

EVIDENCIAS DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA PRODUCIDAS POR ARTRÓPODOS TERRESTRES A LO LARGO DEL TIEMPO GEOLÓGICO

M^a Milagro Coca Abia¹, Patricio Domínguez Alonso²
y Brett C. Ratcliffe³

¹ Dpto. Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales.
José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid (España). — mcnc171@mncn.csic.es

² Dpto. de Paleontología. Fac. de CC. Geológicas. Universidad Complutense de Madrid.
28040 Madrid (España). Email: padomin@eucmax.sim.ucm.es

³ W436 Nebraska Hall. University of Nebraska State Museum.
Lincoln, NE 68588-0515 (USA). Email: bcr@unlserve.unl.edu

Resumen

Los artrópodos terrestres generan un gran número de evidencias de su actividad biológica que pueden perdurar mucho tiempo después de la muerte del organismo que las produjo; estas pistas pueden incluso preservarse a lo largo del tiempo geológico llegando a nuestros días como icnofósiles. El hallazgo y estudio de los icnofósiles proporciona una valiosa herramienta para el conocimiento del modo de vida del organismo productor, de su anatomía, fisiología y comportamiento y nos informan sobre las condiciones ambientales pretéritas. Por otra parte, los icnofósiles complementan la información que ofrecen los restos fósiles de los organismos; esto es especialmente importante para comprender más adecuadamente la evolución de un grupo.

Palabras clave: Fósil, Ichnofósil, Arthropoda.

Evidences of biological activity produced by land arthropods through geologic time.

Abstract

Land arthropods produce much evidence of their biological activity. This evidence can persist a long time after the producing organisms die. These traces can be preserved through geological time as ichnofossils. These ichnofossils are good indicators of the biology, anatomy, fisiology and behaviour of the producing organisms. In addition, the ichnofossils provide information about the past environment. Ichnofossils also compliment the information provided by body fossils. These are both important to our understanding of the evolution of specific taxa.

Key words: Fossils, Ichnofossils, Arthropoda.

INTRODUCCIÓN

La Ichnología se remonta a tiempos prehistóricos en los que las sociedades cazadoras-recolectoras utilizaban rastros de actividad biológica animal para detectar a sus presas. Por ello, fue fundamental para la supervivencia de estas sociedades desarrollar estrategias que permitieran la eficacia cinegética, naciendo así la primera ciencia aplicada.

Aunque el estudio de los rastros, pistas y otras estructuras dejadas por organismos es una ciencia ancestral, el término que la define, 'Ichnología', apareció por primera vez a mediados del siglo XIX en el título de una obra de Hitchcock (1858) sobre rastros de pisadas fósiles de vertebrados (Martin, 1997). Anteriormente, a principios del siglo XIX, ya se habían descrito las primeras pistas fósiles, concretamente de invertebrados, aunque fueron consideradas algas (Fucoides) (v.g.,

Zoophicos, Palaecophicos). Nathorst (1873) refutó la consideración de estos fósiles como algas, demostrando su afinidad a estructuras sedimentarias biogénicas actuales. Sin embargo, sus argumentos no fueron aceptados hasta mucho más tarde.

Como vemos, la Ichnología como disciplina científica, comenzó a mediados del siglo XIX, alcanzando un amplio reconocimiento internacional en la segunda mitad del siglo XX. El auge experimentado por la Ichnología ha llevado a los científicos a considerar dos subdisciplinas: la Neoichnología que estudia las pistas dejadas por organismos actuales y la Paleoichnología que presta su atención a aquellos rastros dejados en el pasado por organismos que generalmente están extinguidos.

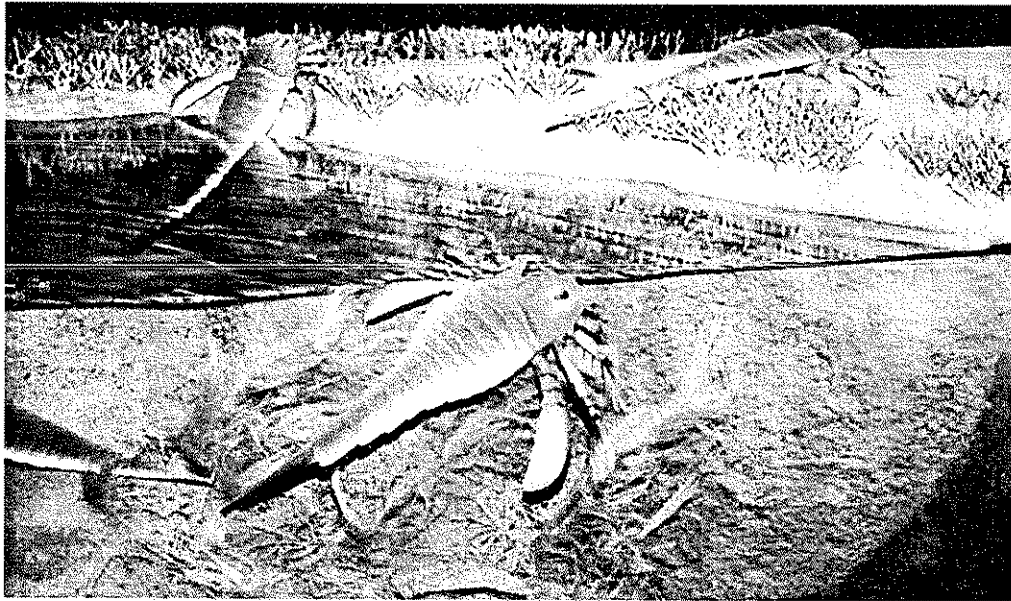


Fig. 1.- Artrópodos anfíbios saliendo al medio terrestre. Diorama expuesto en el Museo de Historia Natural (Smithsonian Institution, Washington D.C.) mostrando la colonización del medio terrestre por artrópodos, en este caso Euriptéridos. Foto, Domínguez Alonso y CocaAbia.

Por otro lado, las pistas y los restos de actividad biológica de los organismos, tanto actuales como ancestrales, pueden ser objeto de estudio considerando exclusivamente su morfología. Además de este punto de vista morfológico estricto, los icnofósiles también pueden ser considerados el medio que registra los patrones y pautas de comportamiento de los organismos que los produjeron, en definitiva su etología.

Así, desde el punto de vista morfológico estricto, la mayor parte de las pistas fósiles son lo suficientemente características como para permitir su tratamiento taxonómico convencional o ichnotaxonomía, basada en la descripción detallada y comparada (Brenchley y Harper, 1998). Desde la aparición de la tercera edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1985) la descripción de ichnotaxones ha quedado regulada mediante un sistema de normas y recomendaciones, quedando las pistas actuales expresamente excluidas del ICZN. En este sentido debemos destacar la tendencia hacia la descripción de ichnogéneros e ichnoespecies, sin existir un acuerdo generalizado en el uso de taxones de mayor rango. Una discusión acerca de la ichnotaxonomía puede encontrarse en el capítulo 9 de Bromley (1990: 143-164).

Por otra parte, y en general, no se puede atribuir inequívocamente un ichnotaxón a un organismo productor, a no ser que existan, como en algunos casos, organismos fosilizados en el extremo del rastro que dejaron. Desde un punto de vista formal, los ichnotaxones deben ser considerados como parataxones, ya que sólo reflejan aspectos parciales de un organismo. La taxonomía de los organismos y la ichnotaxonomía son dos sistemas taxonómicos independientes pero regidos por las mismas reglas: el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (abreviadamente ICZN, no confundir con International Commission on Zoological Nomenclature, también ICZN; ICZN 1985). En los casos en los que se puede atribuir inequívocamente un icnofósil a su organismo productor, el icnofósil y el fósil se nombran independientemente y no entran en juego reglas de prioridad nomenclatural ya que, aunque los nombres de ambos taxones están regidos por el mismo Código (ICZN), pertenecen a sistemas de nomenclatura diferentes.

Como un ejemplo citaremos el caso del xiphosuro *Mesolimulus walchi* del yacimiento jurásico de Solnhofen, el mismo de donde procede *Archaeopteryx*, que aparece en el extremo del rastro de pisadas conocido como *Kouphichnium*. Ambos, *Mesolimulus walchi* y *Kouphichnium*, son taxones independientes, por ello no podemos hablar de sinonimia.

Los principales animales formadores de icnofósiles en ambientes no marinos o continentales (ambientes terrestre, fluvial y lacustre) son los Tetrápodos, Moluscos, Anélidos y Artrópodos (Donovan, 1994). En este trabajo nos centramos en las pistas y rastros de actividad biológica dejadas por los Artrópodos en medios continentales. Para ello es preciso comprender la conquista del medio continental por los artrópodos y la interacción con él en la lucha por la supervivencia.

CONQUISTA DEL MEDIO TERRESTRE POR ARTRÓPODOS

Los Artrópodos son uno de los grupos de invertebrados que han colonizado el medio terrestre con mayor éxito evolutivo (Fig. 1). El paso del medio acuático al terrestre implicó la adquisición y desarrollo de estructuras indispensables para la supervivencia tales como sistemas esqueléticos de soporte y órganos respiratorios adecuados.

Los restos fósiles más antiguos conocidos de artrópodos terrestres corresponden a fragmentos cuticulares de ciempiés y trigonotárbidos (arácnidos) procedentes del Silúrico de Shropshire, Inglaterra (Jeram et al., 1990). Sin embargo, la existencia de icnofósiles de artrópodos terrestres de edad Ordovícica y evidencias de bioturbación de los suelos por artrópodos terrestres prueban, aunque no se hayan encontrado fósiles representativos del cuerpo del animal, que estos organismos ya existían en esta época.

Los Artrópodos conquistaron el medio terrestre de forma gradual. Desde el Silúrico Superior al Carbonífero Inferior los miriápodos, insectos y diferentes grupos de arácnidos colonizaron el medio terrestre, sin embargo otros artrópodos permanecerían en el medio acuático, saliendo al medio terrestre de forma esporádica (Fig. 2).

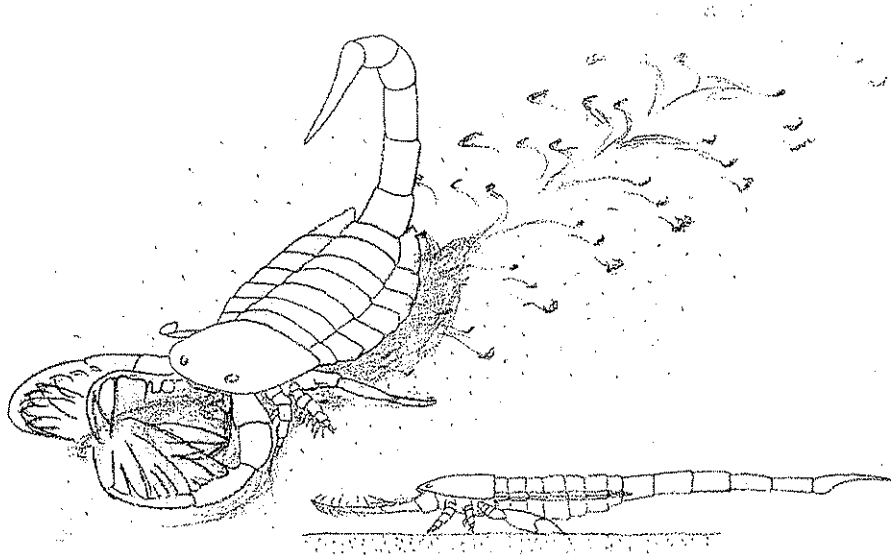


Fig. 2.- *Mixopterus* (Euríptérico marino del Silúrico de Noruega) en vista dorso-lateral generando el rastro de pisadas *Palmichnium* (dibujo basado en las reconstrucciones de Hanken y Størmer, 1975). Rastros similares son conocidos en medios terrestres del Devónico.

En el Devónico el medio terrestre ya estaba colonizado por ciempiés, milpiés y otros miriápodos como los artropleúridos, además de los escorpiones, trigonotárbidos y los eurípteros. Sin embargo, los primeros insectos ya estaban presentes en asociaciones del Silúrico tardío.

En esta época tan sólo unas pocas especies de insectos coexistieron con plantas primitivas en llanuras de inundación, principalmente como detritívoros con dietas monótonas de tejidos muertos, así como algunos herbívoros no especializados.

En el Carbonífero, la cálida y húmeda atmósfera favoreció una vegetación exuberante y con ella la diversificación de los artrópodos terrestres. Numerosos grupos de artrópodos tienen representantes fósiles en rocas de esta edad; baste citar que en este Periodo ya estaban establecidos todos los Ordenes de arácnidos existentes hoy en día.

En el Carbonífero Inferior los insectos conocidos eran ápteros. En el Carbonífero medio surgieron los primeros rudimentos de alas, que no eran más que expansiones laterales rígidas que no les permitían volar. Al final del Carbonífero, estas expansiones laterales evolucionaron hasta conseguir alas flexibles y funcionales.

En el Carbonífero Superior algunos Crustáceos como los isópodos colonizaron el medio terrestre y muy recientemente diferentes grupos de anfíodos y de cangrejos sufrieron adaptaciones a un modo de vida terrestre, aunque siempre vinculados a masas de agua.

Por tanto, además de las condiciones ambientales que reinaban en el Carbonífero, la adquisición de nuevas estructuras como las alas de los insectos, algunas adaptaciones secundarias al medio acuático continental y la posesión de un sistema esquelético rígido y articulado fueron adquisiciones evolutivas lo suficientemente plásticas como para permitir una gran diversidad de formas que contribuyeron a que, al final del Paleozoico, los artrópodos dominaran casi todos los medios.

Todos estos grupos de artrópodos que habitaron en medios continentales debieron dejar evidencias de su actividad biológica. El objetivo de este trabajo es ofrecer un panorama general de los rastros dejados por estos organismos.

ICHTNOFACIES TERRESTRES Y PALEOAMBIENTES

Se entiende por ichnofacies una asociación característica de pistas fósiles que es recurrente en el espacio y en el tiempo, y que refleja directamente condiciones ambientales del hábitat (Bromley, 1990).

Muchos ichnofósiles se encuentran asociados a facies sedimentarias concretas. Seilacher (1967) distinguió un número de ichnofacies que se desarrollaron en ambientes marinos a diferentes profundidades y las denominó por el nombre de uno de los ichnogéneros más representativos. Por otro lado, el conjunto de los ichnofósiles continentales fueron incluidos en una única ichnofacies denominada ichnofacies de *Scoyenia* (Seilacher, 1967). El ichnofósil *Scoyenia* fue descrito por White (1929) para describir unas perforaciones o galerías estriadas rellenas por meniscos de sedimento, encontradas en rocas pérmicas del Parque Nacional del Gran Cañón (Arizona), que probablemente fueron generadas por un coleóptero.

Trabajos posteriores (Frey et al., 1984) argumentaron las limitaciones de la ichnofacies de *Scoyenia*, sugiriendo que las ichnofacies terrestres son tan numerosas como las marinas y que la ichnofacies de *Scoyenia* es sólo una entre otras muchas asociaciones de ichnofósiles continentales.

Lamentablemente, los ichnofósiles continentales (dulceacuícolas y terrestres) no han sido estudiados con la misma intensidad que los marinos. Por ello, en la actualidad no es posible la creación de un modelo general que permita la diferenciación neta de las ichnofacies continentales. En un intento sistematizador, se han propuesto ichnocenosis, o más concretamente asociaciones de ichnofósiles correspondientes a diferentes ambientes sedimentarios continentales. Así por ejemplo, Frey y Pemberton (1987) describen la ichnocenosis de *Psilonichnus* y Curran (1992) la emplea como una ichnofacies continental de ambientes costeros de playa, donde el ichnofósil característico es *Psilonichnus upsilon*, que aparentemente son madrigueras de cangrejos fantasma (género *Occipode*). Sin embargo, la situación se complica al existir ichnofósiles típicamente marinos en ambientes continentales (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980) tanto dulceacuícolas (v.g. *Cruziana*, *Rusophycus*, *Bilobites*, *Skolithos*) como terrestres (*Skolithos*).

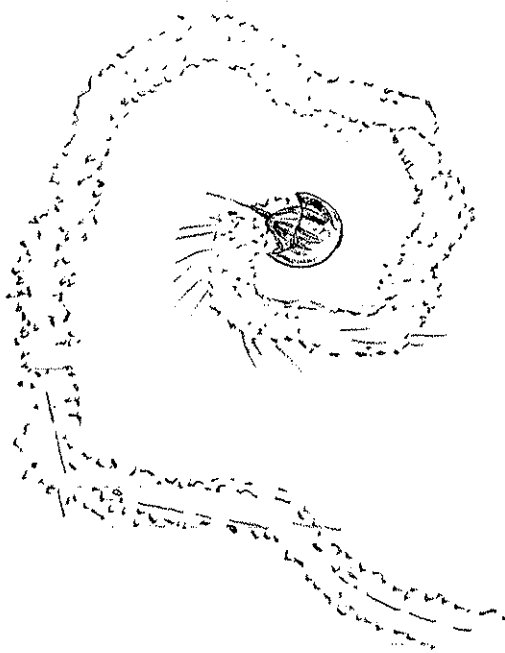


Fig. 3.- *Mesolimulus walchi* en el extremo de su propio rastro *Kouphichnium* del yacimiento jurásico de Solnhofen (Alemania). Probablemente, el animal murió de forma súbita por la afluencia de aguas hipersalinas.

ESTRUCTURAS ETOLÓGICAS GENERADAS POR ARTRÓPODOS TERRESTRES

Entendemos por estructura etológica la evidencia tangible de la actividad de uno o varios individuos, antiguos o actuales, que registra en mayor o menor grado el comportamiento del productor o productores mediante la interacción activa con un sustrato (orgánico o inorgánico) o mediante la producción de sedimento (Gámez Vintaned y Liñán, 1996).

Así, las estructuras etológicas fosilizadas permiten obtener información acerca del ambiente en el que vivió el animal, además de su actividad biológica y comportamiento. En muchos casos es difícil atribuir la estructura etológica al organismo que la produjo, a no ser que aparezca fosilizado junto ella. Sin embargo, hay algunos organismos que producen o produjeron rastros únicos e inequívocos. Este es el caso de las larvas de tricópteros que construyen con musgo, hojas, granos de arena y otros materiales, vainas muy características donde se encierran.

Por otra parte, los patrones de comportamiento a lo largo del tiempo geológico pueden permanecer casi constantes, aunque la naturaleza de los productores haya cambiado. Así, organismos pertenecientes a grupos taxonómicos diferentes con estilos de vida semejantes o parecida constitución corporal pueden generar estructuras etológicas similares (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980). Esto se deduce al comprobar que el incremento de diversidad de artrópodos terrestres en el Carbonífero fue mucho mayor que la diversidad de pistas dejadas por ellos, lo cual hace suponer que muchos patrones de interacción organismo-sedimento u organismo-organismo eran los mismos para muchos grupos de artrópodos.

En contraste, organismos filogenéticamente próximos e incluso genealógicamente emparentados (adultos, pupas y larvas), pueden generar estructuras etológicas muy diferentes (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980). Incluso el mismo organismo puede producir una variedad de estructuras etológicas; éste es el caso del cangrejo violinista (género *Uca*) que genera distintas estructuras dependiendo de su actividad biológica, las cuales son potencialmente fosilizables (pisadas sobre la arena, túneles, las bolas alimenticias o excrementos).

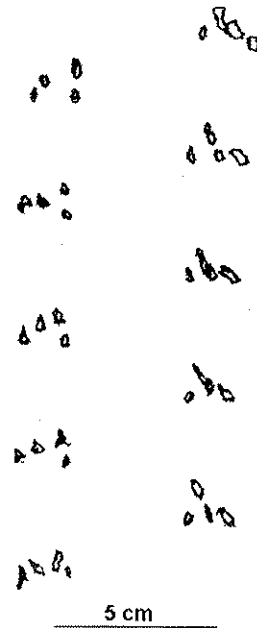


Fig. 4.- Rastro de pisadas de araña donde se pueden ver las huellas de los cuatro pares de patas; el rastro procede del Pérmico de Arizona.

En muchos casos, los organismos marinos o ligados a ambientes salobres pueden moverse por ambientes continentales dejando rastros típicamente marinos en sustratos continentales (Maples y Archer, 1989), lo que incrementa artificialmente el registro de icnofósiles en ambientes continentales.

TIPOS DE ESTRUCTURAS ETOLÓGICAS

Los artrópodos terrestres son animales que viven sobre un sustrato y generan una variedad de estructuras etológicas, éstas son básicamente:

1.- Surcos y rastros de pisadas sobre el sustrato

Los surcos se forman cuando parte del cuerpo del animal se arrastra sobre el sustrato de forma continua (Fig. 2 y 3). Las huellas o rastros de pisadas se forman cuando los apéndices locomotores del animal se apoyan sobre el sustrato de forma independiente (Fig. 4) (Simpson, 1975).

Los artrópodos producen más rastros de pisadas que surcos, debido a que tienen apéndices locomotores bien desarrollados que permiten la elevación del cuerpo sin dejar surcos en el sustrato. Las patas de los artrópodos se encuentran separadas unas de otras, generando un patrón de pisadas característico y similar a la estructura de las patas, por ello, en ocasiones, es posible identificar el artrópodo que lo produjo.

Este tipo de estructuras biogénicas, también llamadas epiestratalas, pueden ser destruidas por procesos biogénicos o físicos. Por ello son típicas de ambientes estables no fluctuantes, donde los organismos no necesitan excavar perforaciones para protegerse o abrigarse y donde los procesos físicos no son muy activos. También predominan en superficies húmedas de tipo sedimentario o en zonas próximas a ambientes húmedos (Pollard, 1985) donde los suelos no son ni muy duros ni muy blandos y donde es más fácil su conservación.

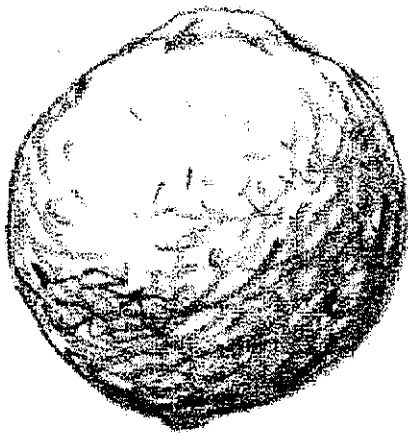


Fig. 5.- *Coprinisphaera*, bola nido de escarabajo coprófago.

A pesar de los inconvenientes en su conservación, se conocen huellas de artropodarios del Carbonífero Inferior (Briggs y Rolfe, 1983) y de escorpiones, milpiés, arañas (Fig. 4) e isópodos en depósitos del Pérmico (Alf, 1968; Ekdale y Pickard, 1985).

2.- Perforaciones y madrigueras

Las perforaciones o madrigueras son estructuras biogénicas excavadas en el sustrato. Su diversidad y complejidad está en función de la actividad biológica y de la etología más o menos elaborada del organismo que las generó.

Ratcliffe y Fagerstrom (1980) indicaron que las perforaciones o madrigueras pueden ser ventajosas en medios terrestres, ya que permiten condiciones ambientales estables protegiendo al organismo de los depredadores y del parasitismo.

Las perforaciones en sustratos consolidados y en ambientes fuera del influjo de las mareas tienen más posibilidad de conservarse que aquellas generadas en sustratos menos consolidados y en ambientes intermareales.

Las perforaciones generadas por artrópodos terrestres son muy diversas. Por ejemplo, los milpiés las construyen para alimentarse y protegerse, los escarabajos del estiércol para proteger y alimentar a sus crías guardando bolas nido. Otros artrópodos perforan el sustrato para descansar, escapar de las condiciones ambientales adversas o de sus depredadores. Por el contrario, hay artrópodos, como los arácnidos, que se ocultan en las perforaciones para cazar a sus presas.

Los insectos son los artrópodos que generan más numerosas y variadas perforaciones en ambientes continentales. Su morfología varía según el estado del ciclo biológico en el que se encuentre el insecto; así generalmente las perforaciones generadas por las larvas son diferentes a las de los adultos y tienen distintos usos (Clark y Ratcliffe, 1989).

La función de estas estructuras biogénicas suele estar relacionada con la alimentación, la ovoposición, su uso como nido o como morada. Por ejemplo, los nidos de avispas, abejas y escarabajos del estiércol son conocidos desde el Terciario (Ekdale et al., 1984; Retallack, 1984; Domínguez-Alonso y Coca-Abia, 1998). En el caso de moradas, las perforaciones pueden ser muy complejas, como en el caso de los termiteros con múltiples galerías, lo que implica un comportamiento muy elaborado.

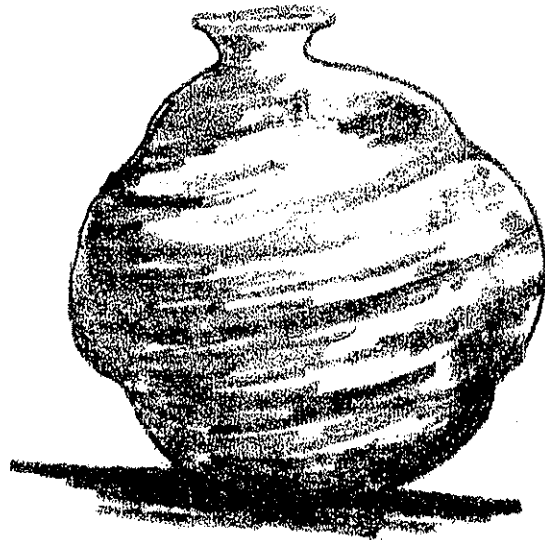


Fig. 6.- Nido de abeja o avispa alfarera.

3.- Cápsulas

Las cápsulas son estructuras donde vive el animal permanentemente y están generadas mediante un ataque químico o mecánico producido por el propio animal. Además tienen una misión protectora.

La mayoría de los artrópodos son móviles y muy pocos generan cápsulas. Algunos lo hacen dentro de madera (algunas larvas de insectos, termitas y algunos escarabajos adultos) y otros, como algunos isópodos, ayudándose de sus mandíbulas generan cápsulas dentro de las rocas.

4.- Coprolitos

Los coprolitos son estructuras biogénicas fosilizadas resultantes del proceso de excreción y defecación. En este punto hay que distinguir dos tipos de coprolitos:

- a) Coprolitos producidos directamente por los artrópodos. Estos son poco conocidos, sin embargo se han descrito coprolitos cilíndricos atribuidos a artrópodos terrestres posiblemente insectos o miriápodos de edad Carbonífero (Scott, 1977). También se han encontrado coprolitos en minas producidas en hojas y troncos.
- b) Coprolitos generados por vertebrados y manipulados por artrópodos, generalmente escarabajos coprófagos. Aunque el coprolito en sí mismo procede del excremento de un vertebrado, es una evidencia tangible de la actividad etológica de los escarabajos del estiércol. Estos insectos tienen distintas pautas de comportamiento nidificador y de manipulación del estiércol. El caso más simple lo encontramos en aquellos escarabajos que viven en el excremento sin elaborar bolas nido ni madrigueras. En otros casos, el insecto excava galerías debajo o en el seno del excremento. Chin y Gill (1996) han descrito este tipo de estructuras en el seno de coprolitos de dinosaurio.

Un caso aún más complejo aparece en aquellos escarabajos con un comportamiento nidificador bien desarrollado; en estos casos el insecto transporta porciones de excremento a una cierta distancia, bien sea en superficie como *Scarabeus* o en profundidad a través de minas y galerías que terminan en celdillas donde depositan el excremento. Para mayor información sobre este tipo de comportamiento en organismos actuales, veáse Doube, 1990 (*in* Martín-Piera, 1997, p. 32, fig.

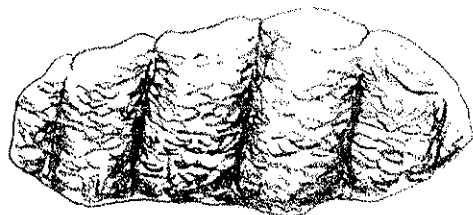


Fig. 7.- Celdillas de abeja y avispas solitarias. *Chubutolithes gaimanensis* del Paleógeno de Argentina. Dibujo basado en Bown y Ratcliffe, 1988.

12) y Romero-Samper y Martín-Piera (1995) entre otros. Un ichnofósil que ilustraría este caso es *Coprinsphaera* del Oligoceno de Dakota (Retallack, 1984) (Fig. 5).

5.- *Aedificichnia*

Aedificichnia son construcciones biogénicas que fueron elaboradas por un organismo a partir de materiales que él mismo sintetizó (generalmente seda, saliva o excrementos), recolectó (barro, fibras de celulosa) o consolidó (con saliva) (Bown y Ratcliffe, 1988). La tela de araña, la vaina donde se encierran las larvas de tricópteros y los nidos de abejas y avispas alfareras (Fig. 6), son los casos más representativos de *Aedificichnia* en ambientes continentales.

Un caso muy curioso de *Aedificichnia* es la tela de araña conocida del Eoceno de oeste de Colorado (Cordington, 1992) de la que, aunque no se conserva la tela *sensu stricto*, se conoce su forma por el agrupamiento de casi un centenar de insectos que cayeron en ella y que revelaron su forma.

Las vainas de larvas de tricópteros están construidas con granos de arena, hojas, madera, conchas, musgo, etc. Todo ello consolidado por un cemento o seda sintetizada por las larvas (Boucot, 1990).

Las abejas y avispas solitarias construyen celdillas con barro y cementadas con su propia saliva. Un ejemplo de *Aedificichnia* es el ichnofósil *Chubutolithes gaimanensis* Bown y Ratcliffe, 1988 del Paleógeno de Argentina (Fig. 7).

6.- *Calichnia*

A esta categoría etológica pertenecen los nidos subterráneos de himenópteros y coleópteros (Genisé y Bown, 1994). Estos nidos pueden presentar un sistema de túneles que terminan en una celdilla o cámara de cría donde depositan los huevos y se desarrolla la larva. Un ejemplo de *Calichnia* es el ichnofósil *Celliforma gomezi* Domínguez-Alonso y Coca-Abia, 1998 del Mioceno de Honduras (Fig. 8). A esta categoría también pertenecerían los puparios de algunos coleópteros como por ejemplo los descritos por Tilley et al. (1997) atribuidos a gorgojos.

7.- Interacciones artrópodos-plantas

Las interacciones artrópodos-plantas más antiguas las encontramos en depósitos aluviales del Devónico de Escocia sobre *Rhynia*, una de las primeras plantas vasculares conocidas. Los fósiles de *Rhynia* muestran daños asociados a estructuras generadas por la planta como respuesta a la agresión. Los artrópodos que se encuentran asociados a *Rhynia* son básicamente arácnidos trigonotárbidos, ácaros y algunas especies de colémbolos.

Aunque la mayoría de las interacciones artrópodo-planta son producidas por los insectos, la especificidad del

daño generado a la planta por el insecto es muy baja. Esto quiere decir que, incluso en ichnofósiles excelentemente conservados, es muy difícil precisar la identidad del insecto generador del daño a bajo rango taxonómico, siendo sólo posible reconocer patrones de interacción insecto-planta característicos de linajes de insectos de alto rango (Labandeira, 1997). Desde este punto de vista, algunos ichnofósiles paleozoicos permiten atribuir su génesis a diferentes linajes de insectos ya extinguidos y en general poco conocidos (Beck et al., 1996). Sin embargo, algunos de los patrones actuales de interacción insecto-planta ya estaban establecidos en bosques de llanuras aluviales del Pensilvaniense tardío, hace aproximadamente 302 millones de años (Labandeira y Phillips, 1996). Como ejemplo, insectos holometábolos de esa época inducían a la formación de agallas en el tejido interno de los frondes del helecho arbóreo *Psaronius*. Esta evidencia incluye una galería axial rellena de bolas fecales además de estructuras generadas por la planta como respuesta al ataque de estos insectos (Labandeira y Phillips, 1996). Por otro lado en plantas del Cenozoico aparecen patrones similares a los producidos por insectos actuales, como minas en hojas, agallas y otras pistas dejadas por el insecto al alimentarse.

Los artrópodos interactúan con las plantas para alimentarse, protegerse del medio ambiente y de sus enemigos, reproducirse, etc. Las interacciones tienen lugar en diferentes partes de la planta como las hojas, los tallos, los troncos, las semillas o las flores. No todas las interacciones dejan huellas, las más corrientes y más abundantes en el registro fósil son las interacciones de insectos con hojas seguidas por las producidas en tallos y troncos. Por el contrario las más escasas son las interacciones de insectos polinizadores con flores, pues los insectos no suelen dejar señales en las flores después de libar.

Por otro lado, los ichnofósiles generados por la interacción insecto-planta no suelen encontrarse junto al fósil del insecto. Esto puede ser consecuencia simplemente de la movilidad del insecto (sencillamente, éste pone la huella y se va) o puede ser consecuencia del proceso tafonómico diferencial entre los restos de la planta y los del insecto (Baxendale, 1979). En efecto, la composición y estructura de ambos organismos son tan diferentes que deberían producirse unas condiciones de fosilización muy concretas para que ambos se conservaran. Por ello es difícil encontrar comportamientos 'congelados' en los que aparece el insecto interactuando con la planta. Como ejemplo, no obstante, encontramos inclusiones en ámbar de planta e insectos interactuando.

Las pistas en hojas debidas a la alimentación de los insectos proliferan en el Carbonífero como consecuencia de la diversificación de los insectos por el desarrollo de estructuras como las alas. La radiación evolutiva de las angiospermas en el Cretácico y Terciario permitió a los insectos disponer de una gran variedad de recursos. Ambos, insectos y plantas, coevolucionaron y desarrollaron otros patrones de interacción generalmente relacionados con la alimentación.

1. Las pistas en hojas son variadas y dependen del artrópodo y del estadio del ciclo biológico en el que se encuentre. Las más significativas son las siguientes:

- *Rastros marginales*.—Son marcas semicirculares, pequeñas y dispuestas en sucesión continua en el margen de la hoja. Algunas plantas han desarrollado un mecanismo de defensa generando toxinas, sin embargo algunos insectos han respondido a esto produciendo rastros marginales interrumpidos, no continuos, para evitar la respuesta tóxica de la planta. Hojas de *Glossopteris* con el ichnofósil *Phagophytichnus*, han sido encontrados en rocas del Pérmico.

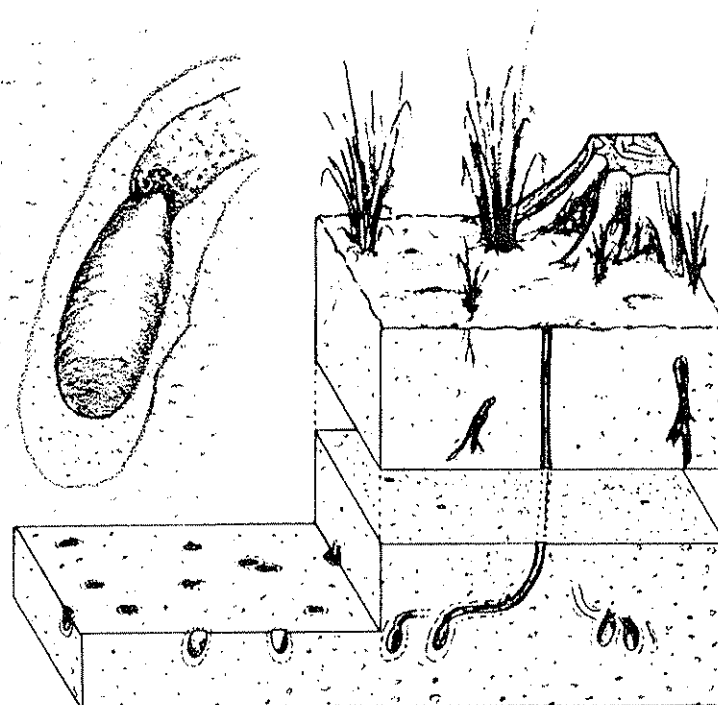


Fig. 8.- Sistema de túneles y celdillas de abejas o avispas minadoras. *Celliforma gomezi* del Mioceno de Honduras. Bloque diagrama de Domínguez Alonso y Coca Abia, 1998.

• *Rastros no marginales*.—Son pequeños orificios en la hoja, cuya forma y tamaño depende del animal y de la planta donde se produce. Para que se generen rastros no marginales son necesarias piezas bucales más especializadas. Básicamente, hay dos patrones de rastros no marginales, aquel producido cuando el animal se come la epidermis pero no penetran en capas más profundas de la hoja y aquel en el que se producen daños en el tejido blando, dejando al descubierto la venación foliar. Los rastros no marginales no aparecen hasta el Cretácico.

• *Minas en hojas*.—La formación de minas en las hojas supone un comportamiento muy especializado por parte del organismo que las produce. Son túneles excavados por las larvas dentro de las hojas. La materia fecal permanece en el túnel, lo que puede permitir conocer al organismo causante. Este tipo de estructuras se encuentran en hojas de angiospermas y generalmente son producidas por larvas de insectos (coleópteros, dípteros e himenópteros). Hay pocos icnofósiles de este tipo en el registro fósil, y la mayoría de los conocidos son del Terciario y Cuaternario.

• *Agallas*.—Las agallas son el resultado de una reacción fisiológica de los tejidos de las plantas ante el ataque o la presencia de un animal parásito. Los artrópodos que usan esta estrategia, generalmente insectos, inyectan el huevo en el tejido de la planta, dañándola. La planta reacciona hipertrofiando los tejidos que rodean la herida donde ha sido depositado el huevo, de esta forma, queda encerrado en un endurecimiento de la epidermis, permaneciendo el insecto durante sus estados preimaginales protegido dentro de la agalla ya formada. En el registro aparecen en hojas de edad Carbonífero, aunque estas formas llegan a ser más diversas en el Terciario, quedando la fauna de artrópodos productora de agallas perfectamente establecida en el Mioceno (Diéguez et al., 1996).

2. Las galerías en madera y tallos proliferaron desde el Carbonífero Tardío aunque los ejemplos más antiguos

corresponden a tallos de *Rhynia* del Devónico. Este tipo de pistas no son tan variadas como en hojas y básicamente son debidas a la alimentación y protección de insectos como termitas y algunos coleópteros, aunque también actúan sobre madera otros artrópodos como los ácaros.

Los ataques pueden ser sobre madera viva o muerta. Si la madera está viva, la planta reaccionará de la misma manera que si el ataque es en las hojas, es decir, produciendo agallas. En otros casos, el ataque del insecto sobre la madera es tan fuerte que puede provocar la muerte de la planta, este es el caso de la proliferación en madera de algunos coleópteros como los escolítidos.

Entre las pistas en madera más significativas encontramos:

• *Perforaciones, galerías y sistemas de perforaciones*.—Las perforaciones y galerías en la madera son típicas de termitas y algunos coleópteros, su función es la alimentación y protección de adultos y crías. Las perforaciones van seguidas de una red de túneles, algunas veces muy intrincados, donde el animal vive durante todo su ciclo biológico. El uso de la madera como alimento implica una alta especialización en el sistema digestivo que permite la digestión de la celulosa.

• *Cápsulas*.—Hay dos tipos de cápsulas, aquellas generadas en el interior del tronco y otras en la corteza. Las primeras, están ligadas a perforaciones, esto significa que el artrópodo, antes de introducirse en la cápsula, tiene que perforar uno o varios túneles para llegar al interior del tronco. Esto no ocurre con las cápsulas situadas en la corteza, donde las perforaciones de túneles son escasas y si existen son muy cortas.

3. La actividad de artrópodos sobre semillas actuales tiene una gran importancia económica en cultivos y son debidas fundamentalmente a gorgojos. Hay pocas pistas fósiles en semillas, pero destacan las encontradas en megasporas y semillas del Carbonífero Superior y Pérmico. Entre las pistas en semillas más representativas encontramos:

• *Cápsulas*.- El adulto pone el huevo en la corteza y la larva excava un túnel hasta que accede al interior de la semilla donde consume los tejidos blandos y nutritivos. En otras ocasiones, es el adulto el que perfora la corteza para poner el huevo directamente en el interior de la semilla. La propia semilla sirve de cápsula al insecto hasta que se produce la metamorfosis y el adulto emerge.

INTERPRETACIÓN FISIOLÓGICA, ANATÓMICO— FUNCIONAL, ETOLÓGICA, ONTOGÉNICA Y PALEOAMBIENTAL DE LOS ICHNOFÓSILES

El estudio de los ichnofósiles puede ir más allá del mero tratamiento taxonómico. Los ichnofósiles pueden contribuir a la interpretación paleoambiental y a la comprensión de los mecanismos fisiológicos de producción de las huellas por los artrópodos (Clark y Ratcliffe, 1989). Las huellas de actividad biológica fosilizadas, unas veces por separado y otras junto a evidencias del cuerpo del animal, pueden permitir conocer el tipo de alimentación del artrópodo, la etología, la mecánica de algunas estructuras como los apéndices locomotores y las piezas bucales y en algunos casos de las condiciones paleoambientales.

Aunque el análisis funcional de la locomoción de artrópodos requiere información sobre otras estructuras como la musculatura y los tendones, en muchos casos el estudio de los surcos o el rastro de pisadas dejados por los apéndices es suficiente para conocer la mecánica de la locomoción de algunos artrópodos. Por ejemplo, Manton (1977) se apoyó en huellas fósiles para estudiar los euriptéridos y establecer la locomoción con apéndices unirrámeos. De la misma manera, Selden (1985) concluyó que los euriptéridos usaban los tres pares de apéndices posteriores del prosoma mientras caminaban con una locomoción hexápoda. Briggs y Rolfe (1983) establecieron, a partir del rastro de huellas *Palimichnium kosinkiorum*, la forma en la que se desplazaba el artrópodo productor, un euriptérido anfibio con los apéndices opuestos dispuestos en fase.

Los ichnofósiles también nos permiten conocer las variaciones ontogénicas en el comportamiento de los artrópodos. Por ejemplo, las larvas de tricópteros que construyen casquillos o las larvas de gorgojos que excavan túneles en semillas donde permanecen hasta que sufren la metamorfosis, tienen un comportamiento distinto al de los adultos que viven en libertad.

Por otro lado, los ichnofósiles pueden dar información directa sobre el tipo de alimentación de algunos artrópodos. Los tipos de daños producidos a hojas, troncos o ramas nos informan sobre el tipo de alimentación, además de la estructura funcional de las piezas bucales. Por ejemplo, los artrópodos que dejan rastros marginales en las hojas, deben tener un aparato bucal cortador y masticador, mientras que las incisiones debieron ser hechas por artrópodos con un aparato bucal chupador.

Aunque estas evidencias sobre el tipo de alimentación de los artrópodos primitivos son más directas y requieren menos análisis, no hay que descartar la información indirecta que nos proporcionan algunas estructuras biogénicas como los coprolitos. Los coprolitos generados directamente por los

artrópodos nos pueden informar del tipo de alimentación e indirectamente del tipo de piezas bucales y de la eficacia de su sistema digestivo.

Por otro lado, los coprolitos generados por vertebrados y manipulados por artrópodos nos dan información sobre el comportamiento reproductor y tipo de alimentación de algunos artrópodos como los escarabajos del estiércol. Los escarabajos del estiércol son un ejemplo muy claro de coprofagia (en algunos casos también de necrofagia) y de comportamiento reproductor complejo. Estos insectos elaboran la bola nido a partir del excremento de un vertebrado, depositando en ella el huevo. Se han encontrado bolas nido fósiles en depósitos del Terciario en Argentina (Boucot, 1990). Sin embargo, el nido fósil más antiguo descrito procede de depósitos aluviales del Eoceno Inferior de Santa Cruz, Argentina (Frenguelli, 1938a, b). El estudio de este ichnofósil no sólo permitió conocer el tipo de anidamiento y comportamiento de estos insectos, sino también el paleoambiente (tipo de vegetación, suelo, etc.) que existía en aquella época. Las bolas nido fosilizadas presentan diferentes formas que corresponden a diferentes patrones de comportamiento, los cuales suelen ser un rasgo bastante distintivo de linajes de alto rango (familias y géneros).

Finalmente, *Aedificichnia* implican un comportamiento muy elaborado de los organismos que las generan. Así por ejemplo, la elaboración de telas por arañas implica un tipo de alimentación de tipo carnívoro y un comportamiento predatorio pasivo en contraste con aquellas que cazan activamente escondiéndose en madrigueras para sorprender a sus presas.

CONCLUSIONES

Los ichnofósiles continentales son una valiosa herramienta para conocer la estructura ecológica de ambientes pretéritos de los que no se conservan fósiles de los organismos que los habitaron.

Por otra parte, los ichnofósiles son un indicador inestimable de las pautas de comportamiento de los organismos que los generaron. El aumento de caracteres identificables en los ichnofósiles, junto con el conocimiento del ambiente sedimentario en el que se formaron, pueden permitirnos identificar al organismo formador o, al menos, el grupo taxonómico al que perteneció. Sin embargo, no hay que olvidar que un mismo organismo puede producir diversos tipos de ichnofósiles, dependiendo de su comportamiento, del tipo de sustrato, de la actividad fisiológica etc. Por lo común los ichnofósiles no permiten identificar inequívocamente el organismo que lo produjo. Esto es especialmente cierto para aquellos ichnofósiles relativamente simples. Sin embargo, no hay que olvidar que algunos organismos pertenecientes a grupos taxonómicos diferentes pueden generar estructuras etológicas similares, como por ejemplo madrigueras. Por el contrario se han encontrado una gran variedad de perforaciones y madrigueras diferentes producidas por la misma especie dependiendo del estadio ontogénico en el que se encuentre, la textura y humedad del suelo, clima, etc. Todo esto no hace posible identificar inequívocamente el artrópodo generador de una pista, por tanto, en ausencia del organismo fosilizado junto a su evidencia, tendremos que ser prudentes a la hora de decidir quién la produjo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALF, R. M., 1968. A spider trackway from the Coconino Formation, Seligman, Arizona. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, **67**:125-128.
- BAXENDALE, R. W., 1979. Plant-bearing coprolites from North American Pennsylvanian coal balls. *Paleontology*, **22**: 537-548.
- BECK, A. L., LABANDEIRA, C. C. & MAMAY, S. H., 1996. Host spectrum and intensity of insect herbivory on a Lower Permian riparian flora: implication for the early sequestering of vascular plant tissues. *Geological Society of America Abstracts and Programs*, **28**: 105.
- BOUCOT, A. J., 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier Amsterdam. 725 pp.
- BOWN, T. M. & RATCLIFFE, B. C., 1988. The origin of *Chubutolithes* Ihering, ichnofossils from the Eocene and Oligocene of chubut Province, Argentina. *Journal of Paleontology*, **62**: 163-167.
- BRENCHLEY, P. J. & HARPER, D. A. T., 1998. *Palaeoecology: ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, London: 402 pp.
- BRIGGS, D. E. G. & ROLFE, W. D. I., 1983. A giant arthropod trackway from the lower Mississippian of Pennsylvania. *Journal of Paleontology*, **57**: 377-390.
- BROMLEY, R. G., 1990. Trace fossils: biology and taphonomy. *Special Topics in Palaeontology*, **3**. Unwin Hyman, Boston. Chapman & Hall, Londres: 280 pp.
- CHIN, K. & GILL, B. D., 1996. Dinosaurs, dung beetles, and Conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaos*, **11**: 280-285.
- CLARK, G. R. & RATCLIFFE, B. C., 1989. Observations on the tunnel morphology of *Heterocerus brunneus* Melsheimer (Coleoptera: Heteroceridae) and its paleoecologic significance. *Journal of Paleontology*, **63**: 228-232.
- CODINGTON, L. A., 1992. Fossil spider web from the Eocene of western Colorado. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **24** (7): 344.
- CURRAN, H. A., 1992. Trace fossils in Quaternary, Bahamian-style carbonate environments: the modern fossil transition. En: C. F. MAPLES & R. R. WEST, *Trace Fossils*. Short Courses in Paleontology, **5**: 105-120.
- DIÉGUEZ, C., NIEVES - ALDREY, J. L. & BARRÓN, E., 1996. Fossil galls (zoocercids) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **94**: 329-343.
- DOMÍNGUEZ-ALONSO, P. & COCA-ABIA, M. M., 1998. Nidos de avispas minadoras en el Mioceno de Tegucigalpa (Honduras, América Central). *Coloquios de Paleontología*, **49**: 93-114.
- DONOVAN, S. K., 1994. Insects and other arthropods as trace-makers in non-marine environments and palaeoenvironments. In: S. K. DONOVAN (ed.) *The Palaeobiology of trace fossils*. J. Wiley & Sons, Chichester: 200-220.
- DOUBE, B., 1990. A functional classification for analysis structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, **20**(1): 90-97.
- EKDALE, A. A., BROMLEY, R. G. & PEMBERTON, S. G., 1984. *Ichnology, Trace fossils in Sedimentology and Stratigraphy*. SEPM Short Course 15. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa: 317 pp.
- EKDALE, A. A. & PICKARD, M. D., 1985. Trace fossils in a Jurassic eolianite, Entrada Sandstone, Utah, U.S.A. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication*, **35**: 3-20.
- FRENGUELLI, J., 1938a. Bolas de escarabeidos y nidos vespidos fosiles. *Physis Revista de la Sociedad Argentina de las Ciencias Naturales*, **12**: 348-352.
- FRENGUELLI, J., 1938b. Nidi fossili di scarabeidi e vespidi. *Boll. Soc. Geol. Ital.*, **57**: 77-96.
- FREY, R. W. & PEMBERTON, S. G., 1987. The *Psilonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **35**: 333-357.
- FREY, R. W., PEMBERTON, S. G. & FARGESTROM, J. A., 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the ichnogenera *Scoyenia* and *Ancorichnus*. *Journal of Paleontology*, **58**(2): 511-528.
- GÁMEZ VINTANED, J. A. & LIÑÁN, E., 1996. Revisión de la terminología icnológica en español. *Revista Española de Paleontología*, **11**(2): 155-176.
- GENISÉ, J. F. & BOWN, T. M., 1994. New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and Early Miocene (Santacrucian) paleoenvironments, Patagonian Argentina. *Ichnos*, **3**(2): 107-117.
- HITCHCOCK, E., 1858. *Ichnology of New England. A report of the sandstone of the Connecticut Valley Specially its Footprints*. Boston, W. White, 220pp.
- ICZN (INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE), 1985. *International Code of Zoological Nomenclature*. 3rd edition. International Trust for Zoological Nomenclature y British Museum (Natural history). London, 339 pp.
- JERAM, A. J., SELDEN, P. A. & EDWARDS, D., 1990. Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England. *Science*, **250**: 658-661.
- 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. & PHILLIPS, T. L., 1996. A Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **93**: 8470-8474.
- MANTON, S. M., 1977. *The Arthropoda*. Clarendon Press, Oxford: 527pp.
- MAPLES, C. G. & ARCHER, A. W., 1989. The potential of Paleozoic nonmarine trace fossils for paleoecological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **73**: 185-195.
- MARTIN, A. J., 1997. *History of Ichnology*: [http:// www. memory. edu/GEOSCIENCE/ HTML/history.htm](http://www.memory.edu/GEOSCIENCE/HTML/history.htm)
- MARTÍN PIERA, F., 1997. Apuntes sobre Biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones?. In: A. MELIC (Ed.). *Los Artrópodos y el Hombre. Boletín de la SEA*, **20**: 25-55.
- NATHORST, A. G., 1873. Om några förmodade växtfossilier. *Öfversigt af Kg. Vetensk. Akad. förhandl.*, **9**:25-52.
- POLLARD, J. E., 1985. *Isopodichnus* related arthropod trace fossils and notostracans from Triassic fluvial sediments. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh (Earth Science)*, **76**: 273-286.
- RATCLIFFE, B. C. & FAGERSTROM, J. A., 1980. Invertebrate lebensspuren of Holocene floodplains: Their morphology, origin and paleoecological significance. *Journal of Paleontology*, **54**: 614-630.
- RETALLACK, G. J., 1984. Trace fossils of burrowing beetles and bees in an Oligocene paleosol, Badlands National Park, South Dakota. *Journal of Paleontology*, **58**: 571-592.
- ROMERO-SAMPER, J. & MARTÍN-PIERA, F., 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Eur. J. Entomol.*, **92**: 667-679.
- SCOTT, A. C., 1977. Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain. *Palaeontology*, **20**: 59-68.
- SEILACHER, A., 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5**: 413-428.
- SELDEN, P. A., 1985. Autoecology of Silurian eurypterids. *Palaeontological Association, Special Papers in Palaeontology*, **32**: 39-54.
- SIMPSON, S., 1975. Classification of trace fossils. In: *The Study of Trace Fossils*. R. W. FREY (ed.). Springer-Verlag, New York: 39-54.
- TILLEY, D. B., BARRÓWS, T. T. & ZIMMERMAN, E. C., 1997. Bauxitic insect pupal cases from northern Australia. *Alcheringa*, **21**: 157-160.
- WHITE, C. D., 1929. Flora of the Hermit Shale, Grand Canyon, Arizona. *Carnegie Institute of Washington Publication*, **405**: 221 pp.