nos aproxima a los afloramientos del Paleozoico Superior (Figura 1A).

Todos los afloramientos del Paleozoico Superior, reconocidos en el área, son parte del relleno sedimentario de la cuenca La Golondrina (Jalfin, 1987; Archangelsky *et al.*, 1996; Guido y de Barrio, 2004). Esta cuenca está comprendida en el Macizo del Deseado, provincia geológica nominada por Leanza en 1958 (*sensu* Ramos, 2000). Las sedimentitas del Pérmico Superior de la Formación La Golondrina se extienden en una superficie de ca. 1500 km² (Archangelsky 1957, 1992, 2006; Cariglino y Gutiérrez, 2010). La unidad está conformada predominantemente por areniscas continentales intercaladas con niveles de conglomerados y lutitas (Jalfin, 1990; Jalfin *et al.*, 1990; Archangelsky *et al.*, 1996; Archangelsky y Cúneo, 1984; Andreis, 2002). Con un espesor de 2350 m (Jalfin, 1987) la unidad formacional se divide en tres miembros que, de base a techo, son: Miembro Laguna Lillo, Miembro Laguna Polina (de donde proviene el material fósil estudiado) y Miembro Dos Hermanos (Jalfin, 1987, 1990; Jalfin *et al.*, 1990). La asociación paleoflorística procedente de este yacimiento pertenece a la Superfitozona *Dizeugotheca* Archangelsky y Cúneo (1984), la cual está integrada por las Fitozonas *Dizeugotheca waltonii* (Dw) y *Asterotheca singeri* (As). La antigüedad de esta Superfitozona se extiende desde el Cisuraliano Tardío-Lopingiano, según Cariglino 2011. Por lo tanto, la paleoflora estudiada está incluida en ese rango de edad.

Los depósitos pertenecientes al yacimiento **Laguna del Hunco** se encuentran al noroeste de la provincia de Chubut en la locali-

dad Laguna del Hunco. Desde Esquel se accede por la RN N° 40 hasta empalmar con la RP N° 12 en sentido noreste, o desde la localidad Paso del Sapo en el departamento Cushman hacia el Noroeste se arriba al yacimiento Laguna del Hunco (Figura 1B).

Se desconoce la procedencia geográfica precisa, y por ende la estratigráfica, del material coleccionado en el yacimiento Laguna del Hunco y depositado en la colección Paleobotánica de la Fundación Miguel Lillo. Sin embargo, el análisis de trabajos geológico-estratigráficos realizados en el área por diversos autores (Rodríguez de Sarmiento y Durango de Cabrera, 1995; Aragón y Mazzoni, 1997; Wilf *et al.*, 2003, 2005a-b y González, 2009) y la información de la base de datos de la colección, nos permiten deducir que la paleoflora aquí analizada proviene de secciones pertenecientes a la Formación Tufolitas Laguna del Hunco que integra, según Aragón y Mazzoni (1997), el complejo volcánico piroclástico del río Chubut Medio dentro de la provincia geológica Macizo de Somún Cura (Stipanovic y Methol, 1972). Asimismo, niveles tufáceos de la unidad litoestratigráfica han sido datados radiométricamente con el método ⁴⁰Ar/³⁹Ar arrojando una edad de 51,91 ± 0,22 Ma lo que corresponde al Eoceno Temprano (Wilf *et al.*, 2003).

MATERIALES Y MÉTODOS

Las plantas fósiles analizadas corresponden a restos de Pteridophytae (Sphenophyta), de Gymnospermae (Pteridospermophyta) extraídos del yacimiento Bajo de La Leona (Pérmico Temprano tardío, provincia de Santa Cruz) y de Angiospermae (Magnoliophyta) provenientes del yacimiento Laguna del Hunco (Eoceno Temprano, provincia de Chubut). Las Sphenophyta incluyen las especies *Annularia kurtzii* Archangelsky, *Sphenophyllum speciosum* (Royle) McClelland, *Sphenophyllum thonii* Mahr. Las Pteridospermophyta comprenden las especies *Gangamopteris angustifolia* McCoy, *Glossopteris browniana* Brongniart, *Glossopteris conspicua* var. *patagonica* Archangelsky, *Glossopteris damu-*

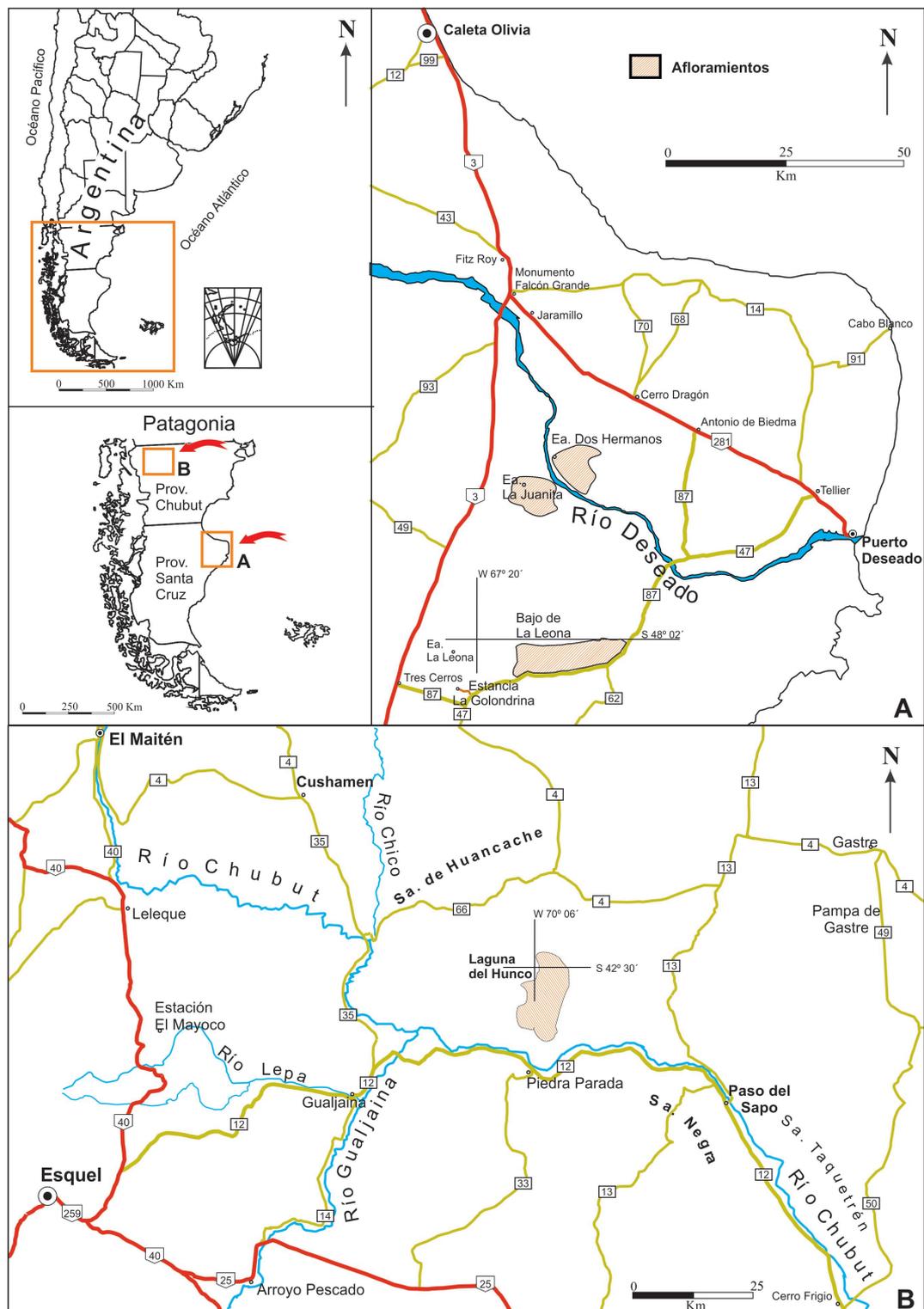


Figura 1. Mapa de ubicación de los yacimientos fosilíferos.

dica Feistmantel, *Glossopteris* cf. *G. damudica*, *Glossopteris decipiens* var. *argentina* Archangelsky, *Glossopteris indica* Schimper y *Glossopteris retifera* Feistmantel. Las Magnoliophyta contienen las especies *Remijia tenuiflorifolia* Berry, *Sterculia* sp., *Sterculia*? sp. y restos de hojas indeterminados (Magnoliophyta indet.).

Las lesiones se identificaron y describieron siguiendo el criterio de Labandeira *et al.* (2007) en «*Guide to insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils*». En el citado trabajo, sus autores propusieron una clasificación en base a los Tipos de Daños Foliare (Damage Types o DT) y, a cada uno de éstos, les asignaron subtipos identificados con números que corresponden a una morfología específica de traza. Por otra parte, las descripciones aquí realizadas se complementaron con aquellas referidas a daños foliars de Scott *et al.* (1992), Beck y Labandeira (1998), Labandeira (2002, 2006), Sazetti (2010) y McLoughlin (2011).

Las muestras fueron estudiadas con lupa binocular Carl Zeiss 50x máximo y fotografiadas con cámara digital Sony Cyber-shot DSC-H-20 10.1 megapíxeles, 10x zoom óptico y Nikon Coolpix P510 16,1 megapíxeles, 42x zoom óptico. Los ejemplares ilustrados se presentan en las Láminas I y II.

Los fósiles se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica de la Fundación Miguel Lillo bajo la sigla LIL Pb.

RESULTADOS

DESCRIPCIONES DE LAS LESIONES

1. Yacimiento Bajo de La Leona

Incisiones-Oviposiciones

(Lámina I - Figura 1)

Material: *Glossopteris indica* Schimper (LIL Pb 170); *Glossopteris conspicua* var. *patagonica* Archangelsky (LIL Pb 215).

Descripción: cicatrices lineales y lenticulares ubicadas muy próximas a la nervadura principal. Por estar ubicadas en forma paralela a esta vena, a los daños de los dos ejemplares les corresponde la tipificación DT76.

Organismo productor: Labandeira (1998, 2002) y Pott *et al.* (2008) sugieren que las cicatrices por oviposición pueden adjudicarse a los órdenes *Palaeodictyoptera*, *Protodonata* y *Odonata*.

Incisiones-Picaduras

(Lámina I - Figuras 2; a)

Material: *Sphenophyllum thonii* Mahr (LIL Pb 1068).

Descripción: picaduras circulares a elipsoidales ubicadas sobre o entre las venas paralelas de la lámina, asignables a la tipificación DT133.

Organismo productor: según Labandeira (1998, 2002) y Labandeira y Phillips (1996), son asignables a *Palaeodictyoptera*, *Megasecoptera* y *Hemiptera*.

Escisiones no marginales

(Lámina I - Figuras 3; a y b - Figuras 4; a y b)

Material: *Glossopteris indica* Schimper (LIL Pb 116); *Glossopteris* cf. *G. damudica* (LIL Pb 136); *Glossopteris decipiens* var. *argentina* Archangelsky (LIL Pb 177); *Gangamopteris angustifolia* McCoy (LIL Pb 243); *Glossopteris browniana* Brongniart (LIL Pb 244A); *Annularia kurtzii* Archangelsky (LIL Pb 1047); *Glossopteris damudica* Feistmantel (LIL Pb 1300); *Glossopteris decipiens* var. *argentina* Archangelsky (LIL Pb 1304; 1305; 1307).

Descripción: perforaciones circulares o polilobuladas realizadas en el interior de la lámina foliar sin alcanzar los márgenes.

Las lesiones circulares encontradas en los ejemplares LIL Pb 136; 172; 217; 243; 1047; 1300-1301; 1304-1305 y 1307 son compatibles con la tipificación DT02 ya que presentan un diámetro ca. [1-5] mm. En los ejemplares LIL Pb 116; 177 y 244A, las perforaciones polilobuladas tienen un diámetro medio [1-5] mm y son similares a DT03.

Organismo productor: de acuerdo a Labandeira (1998, 2002) y Beck y Labandeira (1998) los órdenes *Protorthoptera* y *Orthoptera* serían los posibles responsables de estas escisiones.

Esqueletonizaciones

(Lámina I - Figuras 5 y 6)

Material: *Glossopteris retifera* Feistmantel (LIL Pb 132; 134).

Descripción: lesión realizada sobre la superficie foliar en donde el sistema de venación se encuentra sin alteraciones quedando sólo el esqueleto.

Ambas esqueletonizaciones se corresponden con la tipificación DT16 en donde el tejido entre las nervaduras fue removido y su reacción no es muy evidente.

Organismo productor: Labandeira (1998, 2002) propone a los estadios inmaduros del Orden Coleoptera como posibles productores de este daño.

(?) Manchas fúngicas

(Lámina I - Figuras 7; a)

Material: *Sphenophyllum speciosum* (Royle) McClelland (LIL Pb 576).

Descripción: lesión de contorno circular con un centro de color claro que se oscurece gradualmente hacia los bordes.

Organismo productor: dado que estas lesiones se identifican con dudas no se realizan especificaciones sobre los taxones fúngicos responsables. Para un resultado más preciso es necesario realizar un estudio paleopalínológico.

2. Yacimiento Laguna del Hunco

Escisiones marginales

(Lámina II - Figuras 1; a y b)

Material: Magnoliophyta indet. (LIL Pb 5788); *Sterculia?* sp. (LIL Pb 5882); *Sterculia* sp. (LIL Pb 5886).

Descripción: cortes discontinuos, aislados, de poca profundidad, con un arco menor a 180° en los márgenes de las láminas foliares con los característicos bordes oscuros, comparables en un todo con el daño foliar DT12.

Organismo productor: de acuerdo a Labandeira (1998, 2002) estas lesiones son el resultado de la actividad de Hymenoptera, Orthoptera, Coleoptera y Phasmatodea.

Escisiones no marginales

(Lámina II - Figuras 1; a - Figura 2)

Material: Magnoliophyta indet. (LIL Pb 5788, 5968); *Sterculia?* sp. (LIL Pb 5829, 5907); *Sterculia* sp. (LIL Pb 5886).

Descripción: cortes circulares o polilobulados de tamaños variables en el interior de la lámina foliar. Los daños observados en LIL Pb 5886; 5907 y 5968 se asignan al tipo DT03 por tratarse de perforaciones polilobuladas de diámetro medio [1-5] mm. En LIL Pb 5829 y 5788 se encontraron trazas que corresponden al tipo DT 04 por ser circulares y grandes ca. 5 mm.

Organismo productor: según Labandeira (1998, 2002) y Beck y Labandeira (1998) los órdenes Phasmatodea y Orthoptera serían los responsables de este tipo de lesión.

Esqueletonizaciones

(Lámina II - Figura 3 - Figuras 4 y a)

Material: Magnoliophyta indet. (LIL Pb 5794); *Remijia tenuiflorifolia* Berry (LIL Pb 5876).

Descripción: en el ejemplar LIL Pb 5794 la lesión encontrada se corresponde con el daño foliar DT56 por estar ubicada en la parte basal de la hoja.

El daño de la muestra LIL Pb 5876, por su forma rectangular, se asigna a la tipificación DT19.

Organismo productor: Labandeira (1998, 2002) considera que Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera y Phasmatodea pudieron ocasionar este tipo de daño.

Manchas fúngicas

(Lámina II - Figura 5)

Material: *Sterculia?* sp. (LIL Pb 5885).

Descripción: en la lámina foliar de la muestra LIL Pb 5832 se observa una pequeña mancha circular de borde irregular con un centro más claro que gradualmente se oscurece hacia afuera. En LIL Pb 5885, las lesiones registradas se disponen en grupos, donde se observa una mancha circular rodeada por otras manchas de menor diámetro y todas presentan la misma coloración.

Organismo productor: el ejemplar LIL Pb 5832 ha sido analizado por Rodríguez de Sarmiento y Durango de Cabrera (1995) quienes corroboraron la lesión a partir del



Lámina I. Lesiones en ejemplares del yacimiento Bajo de La Leona. **1.** LIL Pb 170. *Glossopteris indica* con cicatrices por oviposición ubicadas en forma paralela a la nervadura media (DT76). **2.** LIL Pb 116. *Glossopteris indica* con escisiones no marginales (DT03). **a** y **b.** vista en detalle de las dos áreas seleccionadas. **3.** LIL Pb 1047. *Glossopteris indica* con escisiones no marginales (DT02). **a** y **b.** áreas seleccionadas en detalle. **4.** LIL Pb 576. *Sphenophyllum speciosum* con probable mancha fúngica. **a.** detalle del área seleccionada. **5** y **6.** LIL Pb 132 y LIL Pb 134. *Glossopteris retifera* con zonas esqueletonizadas (DT16). **7.** LIL Pb 177. *Glossopteris decipiens* var. *argentina* con escisiones no marginales (DT03). **a** y **b.** áreas seleccionadas en detalle. Escalas: [1-7] barra = 1 cm; [a - b] barra = 0,5 cm.

hallazgo de esporas fúngicas en la misma muestra. En el caso del ejemplar LIL Pb 5885 las lesiones se identifican con dudas por lo que es necesario realizar un estudio paleopalinológico para confirmarlas.

CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS

De acuerdo a Archangelsky (1960) la riqueza paleoflorística del yacimiento Bajo de La Leona es conocida desde hace tiempo y está representada principalmente por los géneros *Glossopteris* Brongniart, *Gangamopte-*

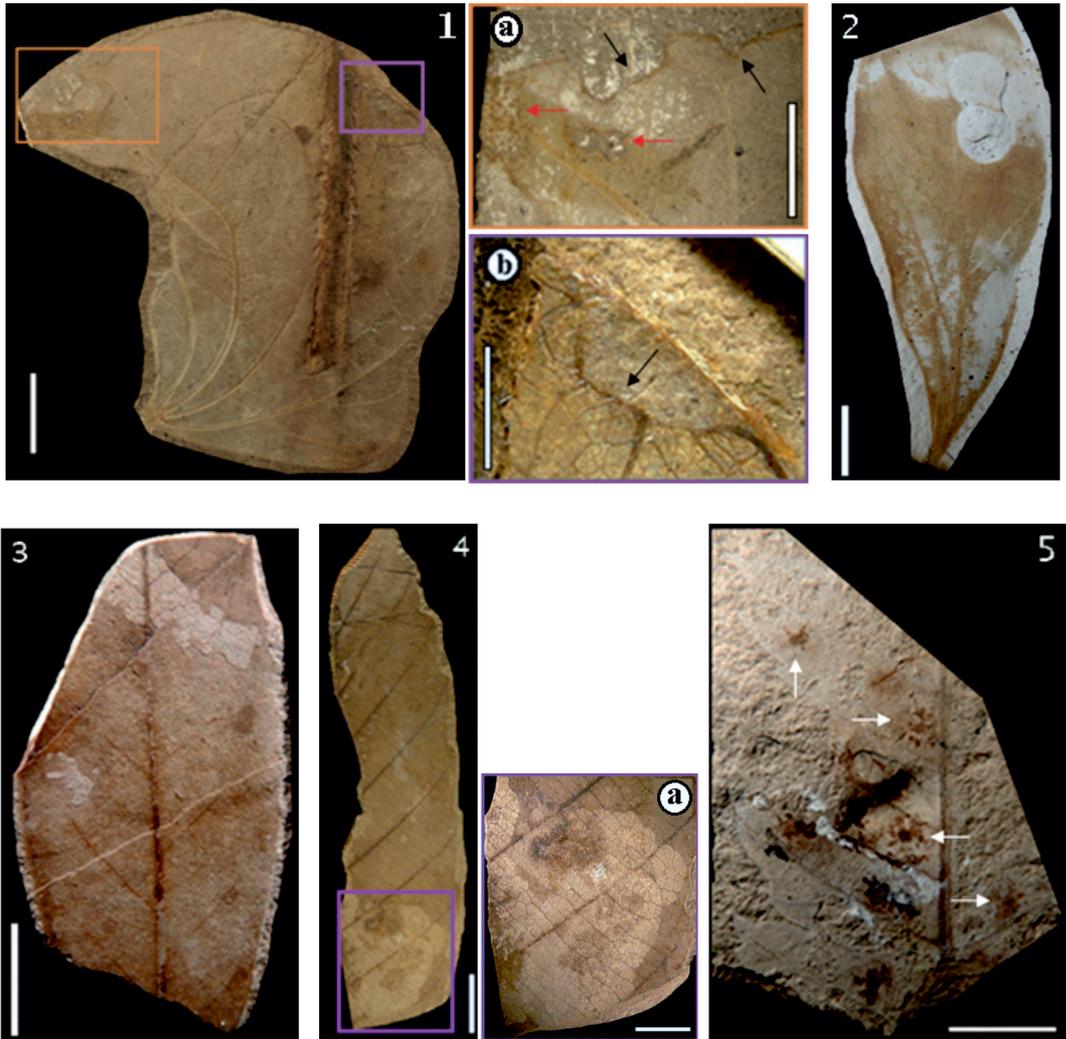


Lámina II. Lesiones en ejemplares del yacimiento Laguna del Hunco. **1.** LIL Pb 5886. *Sterculia?* sp. con escisiones marginales (DT12) y no marginales (DT03). **a.** detalles de los cortes marginales señalados por flechas negras y los no marginales por flechas rojas. **b.** detalle del área seleccionada mostrando el otro corte marginal. **2.** LIL Pb 5829. *Sterculia?* sp. con escisiones circulares no marginales (DT04). **3.** LIL Pb 5885. *Sterculia?* sp. con probables manchas fúngicas. **4.** LIL Pb 5876. *Remijia tenuiflorifolia* con esqueletonización de forma rectangular y una más pequeña aislada (DT19). **5.** LIL Pb 5794. Ejemplar indeterminado con el área basal esqueletonizada (DT56). **a.** detalle del área seleccionada. Escalas: [1-5] barra = 1 cm; [a-b] barra = 0,5 cm.

ris McCoy, *Asterotheca* Presl, *Pecopteris* Brongniart, *Sphenophyllum* Koenig y *Annularia* Sternberg, alcanzando su máxima diversificación a nivel de especie durante el Carbonífero Tardío – Pérmico Temprano. La vegetación para este lapso temporal fue abundante y generaba una cobertura considerable. Estaba integrada por un estrato arbóreo alto (Glossopteridales), otro más bajo (dominado por helechos) y en la base una asociación herbáceo-arbustiva higrofitica que ocupaba los sectores más abiertos de la vegetación y los márgenes de cuerpos acuosos (Sphenophyllales) o bien dominada por helechos arbustivos umbrófilos del sotobosque (Archangelsky *et al.*, 1996).

Sobre la base de la estructura vertical de la comunidad vegetal y la identificación de las lesiones encontradas, se reconstruyó la distribución vertical de los órdenes de insectos responsables de los daños para el yacimiento Bajo de La Leona, hecho sustentado por sus hábitos alimenticios y por la contemporaneidad con las plantas dañadas.

En ejemplares pertenecientes al estrato vegetal más alto, representado por los géneros arbóreos *Glossopteris* y *Gangamopteris*, se reconocieron marcas no marginales, esqueletonizaciones y oviposiciones. Los res-

ponsables de las escisiones habrían sido Protorthoptera, Orthoptera y estadios inmaduros de Coleoptera (Labandeira 1998, 2002), todos caracterizados por poseer aparatos bucales masticadores. Los productores de las incisiones, Palaeodictyoptera, Protodonata y Odonata; presentaban ovipositores antiguos con forma de sierra.

Por los daños encontrados en las plantas del estrato herbáceo-arbustivo (picaduras en la especie *Sphenophyllum thonii* Mahr) se infiere que éste fue frecuentado por cualquiera de los órdenes Palaeodictyoptera, Megasecoptera (taxones dominantes durante el Paleozoico) y Hemiptera.

A partir de las inferencias paleoecológicas realizadas se logró un esquema que muestra, de forma muy general y tentativa, la posible relación entre la estratificación vertical de la comunidad vegetal y la distribución de los probables taxones fitófagos responsables de las lesiones identificadas para el yacimiento Bajo de La Leona (Figura 2).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Se reconocieron y caracterizaron las lesiones halladas en las especies vegetales per-

Estructura vertical	Géneros de plantas	Órdenes de insectos	Lesiones identificadas
Estrato arbóreo	<i>Glossopteris</i> <i>Gangamopteris</i>	Palaeodictyoptera Protorthoptera Orthoptera Protodonata Odonata Coleoptera	Cortes no marginales Esqueletonizaciones Oviposiciones
Estrato arbustivo	<i>Pecopteris</i> <i>Asterotheca</i>		
Estrato herbáceo - arbustivo	<i>Sphenophyllum</i> <i>Annularia</i>	Palaeodictyoptera Megasecoptera Hemiptera	Picaduras

Figura 2. Relación entre la estructura vertical de la comunidad vegetal y la comunidad de insectos para el yacimiento Bajo de La Leona.

tenecientes a los yacimientos Bajo de La Leona y Laguna del Hunco.

Se aportaron nuevas evidencias y se incrementó la información preexistente sobre las interacciones entre plantas e insectos para el Pérmico Temprano tardío (Paleozoico) y el Eoceno Temprano (Cenozoico) de Patagonia y de Argentina.

Para el yacimiento Bajo de La Leona se registraron las siguientes lesiones y sus tipificaciones: escisiones no marginales (DT02, DT03), esqueletonizaciones (DT16), oviposiciones (DT76), picaduras (DT133) y posibles manchas fúngicas. Se agregaron dos nuevas interacciones a las previamente descritas por otros autores: esqueletonizaciones y marcas no marginales.

Se da a conocer por primera vez a nivel mundial el registro de picaduras para el género *Sphenophyllum* que procede del yacimiento pérmico. Asimismo, futuros análisis palinológicos permitirán confirmar por primera vez manchas fúngicas en el género mencionado.

Para el yacimiento Laguna del Hunco se registraron los siguientes daños y sus tipificaciones: cortes no marginales (DT03, DT04), marginales (DT12), esqueletonizaciones (DT19) y posibles manchas fúngicas. Las esqueletonizaciones constituyen una interacción no descrita anteriormente por otros autores.

Se destaca la importancia irrefutable que tiene el análisis de las lesiones foliares como elemento indicador de la presencia de animales en un depósito, aun cuando no son hallados los restos corporales. En este sentido, para el yacimiento Bajo de La Leona se determinó la probable presencia de los órdenes Palaeodictyoptera, Protodonata, Odonata, Protorthoptera, Orthoptera y Coleoptera. Asimismo, y también por evidencia indirecta, se realizó una aproximación de la estructura vertical de la comunidad de insectos productores de las lesiones. El hecho de no encontrar daños en las especies pertenecientes al estrato arbustivo, se explica por la escasa cantidad de ejemplares conservados, lo que no significa necesariamente que no hayan sido frecuentados por los fitófagos. Para el

caso del yacimiento Laguna del Hunco, la evidencia indica que los posibles órdenes de insectos que coexistieron con las plantas analizadas fueron Orthoptera, Hemiptera, Coleoptera, Phasmatodea, Hymenoptera, Lepidoptera y Odonata.

A pesar de que las asignaciones de taxones responsables de las lesiones foliares son difíciles de determinar, las inferencias paleoecológicas sugeridas en este estudio pueden ser ajustadas y sustentadas si consideramos en el análisis dos aspectos fundamentales: 1- la correspondencia temporal entre los taxones de vegetales y de insectos involucrados en la interacción y 2- la correspondencia morfológica entre las lesiones y el aparato bucal (u otro órgano) del insecto productor del daño. En el Carbonífero Tardío existieron ocho grandes grupos de insectos, entre ellos dos grupos sin representación actual: los paleodictyopteros (paleópteros succionadores exclusivos del Paleozoico) y los protodonatos que se extinguieron durante el Triásico (Martínez-Delclòs, 1996). Los otros seis grupos, efemerópteros, plecópteros, ortópteros, blatoideos, hemípteros y endopterigotos, tienen representantes actuales (Labandeira, 1997). Durante el Pérmico los insectos experimentaron una rápida evolución y diversificación apareciendo 27 órdenes nuevos y alcanzaron su máxima diversidad con respecto a su morfología y hábitos de herbivoría (Scott *et al.*, 1992; Gullan y Cranston, 2010). Esto se vio favorecido por una amplia disponibilidad y tipos de vegetación que fueron aprovechadas no sólo como un medio alimenticio sino también, como en la actualidad se observa, como sustrato para refugio, reproducción y nidificación (Labandeira, 2007). La mayoría de los órdenes presentes en este período poseían un aparato picador-suctor (paleodictiópteros, hemípteros y tisanópteros) capaz de realizar picaduras sobre las hojas para alimentarse de savia mientras que coleópteros, protorthopteros y protodonatos presentaban un aparato masticador (Martínez-Delclòs, 1996). Lo mencionado sustenta las interpretaciones realizadas acerca de los insectos protagonistas de las interacciones descritas en este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Carlos L. Azcuy, a las Dras. Cecilia Amenábar y María del M. Vergel y al Lic. Santiago Silva por sus valiosos comentarios y oportunas sugerencias. Nuestro agradecimiento a los Técnicos Enzo C. Fernández y Alvaro L. De Rosa (Fundación Miguel Lillo) por su ayuda en la toma de fotografías y su colaboración en la revisión de la Colección LIL Pb. A la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Salta y a la Fundación Miguel Lillo, Sección Paleobotánica, por su asistencia para efectuar las Pasantías en los respectivos establecimientos.

BIBLIOGRAFÍA

- Adami-Rodrigues, K., Alves De Souza, P., Iannuzzi, R. y Damiani Pinto, I. 2004. Herbivoría en floras Gonduánicas del Neopaleozoico del Rio Grande do Sul: análisis cuantitativo. *Revista Brasileira de Paleontología* 7 (2): 93-102.
- Andreis, R. R. 2002. Cuenca La Golondrina (depósitos de rift pérmico y eventos magmáticos triásicos). *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. XV Congreso Geológico Argentino, El Calafate, Relatorio: 71-82.*
- Aquino, V. 2014. Evidencias de interacción insecto-planta en dos yacimientos de la Patagonia argentina: implicancias paleoecológicas y estratigráficas. Tesis Profesional Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta (inédito), 104 pp. Salta.
- Aragón, E. y Mazzoni, M. M. 1997. Geología y estratigrafía del complejo volcánico piroclástico del río Chubut Medio (Eoceno), Chubut, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 52: 243-256.
- Archangelsky, S. 1957. Sobre la flora de *Glossopteris* del Bajo de La Leona. Santa Cruz, Patagonia. *Ameghiniana* 1 (3): 42-43.
- Archangelsky, S. 1960. *Lycopside* y *Sphenopsida* del Paleozoico Superior de Chubut y Santa Cruz, Patagonia. *Acta Geológica Lilloana* 3: 21-36.
- Archangelsky, S. 1992. *Dictyopteridium* Feistmantel (fructificación pérmica de glossopteridales): primer registro argentino. VII Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Buenos Aires. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 2: 19-22.
- Archangelsky, S. 2006. *Dizeugotheca waltonii* (Biozona de Intervalo). En: Gutiérrez, P. R., Ottone, E. G. y Japas, S. M. (Eds.), *Léxico Argentino de Estratigrafía. Sistema Pérmico Vol. 7. Asociación Geológica Argentina. Serie B (Didáctica y Complementaria)* 28: 108-109.
- Archangelsky, S. y Cúneo, N. R. 1984. Zonación del Pérmico continental argentino sobre la base de sus plantas fósiles. III Congreso Latinoamericano de Paleontología. *Memorias: 143-153.* México.
- Archangelsky, S. y Cúneo, N. R. 2002. Floras del Paleozoico Superior. Cuenca La Golondrina. En Haller, M. J. (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. Relatorio XV Congreso Geológico Argentino: 401-405.* Buenos Aires.
- Archangelsky, S., Jalfin, G. A. y Cúneo, N. R. 1996. Cuenca La Golondrina. En: Archangelsky, S. (Ed.), *El Sistema Pérmico en la República Argentina y en la República Oriental del Uruguay: 93-108.* Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Banerji, J. 2004. Evidence of insect-plant interactions from the Upper Gondwana Sequence (Lower Cretaceous) in the Rajmahal Basin, India. *Gondwana Research* 7 (1): 205-210.
- Beck, A. L. y Labandeira, C. C. 1998. Early Permian insect folivory on a giantopteroïd-dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142: 139-173.
- Bolzon, R. T., Azevedo, I. y Machado, L. 2004. Registro da atividade de organismos em um caule do Permiano do Rio Grande do Sul, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 62 (4): 513-518.
- Cariglino, B. 2011. El Pérmico de la Cuenca La Golondrina: paleobotánica, bioestratigrafía y consideraciones paleoecológicas. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (inédito), 313 pp. La Plata.
- Cariglino, B. y Gutiérrez, P. R. 2010. Plant-insect interactions in a *Glossopteris* flora from the La Golondrina Formation (Guadalupean-Lopingian), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 48 (1): 103-112.
- Cariglino, B., Gutiérrez, P. R. y Manassero, M. 2009. *Plumsteadia pedicellata* sp. nov.: A new glossopterid fructification from La Golondrina Formation (Guadalupean-Lopingian), Santa Cruz Province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 329-336.
- Castro, M. P. 1997. Huellas de actividad biológica sobre plantas del Estefaniense superior de La Magdalena (León, España). *Revista Española de Paleontología* 12 (1): 52-66.
- de Souza 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.
- 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.
- Feng, Z., Wang, J. y Liu, L. J. 2010. First report of oribatid mite (arthropod) borings and coprolites

- in Permian woods from the Helan Mountains of northern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 288 (1-4): 54-61.
- Gallego, J., Cúneo, N. 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., Kirsten, O. y Giovanelli, S. 2003. Primera cita de trazas fósiles de insectos en hojas del Pérmico de Uruguay y Triásico de Chile. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Nordeste. Resumen*: B-033.
- González, C. C. 2009. Revisión taxonómica y biogeográfica de las familias de angiospermas dominantes de la «Flora del Hunco» (Eoceno Temprano), Chubut, Argentina. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires (inédito), 181 pp. Buenos Aires.
- Guido, D. M. y de Barrio, R. E. 2004. Laguna Dulce: nuevo afloramiento del Complejo Río Deseado, Macizo del Deseado, provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59 (2): 360-363.
- Gullan, P. J. y Cranston, P. S. 2010. Insect biogeography and evolution. En: Gullan, P. J. (4th ed. Wiley-Blackwell, 2010), *The insects: an outline of entomology*, Capítulo 8.
- 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 Paleontología* 14 (1): 87-92.
- Jalfin, G. A. 1987. Estratigrafía y paleogeografía de las formaciones La Golondrina y La Juanita, Pérmico de la provincia de Santa Cruz y su relación con rocas de edad similar en las Islas Malvinas. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán (inédito), 224 pp. Tucumán.
- Jalfin, G. A. 1990. Grupo Tres Cerros. Denominación formal para las sedimentitas neopaleozoicas que conforman el relleno de la Cuenca La Golondrina, provincia de Santa Cruz, Argentina. Annual Meeting Working Group. Project IUGS 211. Abstracts: 36-39. Buenos Aires.
- Jalfin, G. A., Cúneo, N. R. y Archangelsky, S. 1990. Paleoambientes, paleobotánica y bioestratigrafía de la localidad Dos Hermanos, Pérmico Superior, Santa Cruz, Argentina. Annual Meeting of the Working Group Project IUGS 211. Abstracts: 18-20. Buenos Aires.
- Kevan, P. G., Chaloner, W. G. y Savile, D. B. O. 1975. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology* 18 (2): 391-417.
- Krassilov, V. A. 2007. Mines and galls on fossil leaves from the Late Cretaceous of southern Negev, Israel. *African Invertebrates* 48 (1): 13-22.
- 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. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26: 329-377.
- Labandeira, C. C. 2002. The history of associations between plants and animals. En: Herrera, C. M. and Pellmyr, O. (Eds.), *Plant-animal interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science: 248-261.
- Labandeira, C. C. 2006. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta* 4 (4): 409-438.
- Labandeira, C. C. 2007. The origin of herbivory on land: Initial patterns of plant tissue consumption by arthropods. *Insect Science* 14: 259-275.
- Labandeira, C. C. y Allen E. F. 2007. Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 247: 197-219.
- Labandeira, C. C. y Phillips, T. L. 1996. Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (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., Wilf, P., Johnson, K. R. y Finnegan, M. 2007. Guide to insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils. Versión 3.0. Smithsonian Institution: Washington, DC, 25 pp.
- Martínez-Delclòs, X. 1996. El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación española de Entomología* 20 (1-2): 9-30.
- McLoughlin, S. 2011. New records of leaf galls and arthropod oviposition scars in Permian-Triassic Gondwanan gymnosperms. *Australian Journal of Botany* 59: 156-169.
- Moisan, P., Labandeira, C. C., Matushkina, N. A., Wappler, T., Voigt, S. y Kerp, H. 2012. Lycopsidearthropod associations and odonopteran oviposition on Triassic herbaceous *Isoetes*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 344-345: 6-15.
- Peñalver, E. 1997. Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debidas a orugas. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 19: 29-33.
- Peñalver, E. y Delclòs, X. 2004. Insectos del Mioceno Inferior de Ribesalbes (Castellón, España). Interacciones planta-insecto. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* 12: 69-95.
- Petrulievicius, J. E., Wappler, T., Nel, A., Rust, J. 2011. The diversity of Odonata and their endophytic ovipositions from the Upper Oligocene Fossilagerstätte of Rott (Rhineland, Germany). *ZooKeys* 130: 67-89.

- 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 Paleontology* 82 (4): 778-789.
- Prevec, R., Labandeira, C. C., Neveling, J., Gastaldo, R. A., Looy C. V. y Bamford, M. 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: A new late Permian fossil locality from KwaZulu-Natal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156 (3-4): 454-493.
- Ramos, V. A. 2000. Las Provincias Geológicas del Territorio Argentino. En: Caminos R. (Ed.) *Geología Argentina, Anales* 29 (3): 41-96. Buenos Aires.
- Robledo, J. M. y L. M. Anzótégui. 2012. Minación y oviposiciones en hojas de *Cedrela fissiliformis* Anzótégui y Horn. *Ameghiniana* 49 (4): R 16.
- Robledo, J. M. y Sarzetti, L. C., 2012. Primeros registros de fitofagia en frondes de helechos en la localidad de Peñas Blancas (Mioceno Superior), Salta, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): R 96.
- Rodríguez de Sarmiento, M. N. y Durango de Cabrera, J. 1995. Hallazgos de *Remijia tenuiflorifolia* Berry (Rubiaceae) con restos fúngicos. Laguna del Hunco, Terciario. Chubut. Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 18 (42): 139-145.
- Sarzetti, L. 2010. Análisis icnológico de las asociaciones planta-insecto de la taoflora de río Pichileufú (Eoceno Medio, Río Negro). Tesis Doctoral Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán (inédito), 345 pp. Tucumán.
- Sarzetti, L. C. y Genise, J. F. 2009. Agallas y minaciones en hojas del Eoceno Temprano y Medio de Patagonia y su importancia como indicadores de condiciones paleoambientales. Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina. Resúmenes: 67. Buenos Aires.
- Sarzetti, L. C., Labandeira, C. C. y Genise, J. F. 2008. A leafcutter bee trace fossil from the middle Eocene of Patagonia, Argentina, and review of megachilid (*Hymenoptera*) ichnology. *Paleontology* 51 (4): 933-941.
- Sarzetti, L. C., Labandeira, C. C., Muzón, J., Wilf, P., Cúneo, N. R., 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.
- Scott, A. C. 1977. Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain. *Paleontology* 20: 59-68.
- Scott, A. C., Stephenson, J. y Chaloner, W. G. 1992. Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B335*: 129-165.
- 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* 161 (3): 401-410.
- 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* 363-364: 109-126.
- Srivastava, A. K., Abbas, S. R., Mehrotra, R. C. y Srivastava, R. 2000. Cecidomyiid leaf galls in Palaeocene leaves from north-eastern India. *Acta Palaeobotanica* 40 (1): 43-47.
- Stipanovic, P. N. y Methol, E. J. 1972. Macizo de Somún Cura. En: Leanza, A. F. (Ed.), *Geología Regional Argentina*: 581-599. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.
- Strong, D. R., Lawton, J. H. y Southwood, T. R. E. 1984. *Insects and Plants: Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell, Oxford, 313 pp.
- Vasilenko, D. V. 2005. Damages on Mesozoic plants from the Transbaikalian locality Chernovskie Kopi. *Paleontological Journal* 39 (6): 628-633.
- Vasilenko, D. V. 2006. Margin feeding damage on the leaves of Conifers and Ginkgoales from the Mesozoic of Transbaikalia. *Paleontological Journal* 40 (3): 283-289.
- Vasilenko, D. V. 2007. Feeding Damage on Upper Permian Plants from the Sukhona River. *Paleontological Journal* 41 (2): 207-211.
- Wilf, P. y Labandeira, C. C. 1999. Response of plant-insect associations to Paleocene-Eocene warming. *Science* 284: 2153-2156.
- Wilf, P., Labandeira, C. C., Johnson, K. R. y Cúneo, N. R. 2005a. Richness of plant-insect associations in Eocene Patagonia: A legacy for South American biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 8944-8948.
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Johnson, K. R., Hicks, J. F., Wing, S. L. y Obradovich, J. D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: evidence from Patagonia. *Science* 300 (5616): 122-125.
- Wilf, P., Johnson, K. R., Cúneo, N. R., 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 (6): 634-650.