

Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debidas a orugas

Enrique PEÑALVER⁽¹⁾

⁽¹⁾ Departament de Geologia, Facultat de Biologia, Universitat de València, C/Dr. Moliner 50. 46100 Burjassot (Valencia). e-mail: penalver@uv.es

Abstract Fossil impressions of leaf chew marks of lepidopteran caterpillars from "Alto de la Venta" site, Rubielos de Mora basin (province of Teruel, Spain), are reported. These fossil insect-plant interactions appear in lacustrine oil shales dated as Lower-Middle Miocene.

De todos es bien conocido que la Paleontología es la ciencia que estudia la vida sobre la Tierra en el pasado geológico a través de los fósiles, y al hablar de fósiles generalmente pensamos en los restos esqueléticos conservados de dinosaurios, en las conchas de moluscos que se encuentran en los sedimentos o en insectos en el interior de ámbar (1). Menos conocida es la rama de la Paleontología denominada Paleocnología que estudia las marcas o evidencias de la actividad de los organismos del pasado; a estos restos indirectos se les llama icnofósiles. Existen varios tipos de icnofósiles como son las icnitas o huellas fósiles de pisadas producidas por los animales del pasado sobre un substrato blando, los *burrows* o galerías fósiles realizadas generalmente por crustáceos y moluscos en el suelo blando, los coprolitos o excrementos fosilizados, etc. Su estudio implica cierta problemática ya que las actividades de organismos diferentes pudieron producir una misma morfología de los icnofósiles; además, salvo muy raras excepciones (2), no es posible asegurar con detalle qué grupo de organismo fue el causante de tal resto de actividad y, en la mayoría de los casos, la identificación únicamente puede proponerse a nivel general de grupo. Normalmente se hace uso del actualismo para el estudio de este tipo de fósiles al compararlos con las marcas de la actividad de organismos actuales. No siempre es posible encontrar un correlato adecuado ya que muchos de estos icnofósiles tienen su origen en grupos animales actualmente extinguidos. Pero la Paleocnología se ha mostrado muy valiosa para comprender importantes aspectos paleoecológicos (3), por ejemplo el de los dinosaurios a partir de sus huellas (Lockley, 1993), y de las relaciones paleoecológicas de ciertos grupos. Además, esta disciplina es una buena herramienta para inferir aspectos relacionados con los medios sedimentarios.

En muchas ocasiones las marcas de la actividad de los organismos del pasado no quedaron impresas en el sedimento sino en otros organismos o en restos de

organismos que posteriormente fosilizaron. Éstas pueden ser muy variadas, por ejemplo, huesos con marcas dentarias de animales carroñeros, conchas de bivalvos con perforaciones debidas a la depredación de estrellas de mar, los llamados *borings* o perforaciones producidas, mecánica o físicamente, por ciertos organismos sobre las conchas para habitar en su interior, etc. También de este mismo tipo son muy abundantes las marcas dejadas por insectos en los vegetales del pasado. Así, existe un importante registro de galerías de coleópteros xilófagos en madera fósil, de marcas dejadas en hojas por larvas minadoras o diferentes tipos de ovoposiciones de insectos (ver Boucoust, 1990). Dentro de este grupo se encuadrarían las hojas fósiles que muestran marcas de herbivorismo debidas a orugas.

Hay que remontarse a 1945 para encontrar la primera referencia en nuestro país sobre la actividad de insectos observable en hojas fósiles. Esta cita se debe a Villalta y Crusafont (1945) y corresponde a la presencia de agallas en una hoja del género *Fagus* del Mioceno de Bellver de Cerdanya (provincia de Lleida). Más tarde, uno de estos autores (Villalta, 1957) estudia las agallas con detalle y observa que son similares a las producidas actualmente por moscas del género *Mikiola*, perteneciente a la familia Cecidomyidae, por lo que crea la icnoespecie *Mikiola? pontiensis*. Recientemente ha sido publicado un extenso estudio sobre los diversos tipos de agallas en hojas hallados en varios yacimientos de esta misma zona (Diéguez *et al.*, 1996); se han identificado agallas fósiles que tendrían su origen en ácaros, dípteros (Cecidomyidae) e himenópteros de la familia Cynipidae. En el Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón) se han encontrado galerías en el interior de hojas realizadas por larvas minadoras y hojas con ovoposiciones alineadas (Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997). Asimismo han sido estudiados restos de actividad de artrópodos en plantas del Carbonífero de la provincia de León (Van Amerom, 1966; Castro, 1997).



Figura 1. Vista parcial del afloramiento de Alto de la Venta en Rubielos de Mora. El nivel que ha proporcionado hojas con marcas de herbivorismo se señala con una flecha.



Figura 2. Nivel que ha proporcionado hojas con marcas de herbivorismo en Alto de la Venta (se señala con dos flechas).

Pero también Aragón cuenta con un interesante registro de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno. Concretamente, en un yacimiento denominado "Alto de la Venta", de la cuenca terciaria de Rubielos de Mora (Teruel), han sido halladas hojas fósiles parcialmente comidas por orugas; éstas han sido citadas en dos trabajos anteriores (Montoya *et al.*, 1996; Peñalver

y Martínez-Delclòs, 1997). Todos los ejemplares pertenecen a un único nivel estratigráfico de "Alto de la Venta" (figuras 1 y 2). Algunas de las hojas no conservan suficientes caracteres para su clasificación, pero otras han podido ser asignadas a los géneros actuales *Zelkova*, *Salix* y *Myrica*.

Las marcas dejadas en todas estas hojas son muy similares a las producidas por orugas de lepidópteros, sin embargo no es posible conocer el productor a un nivel inferior al de orden debido a la morfología poco característica de las mismas. Las orugas productoras de las marcas pueden pertenecer a tres lepidópteros distintos dado que, como se ha indicado, dichas marcas han sido halladas en hojas de, al menos, tres géneros diferentes presentes en un mismo nivel estratigráfico. Esto sería así de tratarse de orugas monófagas al menos con lo que respecta al género de las plantas de las que se alimentarían. Sin embargo, actualmente las orugas de las diferentes especies de lepidópteros son polífagas (4) en gran número de casos.

Como se ha indicado es muy difícil aventurar que grupo de lepidópteros produjo estas marcas. Por otra parte, algunas de las aves del Mioceno, que vivirían alrededor del lago, seguramente podían diferenciar los distintos tipos de orugas a través de la morfología de las marcas (existe un abundante registro fósil de plumones y plumas en las rocas de Rubielos de Mora). En efecto, se piensa que ciertas aves actuales que se alimentan de orugas pueden reconocer las marcas de herbivorismo sirviéndose de éstas como pistas en su búsqueda del alimento (Heinrich, 1993).

Una primera observación que puede hacerse en estas hojas es que todas las marcas presentan un patrón similar y se localizan en el margen foliar. Una segunda observación interesante corresponde al diferente grado de herbivorismo que presentan; éste varía desde el espécimen de la figura 3.1, que únicamente presenta dos pequeñas marcas de mordeduras ("interrupted marginal feeding trace", *sensu* Scott, 1992), hasta el de la figura 3.3, que presenta todo el borde foliar devorado ("continuous marginal feeding trace"). En otros se observa que el nervio primario o los nervios secundarios de la hoja han supuesto un obstáculo durante la alimentación. El espécimen de *Zelkova* de la figura 4.4 muestra mordeduras que han sido realizadas entre los nervios secundarios y el ejemplar de *Myrica banksiaefolia* de la figura 3.2 muestra, en su margen izquierdo, que el nervio primario de la hoja no constituía un alimento adecuado para las orugas. Los nervios secundarios, más débiles que el nervio primario, pueden ser fácilmente cortados durante la alimentación, principalmente si se encuentran perpendiculares al movimiento de alimentación como se observa en el espécimen de la figura 3.2; en el mismo ejemplar se aprecia que un fino nervio terciario supuso un momentáneo obstáculo para las mandíbulas de la oruga (ver la flecha en la fig. 3.2). Actualmente se constata que el nervio primario de la hoja es casi siempre desechado

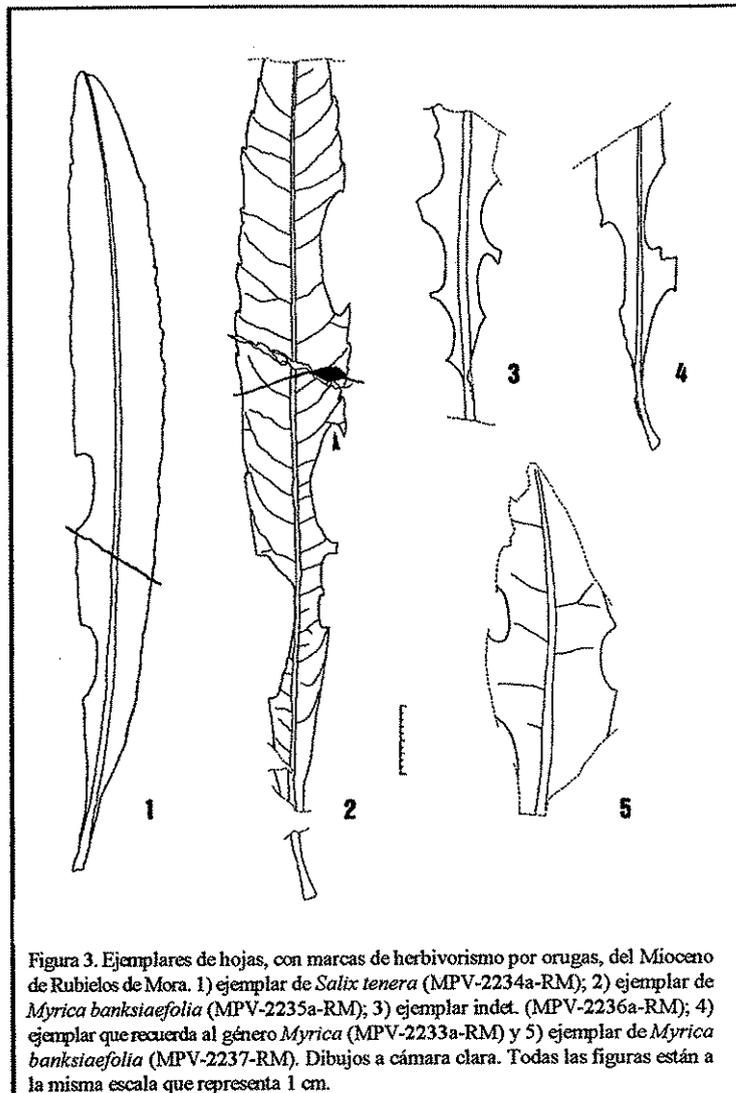


Figura 3. Ejemplares de hojas, con marcas de herbivorismo por orugas, del Mioceno de Rubielos de Mora. 1) ejemplar de *Salix tenera* (MPV-2234a-RM); 2) ejemplar de *Myrica banksiaefolia* (MPV-2235a-RM); 3) ejemplar indet. (MPV-2236a-RM); 4) ejemplar que recuerda al género *Myrica* (MPV-2233a-RM) y 5) ejemplar de *Myrica banksiaefolia* (MPV-2237-RM). Dibujos a cámara clara. Todas las figuras están a la misma escala que representa 1 cm.

como alimento. El tamaño de la oruga es un factor de primer orden que determina si los nervios secundarios de la hoja son "respetados" o comidos. Así, el patrón observado en la hoja de *Zelkova* de la figura 4.4 nos indica que el tamaño de la oruga era pequeño con respecto a la hoja.

Hojas parcialmente cortadas por adultos de himenópteros de la familia Megachilidae -los representantes de esta familia reciben también el nombre de "abejas cortadoras de hojas"- han sido encontradas en el Terciario de Estados Unidos (*e.g.* Lewis, 1994). Estas marcas son características y se diferencian de las halladas en Rubielos de Mora en que presentan una morfología semicircular (fig. 4.2). Por el contrario, las del yacimiento de Teruel son marcas alargadas y generalmente presentan un extremo que se continúa más suavemente con el margen foliar y otro extremo que contacta describiendo un giro, más o menos pronunciado, en el interior de la superficie del limbo. Actualmente, se puede observar que las orugas de lepidópteros realizan movimientos repetitivos durante su alimentación que no son homogéneos en todo su recorrido; cada secuencia de alimentación consta de un fuerte giro inicial seguido por un movimiento gradual hacia atrás. Según esto, se puede

inferir que las dos marcas principales en el margen derecho de la hoja de *Myrica banksiaefolia*, de la figura 3.2, están realizadas con una orientación contraria de la oruga; posiblemente fueron causadas por dos individuos distintos. Por el contrario las dos marcas del ejemplar de *Salix tenera*, de la figura 3.1, tienen la misma orientación y podemos suponer que corresponden a la alimentación en dos fases de una única oruga orientada con su parte anterior dirigida hacia el ápice de la hoja.

Existe una muy escasa bibliografía sobre este tipo de restos, de ella cabe destacar la cita del hallazgo de una hoja parcialmente devorada por una oruga de lepidóptero, posiblemente de la familia Psychidae, del Oligoceno de Montana (fig. 4.3), en los Estados Unidos (Lewis, 1976). En el Eoceno medio de Bournemouth (Inglaterra) han sido descritas dos icnoespecies de marcas de herbivorismo en hojas (Jarzembowski, 1994), denominadas *Phagophytichnus circumsecans* y *P. marginisfolii*. En Bellver de Cerdanya (Lleida) se han hallado ejemplares de hojas con marcas de herbivorismo (fig. 4.5) debidas a orugas (Martínez-Delclòs, 1996; Barrón, comunicación personal, 1997).

Pero, ¿qué importancia tienen estos ejemplos para la comprensión del paleoecosistema lacustre de Rubielos de Mora?. Muestran que en dicho paleoecosistema existía una comunidad de lepidópteros de, al menos, varias especies. Es lógico pensar, dada la edad reciente del yacimiento (no superior a 20 millones de años), que existiría una comunidad de lepidópteros variada, similar a las que se encuentran actualmente en los medios alrededor de lagos. Sin embargo, esto no se desprende del registro fósil de restos directos -ejemplares inmaduros y adultos-. En Rubielos de Mora no se conocen orugas fósiles de Lepidoptera y únicamente se han encontrado dos ejemplares adultos atribuidos a la especie *Zygaena? turolensis* (Zygaenidae).

La escasa presencia de ejemplares de lepidópteros en el yacimiento de Rubielos de Mora se puede interpretar como debida a causas tafonómicas. La actividad de las orugas hace que éstas normalmente no sean accesibles al agua de los lagos y si acceden se hunden con gran facilidad, por lo que se depositan cerca de las orillas donde no se dan las condiciones propicias para la fosilización. Además, los adultos presentan una elevada capacidad de flotación debida a la gran superficie de las alas y a su cobertura de escamas hidrófugas, por lo que raramente llegarían a hundirse en el agua y, por tanto, a depositarse en el fondo anóxico del lago (Martínez-Delclòs y Martinell, 1993).

A lo anterior se añade que todo parece indicar que las marcas halladas no fueron producidas por orugas de la especie *Zygaena? turolensis*. En efecto, ningún género actual de Zygaenini se alimenta de *Zelkova*, *Salix*

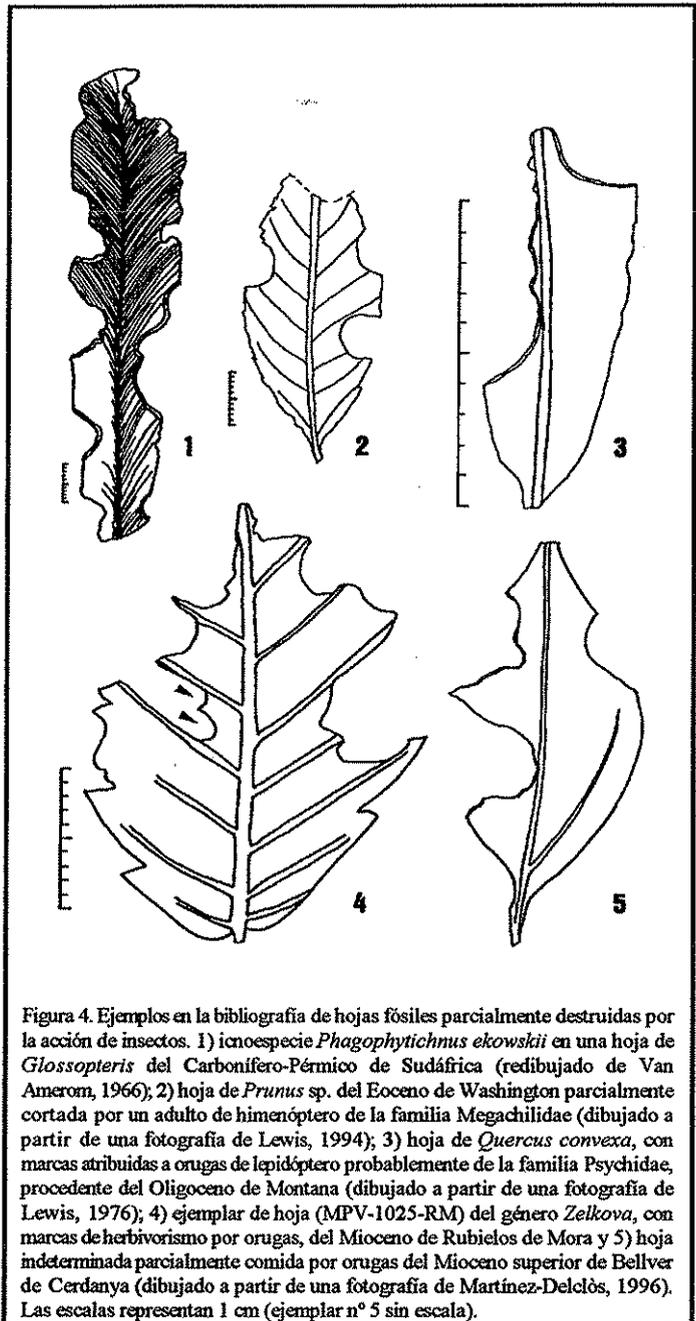


Figura 4. Ejemplos en la bibliografía de hojas fósiles parcialmente destruidas por la acción de insectos. 1) icnoespecie *Phagophytichnus ekowskii* en una hoja de *Glossopteris* del Carbonífero-Pérmico de Sudáfrica (redibujado de Van Amerom, 1966); 2) hoja de *Prunus* sp. del Eoceno de Washington parcialmente cortada por un adulto de himenóptero de la familia Megachilidae (dibujado a partir de una fotografía de Lewis, 1994); 3) hoja de *Quercus convexa*, con marcas atribuidas a orugas de lepidóptero probablemente de la familia Psychidae, procedente del Oligoceno de Montana (dibujado a partir de una fotografía de Lewis, 1976); 4) ejemplar de hoja (MPV-1025-RM) del género *Zelkova*, con marcas de herbivorismo por orugas, del Mioceno de Rubielos de Mora y 5) hoja indeterminada parcialmente comida por orugas del Mioceno superior de Bellver de Cerdanya (dibujado a partir de una fotografía de Martínez-Delclòs, 1996). Las escalas representan 1 cm (ejemplar n° 5 sin escala).

o *Myrica*, excepto *Zygaena exulans* una especie polífaga que se alimenta de *Salix hastata*, *S. helvetica*, *S. herbacea*, *S. myrsinites* y *S. reticulata* entre otras muchas especies vegetales de varios géneros (Fernández-Rubio, comunicación escrita, 1997). Además, según el Dr. Fernández Rubio esta adaptación secundaria se estima que es muy moderna.

Otros tipos de interacciones entre insectos y plantas en el registro fósil pueden tener implicaciones de mayor interés. Así, hasta hace poco no se conocía ningún resto directo perteneciente a la familia Phylloxeridae (Homoptera) en el registro fósil mundial. No obstante, se sabía que representantes de dicha familia existían ya durante el Cretácico al haberse hallado hojas fósiles, de este período geológico, con agallas cuyas morfologías coinciden con las que actualmente se pueden observar en

agallas causadas por filoxéridos. En efecto, hasta el reciente hallazgo de un ejemplar alado de filoxérido en el Mioceno inferior de Rubielos de Mora (Martínez-Delclòs *et al.*, 1991; Peñalver y Seilacher, 1995) el único registro existente se limitaba a agallas del Cretácico superior y del Eoceno inferior (5) (Wittlake, 1981). Por tanto, gracias a este peculiar registro fósil de restos indirectos se sabía que dicha familia tiene un origen muy antiguo.

También son muy importantes los restos foliares con marcas de herbivorismo hallados en el Carbonífero superior, período en el que se conocen los primeros registros de comunidades de insectos. Se sabe muy poco sobre la relación trófica de estas primeras comunidades de insectos y las plantas; sí se sabe que durante el Carbonífero la fauna de insectos era eminentemente succionadora o semi-succionadora. Por ello los hallazgos de hojas y pinnas carboníferas parcialmente devoradas revisten gran interés; en España, en el Estefaniense de la provincia de León, han sido descritas unas peculiares marcas de herbivorismo en pinnas de *Neuropteris praedentata* (Van Amerom, 1966), para las que se ha creado un icnogénero y una icnoespecie - *Phagophytichnus ekowskii*. Esta icnoespecie se ha hallado también en el Carbonífero-Pérmico de Sudáfrica (fig. 4.1).

ADDENDA

Poco después de la conclusión del presente artículo hemos localizado cuatro hojas con marcas de herbivorismo similares a las aquí estudiadas. Éstas se encuentran en la colección del Museo de paleontología de la Universidad de Zaragoza y fueron halladas por Javier Ferrer en 1990 durante una prospección paleontológica. Todas ellas provienen del yacimiento llamado Río Rubielos en la cuenca de Rubielos de Mora (sus siglas son RM3-249, RM3-262, RM3-348 y RM4-28).

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Eduardo Barrón la clasificación de los restos foliares y al Dr. Fidel Fernández Rubio sus interesantes comentarios sobre la alimentación de las orugas de Zygaenini. Los ejemplares estudiados pertenecen a la colección del Museo Paleontológico Municipal de Valencia.

Notas:

- 1: Todos estos son ejemplos de restos directos, es decir, los organismos del pasado, completos o fragmentados, que han fosilizado.
- 2: Por ejemplo, en el Jurásico de Solnhofen (Alemania) se han hallado rastros de limúlidos del género *Mesolimulus* con el ejemplar productor fosilizado al final de dicho rastro.
- 3: La Paleontología estudia el comportamiento de los animales del pasado.
- 4: Son orugas polífagas aquellas que pueden alimentarse de más de una especie de planta; en ocasiones las diferentes especies de plantas pertenecen a más de un género.
- 5: El Cretácico superior comprende desde los 95 a los 65 millones de años y el Eoceno inferior en el que se han hallado también agallas de filoxéridos comprende desde los 53 a los 45 millones de años.

Bibliografía

- BOUCOUT, A.J. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier Science Publishers B.V.: 725 pp. Netherlands.
- 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.
- 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.
- HEINRICH, B. 1993. How avian predators constrain caterpillar foraging, 224-247 pp. In: N.E. Stamp y T.M. Casey (Eds.), *Caterpillars. Ecological and evolutionary constraints on foraging*, cap. 7, Chapman & Hall. New York.
- JARZEMBOWSKI, E.A. 1994. Checklist of Tertiary insects from Dorset. *Natural History Reports (Geology)*: 145-146.
- 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 (2): 345-346.
- LEWIS, S.E. 1994. Evidence of leaf-cutting bee damage from the Republic sites (Middle Eocene) of Washington. *Journal of Paleontology*, 68 (1): 172-173.
- LOCKLEY, M.G. 1993. *Siguiendo las huellas de los dinosaurios*. Serie McGraw-Hill de divulgación científica. McGraw-Hill/Interamericana de España, S.A.: 307 pp.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. 1996. El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 20 (1-2): 9-30.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. y MARTINELL, J. 1993. Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain. *Kaupia. Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 2: 133-144.
- MARTÍNEZ-DELCLÓS, X.; PEÑALVER, E. y BELINCHÓN, M. 1991. Primeras aportaciones al estudio de los insectos del Mioceno de Rubielos de Mora, Teruel (España). *Revista Española de Paleontología*. n° extra.: 125-137.
- MONTOYA, P., PEÑALVER, E., RUIZ-SÁNCHEZ, 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.
- PEÑALVER, E. y MARTÍNEZ-DELCLÓS, X. 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuenca lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes-Alcora, Castellón), 149-152 pp. In: J.P. Calvo y J. Morales (Eds.), *Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*. Madrid.
- PEÑALVER, E. y SEILACHER, A. 1995. Rubielos de Mora- Eine untermiozäne Fossil-Lagerstätte. *FOSSILIEN*, 1995 (4): 211-216.
- SCOTT, A.C. 1992. Trace fossils of plant-arthropod interactions, 197-223 pp. In: C.G. Maples y R.R. West (Eds.), *Trace fossils, short courses in paleontology*, n° 5, Paleontological Society. Univ. Tennessee, Knoxville.
- VAN AMEROM, H.W. 1966. *Phagophytichnus ekowskii* nov. ichnogen. & nov. ichnospp., eine missbildung infolge von insektenfrass, aus dem Spanischen Stephanien (Provinz León). *Leidse Geologische Mededelingen*, 38: 181-184.
- VILLALTA, J.F. 1957. Dos zoocecidias fósiles del Mioceno de Cerdaña (prov. de Lérida). *Cursos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada* (I Reunión del Terciario), 4: 63-64.
- VILLALTA, J.F. y CRUSAFONT, M. 1945. La flora miocénica de la depresión de Bellver. *Iberda*, 3: 339-353.
- WITTLAKE, E.B. 1981. Fossil plant galls, 729-731 pp. In: H.E. Kaiser (Ed.), *Neoplasms-Comparative pathology of growth in animals, plants, and man*. Baltimore.

