

Enrique PEÑALVER\* y Xavier DELCLÒS\*\*

### ABSTRACT

PEÑALVER, E. and DELCLÒS, X. Insects from Lower Miocene of Ribesalbes (Castellón, Spain). Plant-insect interactions.

This paper carries out the study of ichnofossils originated by insects found in the Lower Miocene locality of “La Rinconada”, near Ribesalbes (Province of Castellón, Spain). The main fossil record is integrated by plant-insect interactions that are observed in leaves and leaflets: ovipositions, mines and a chew mark. The insect ovipositions, on leaves of *Laurophyllum*, Caesalpiniaceae and *Populus*, show ovate to oblong eggs with 0.9-1.1 mm length and 0.2-0.3 mm width. They occur in eccentric arcs, sometimes with a zigzagged pattern. These ovipositions were produced by damselflies of the family Coenagrionidae. Insect mines are reported in leaves of *Laurophyllum* and *Celtis*?, and show a blotch shape in *Laurophyllum* sp., with a channel-structure, and a linear shape in *Celtis* sp.? Insect larvae, which were endophytophagous, i.e. internal plant parasites, produced these channel marks of leaf-mines. The mine patterns observed in *Laurophyllum* leaf are similar to those produced by the recent larvae of the Nepticulidae (Lepidoptera). Such a diverse set of plant-insect interactions are uncommon in the fossil record. In addition, one level with bioturbation, possibly produced by aquatic larval chironomids, is also described here.

**Key words:** Insecta, Odonata, Coenagrionidae, ovipositions, Lepidoptera, Nepticulidae, leaf-mines, leaf chew marks, Miocene, Spain.

### RESUMEN

En el presente trabajo se realiza el estudio de icnofósiles originados por insectos que se han encontrado en el yacimiento de “La Rinconada”, del Mioceno Inferior, en Ribesalbes (Castellón). El registro fósil más importante está constituido por interacciones planta-insecto observadas en hojas y folíolos: puestas, minas y

---

\* Área de Paleontología. Institut Cavanilles. Universitat de València. Apartado Oficial 2085, E-46071 Paterna, Valencia. Spain. E-mail: [penalver@uv.es](mailto:penalver@uv.es).

\*\* Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències marines. Fac. Geologia, Martí i Franquès s/n, Universitat de Barcelona, E-08028 Barcelona. Spain. E-mail: [xdelclos@geo.ub.es](mailto:xdelclos@geo.ub.es).

una marca de mordedura en el margen foliar. Las puestas, en hojas de *Laurophyllum*, Caesalpiniaceae y *Populus*, muestran huevos con una forma aovada-oblonga con una longitud de 0,9-1,1 mm y una anchura de 0,2-0,3 mm. Su disposición muestra un patrón linear y curvo, ocasionalmente las líneas se disponen en zigzag. Estas ovoposiciones fueron producidas por odonatos de la familia Coenagrionidae. Las minas han sido observadas en hojas de *Laurophyllum* y *Celtis*?, y tienen forma de mancha en *Laurophyllum* sp., con estructura de galería, y una forma linear en *Celtis* sp.? Estas marcas de minas en las hojas fueron producidas por larvas endofitófagas que por ello eran también parásitos internos de las plantas. Los patrones de las minas en la hoja de *Laurophyllum* son similares a los producidos actualmente por larvas de la familia Nepticulidae (Lepidoptera). Las diferentes interacciones entre plantas e insectos aquí descritas son poco comunes en el registro fósil. Asimismo, se describe un nivel con bioturbación debida a larvas acuáticas de insectos, posiblemente quironómidos.

**Palabras clave:** Insecta, Odonata, Coenagrionidae, puestas, Lepidoptera, Nepticulidae, hojas minadas, marcas de mordedura, Mioceno, España.

## INTRODUCCIÓN

El presente artículo es el tercero que se publica en *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona* sobre la paleoentomofauna del afloramiento La Rinconada en Ribesalbes (Castellón), un *Fossil Konservat-Lagerstätte* del Mioceno Inferior constituido por ritmitas bituminosas y dolomicritas con origen en un lago meromítico (Fig. 1). En el primer artículo (Peñalver *et al.*, 1996) se estudiaban los insectos fósiles de los órdenes Odonata, Isoptera, Grylloptera, Orthoptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera y Thysanoptera. Posteriormente, en el segundo artículo, se estudiaba el orden Hymenoptera (Peñalver y Martínez-Delclòs, 2000).

En la presente entrega se describe el registro fósil icnológico debido a insectos, principalmente constituido por las marcas de su interacción con plantas. Las principales evidencias de la interacción del pasado entre insectos y plantas en el registro fósil, no todas ellas de tipo icnológico, son de los siguientes tipos:

1) restos de plantas fósiles con marcas de herbivorismo (marcas de mordeduras, perforaciones de distinto tipo para la succión de fluidos, etc.), hojas con partes cortadas para el cultivo de hongos por hormigas o para su utilización en la construcción del nido por himenópteros, u hojas con puestas de diversos tipos de insectos. Así, existe un variado registro de galerías de coleópteros xilófagos en madera fósil, de marcas dejadas en hojas por larvas minadoras (minas), de semillas con perforaciones o diferentes tipos de ovoposiciones y de agallas de insectos en hojas y tallos (e.g. Boucout, 1990; Scott y Titchener, 1999 y Labandeira, 2002b).

2) insectos con polen fosilizado en su sistema digestivo, con polen en el exterior de su cuerpo o concentrado en masas para su transporte, insectos con masas de resina para su transporte y su utilización en la construcción de los nidos, etc. (e.g. Krasnilov y Rasnitsyn, 1997, Krassilov *et al.*, 1997; Poinar y Poinar, 1999; Labandeira, 2000; Zherikhin, 2002 y Labandeira, 2002b).

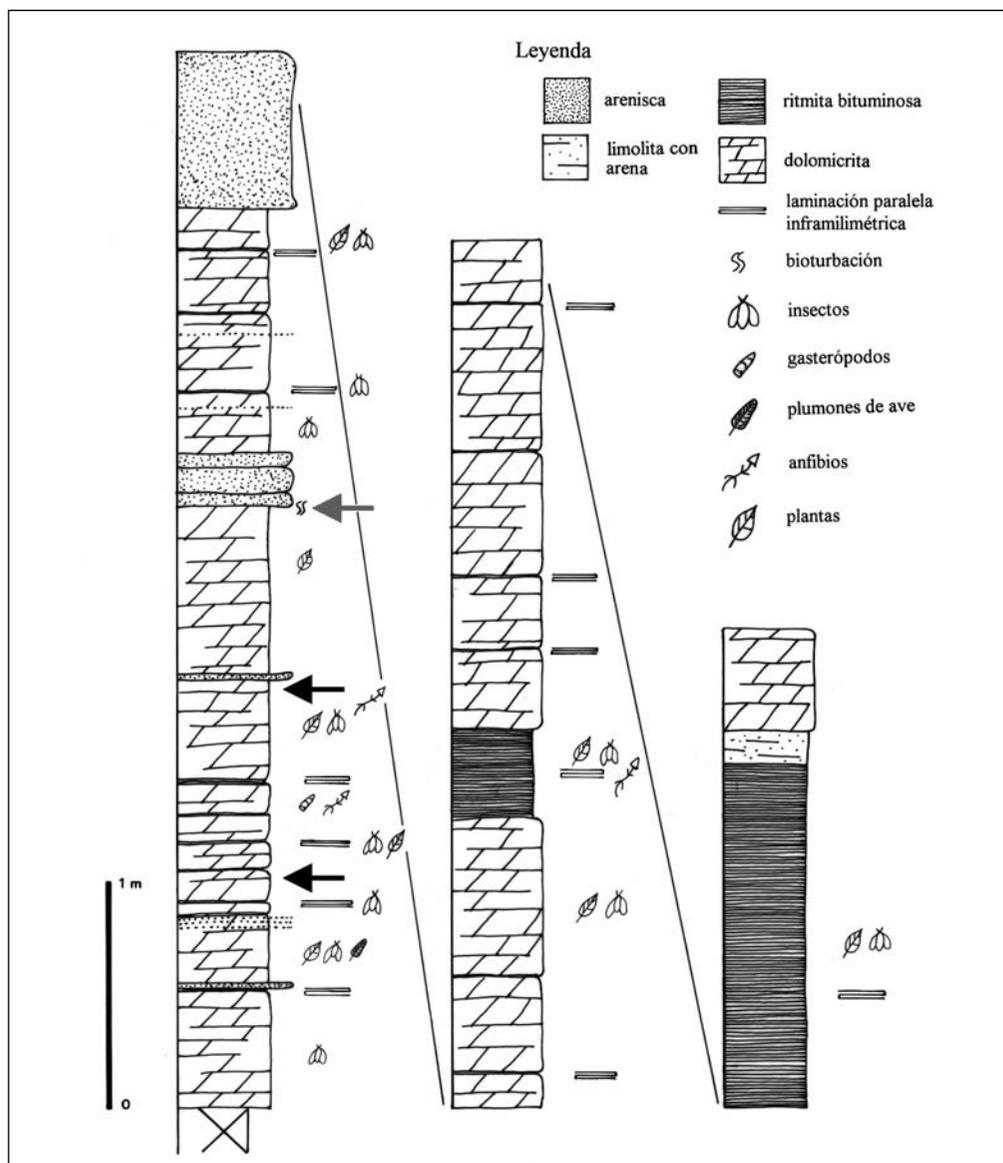


Fig. 1. Columna estratigráfica de La Rinconada con indicación de los dos conjuntos de niveles de dolomicritas con abundancia en hojas con puestas (flechas negras) y del nivel con bioturbación, posiblemente producida por larvas de mosquitos quironómidos (flecha gris).

Fig. 1. Stratigraphic log of the La Rinconada outcrop with indication of the two dolostone-level's sets with abundance of leaves with ovipositions (black arrows) and the level with bioturbation, possibly by larval chironomids (grey arrow). Legend: sandstones, mudstones with sand, oil-shales, dolostones, millimeter-scale parallel laminations, bioturbation, insects, gastropods, bird feathers, amphibians and plant remains, respectively.

3) coprolitos (por ejemplo los coprolitos de termitas constituidos por madera digerida que se encuentran abundantemente en algunos ámbares) (Boucout, 1990).

4) estructuras anatómicas de los insectos que indican relación con las plantas, por ejemplo el rostro de los curculiónidos fósiles, mandíbulas de hormigas del grupo de las cortadoras de hojas halladas en ámbar, etc. (e.g. Ren, 1998; Labandeira, 1997, 1998b y 2002b), o las modificaciones morfológicas y anatómicas en la evolución de las plantas que también pueden inferirse a partir del registro fósil.

Las marcas de herbivorismo pueden desvelar importantes relaciones ecológicas y evolutivas en casos en los que no existe registro fósil de restos directos de ejemplares de insectos (Pennisi, 2000; Wilf *et al.*, 2000). La evolución de las plantas ha estado estrechamente relacionada con la evolución de los insectos (coevolución), de forma muy marcada en el proceso de protección creciente de las semillas frente a daños exteriores, principalmente los producidos por insectos herbívoros. El registro fósil de restos indirectos de insectos, junto al registro de restos directos, está mostrando muchas de las claves de la coevolución entre insectos y plantas (e.g. Labandeira *et al.*, 1994; Labandeira 1998a y 1998c; Labandeira y Phillips, 1996; Wilf *et al.*, 2001 y Labandeira y Phillips, 2002).

La presencia de hojas de plantas terrestres con marcas deuestas es abundante en Ribesalbes, constituyendo el registro icnológico con origen en insectos, y la evidencia de interacción planta-insecto, más importante en el yacimiento. Otros icnofósiles encontrados comprenden marcas de herbivorismo (hojas minadas y una hoja con marcas debidas a la alimentación de orugas) y bioturbación debida a larvas acuáticas. Con anterioridad se han publicado resumidamente algunos de los datos aquí presentados (Peñalver y Martínez-Delclòs, 1997; Peñalver, 2002).

Los antecedentes, el contexto geológico y la paleofauna y paleofloras asociadas del yacimiento de Ribesalbes pueden ser consultados en Peñalver *et al.* (1996). Desde entonces no se han abordado nuevos estudios geológicos ni paleobotánicos en Ribesalbes, por lo que estos apartados continúan siendo válidos y no se repiten aquí. Únicamente se ha avanzado en el conocimiento de la paleoentomofauna: se ha descrito un nuevo género y especie de neuróptero, *Pronotochrysa vivesi*; se ha citado la presencia de los géneros de dípteros *Odontomyia* (Stratiomyidae), concretamente estadios larvales, y adultos de *Penthetria* (Bibionidae); se ha realizado el análisis tafonómico de los niveles de concentración de dípteros quironómidos; se ha descrito una nueva especie de himenóptero (*Acantholyda ribesalbesensis*), y se ha realizado un estudio taxonómico de los dípteros (Peñalver *et al.*, 1995; Peñalver 1996a y 1996b; Peñalver y Martínez-Delclòs, 1996; Peñalver y Arillo, 2002; Peñalver, 2002), aparte del estudio del orden Hymenoptera ya indicado anteriormente (Peñalver y Martínez-Delclòs, 2000).

## COLECCIONES CONSULTADAS

Para la realización del presente estudio se han consultado las colecciones siguientes:

1. "colección Peñalver" y "colección IVEI" del Museo de Ciencias Naturales de Valencia, antes Museo Paleontológico Municipal de Valencia, [MPV RIB-nº y RIBES-nº respectivamente].
2. colección privada de Manuel Saura Vilar [MSV-nº], en Onda (Castellón).
3. colección privada de Juan Antonio García [JAG-nº], en Onda (Castellón).

## PUESTAS ENDOFÍTICAS EN HOJAS

En el afloramiento La Rinconada se ha encontrado un extenso registro de hojas con pequeñas marcas alargadas en sus superficies que han sido relacionadas con puestas endofíticas de insectos. Estas hojas con puestas aparecen en abundancia en dos conjuntos de niveles de dolomicritas localizados en la base de la columna estratigráfica de La Rinconada (ver las dos flechas negras de la figura 1). La primera cita de ovoposiciones de insectos, observadas en hojas fósiles de la Península Ibérica, se debe a Villalta y Crusafont (1945) y corresponde a la presencia de agallas en una hoja de *Fagus* del Mioceno de La Cerdanya (provincia de Lleida). Posteriormente, Villalta (1957) estudia estas agallas y las relaciona con la acción del género *Mikiola* (Diptera: Cecidomyiidae), creando la especie *Mikiola? pontiensis*. Recientemente, ha sido publicado un estudio sobre los diversos tipos de agallas en hojas hallados en varios afloramientos de esta misma zona (Diéguez *et al.*, 1996), incluyendo una revisión de las citas anteriores. Los grupos productores de agallas identificados por estos autores comprenden ácaros, dípteros (Cecidomyiidae) e himenópteros de la familia Cynipidae. Peñalver *et al.* (2002) describen hojas de *Populus* con agallas inducidas por dípteros del género *Harmandiola* (Cecidomyiidae), del Pleistoceno (último interglaciario), en el travertino “El Prat” de Beceite (Teruel).

Un intento de descripción y sistematización de las agallas en el registro fósil se debe a Scott & Stephenson (1992) y a Scott *et al.* (1994).

### Descripción de los ejemplares

Los restos foliares (hojas y folíolos), con marcas de ovoposiciones, estudiados son los siguientes (las determinaciones paleobotánicas de todos los ejemplares de este estudio corresponden al Dr. Eduardo Barrón, com. personal):

JAG-30 (Fig. 2.1): hoja de *Laurophyllum* sp. con la parte basal perdida. Hoja estrecho-elíptica, con el ápice agudo y el margen liso. El nervio medio es entre moderado a robusto con curso derecho. Sus dimensiones conservadas son 5,4 cm de longitud por 1,4 cm de anchura máxima. Las ovoposiciones se concentran en la mitad distal izquierda. Se distinguen unas 13 hileras, paralelas entre sí, la mayor con 9 ovoposiciones. El total del conjunto de ovoposiciones es de 70.

MSV-46 (Fig. 2.2): hoja completa de *Laurophyllum* sp. con una longitud de 8,1 cm por 2,3 cm de anchura máxima. Sus características morfológicas son coincidentes con el ejemplar anterior; la base de la hoja es cuneada. Las ovoposiciones se concentran en los dos tercios distales de la superficie foliar, en ambos lados, formando unas 17 hileras que muestran desde 3 hasta 10 unidades. La orientación de las hileras en el lado izquierdo (perpendicular al eje longitudinal de la hoja) es distinta a la del lado derecho (paralela al eje longitudinal). En ambos casos las hileras están dispuestas en zigzag. El número total de las ovoposiciones es de 125.

MSV-130 (Fig. 2.3 y Lám. 1, fig. 3): hoja completa de *Laurophyllum* sp. con una longitud de 6,3 cm por 1,6 cm de anchura máxima. El pecíolo conservado es largo. Sus otras características morfológicas son coincidentes con los ejemplares anteriores. Las ovoposiciones están repartidas por toda la superficie foliar, principalmente en la parte izquierda, formando hasta 11 hileras de distinta orientación dispuestas en zigzag que muestran desde 3 hasta 17 unidades. El número total de las ovoposiciones es de 93.

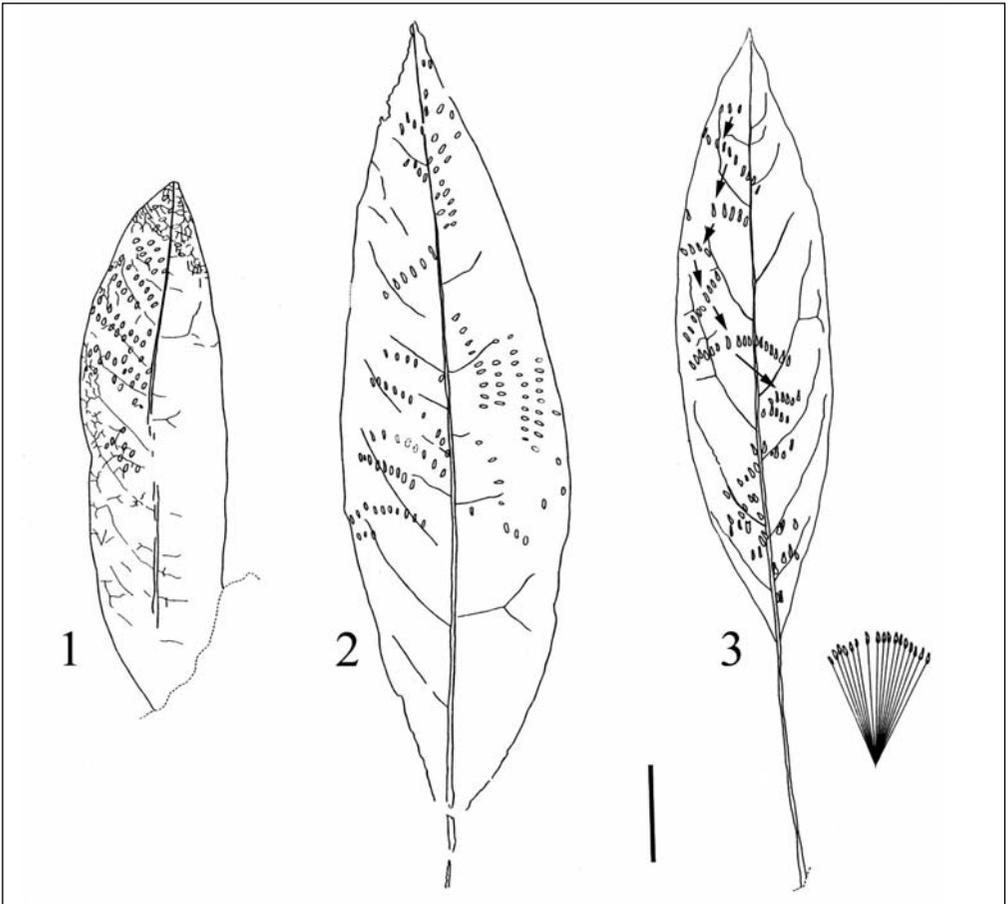


Fig. 2. Hojas de *Laurophyllum* sp. con puestas endofíticas de Coenagrionidae de La Rinconada, Ribesalbes. 1) JAG-30 con puesta de modo curvo o “Bogenmodus”, 2) MSV-46 con puesta de modo zigzag o “Zickzackmodus”, 3) MSV-130 con puestas de modo zigzag o “Zickzackmodus”, se muestra el recorrido del odonato en zigzag durante la puesta (flechas) y la convergencia en un punto de los ejes de cada ovoposición para una hilera, informando sobre el grado de curvatura del abdomen. Barra = 1 cm.

Fig. 2. Leaves of *Laurophyllum* sp. with ovipositions of the Coenagrionidae from La Rinconada outcrop, Ribesalbes. 1) JAG-30 “Bogenmodus”, 2) MSV-46 “Zickzackmodus”, 3) MSV-130 “Zickzackmodus”, note the zigzag displacement of the damselfly (arrows) and the convergence in a point of the depositions of a row that informs about the degree of curvature of the abdomen. Bar = 1 cm.



Fig. 3. Folíolos de *Caesalpinniaceae* (JAG-70) con puestas endofíticas de una sola hembra de *Coenagrionidae* (La Rinconada, *Ribesalbes*). Barra = 1 cm.

Fig. 3. Leaflets of *Caesalpinniaceae* (JAG-70) with ovipositions caused by a only one female of the *Coenagrionidae* family (La Rinconada, *Ribesalbes*). Bar = 1 cm.

JAG-70 (Fig. 3 y Lám. 1., fig. 2): grupo de cinco folíolos de Caesalpiniaceae. Únicamente dos folíolos se muestran completos, mientras que cuatro de ellos conservan el pecíolo, que es corto, y dos de ellos conservan el ápice. Los folíolos son ovales acuminados y de margen liso. El conjunto mide 20,6 cm de longitud. Los folíolos tienen unas dimensiones de 5,7 cm de longitud por unos 2,6 cm de anchura máxima. Las 264 ovoposiciones observadas se encuentran únicamente en dos de los folíolos, en el más distal dichas ovoposiciones se muestran más ordenadas. En general las ovoposiciones están agrupadas en hileras de hasta 10 unidades.

MSV-70 (Lám. 1, fig. 1): hoja de *Populus* cf. *latior* con la parte distal perdida y el pecíolo parcialmente conservado. La hoja es simétrica con la base aguda y el margen liso. Sus dimensiones conservadas son 9,3 cm de longitud por 13,4 cm de anchura máxima. Las ovoposiciones, en gran número, se encuentran saturando toda la superficie foliar.

Además de los cinco ejemplares estudiados, se han hallado muchos otros en La Rinconada, siendo muy abundantes en determinados niveles (Fig. 1), lo cual contrasta con la escasez de este tipo de puestas en el registro fósil mundial.

Cada ovoposición se observa de un color mucho más oscuro que el correspondiente a la superficie foliar (incremento de materia orgánica), y presenta un débil relieve, según queda evidenciado con luz tangencial. En algunos ejemplares la densidad de ovoposiciones es muy elevada; un ejemplo extremo sería el espécimen MSV-70 en el que la media es de 49 unidades por cm<sup>2</sup> (Lám. 1, fig. 1). En este ejemplar se observa que las ovoposiciones se realizaron en toda la superficie foliar incluso en las nerviaciones principales. En los especímenes con menor densidad puede apreciarse, más fácilmente, un patrón consistente en alineaciones ligeramente curvas compuestas por unas 3-10 deposiciones (excepcionalmente 17 en una sola alineación en MSV-130). El eje longitudinal de las deposiciones es perpendicular al eje de la alineación y todos estos ejes longitudinales convergen aproximadamente en un punto (Fig. 2.3). Se pueden diferenciar dos modos de disposición de las alineaciones: uno en paralelo (Fig. 2.1) y otro en zigzag (Figs. 2.2 y 2.3). Las deposiciones presentan una forma aovada-oblonga y sus dimensiones oscilan entre los 0,9 y 1,1 mm de longitud y los 0,2 y 0,3 mm de anchura, aproximadamente. La separación entre ellas es de aproximadamente 0,4-0,6 mm.

## Interpretación y discusión

En el Cretácico Superior de Bohemia (República Checa) se han redescrito varias marcas en hojas y han sido atribuidas a puestas de odonatos (Hellmund y Hellmund, 1996b). No puede identificarse un patrón en estas puestas, aunque las pequeñas porciones conservadas de las hojas muestran ovoposiciones que recuerdan a las producidas por la familia Coenagrionidae. En hojas del género *Alnus* del Eoceno Medio de Washington y del Oligoceno de Oregon (Lewis y Carroll, 1991, 1992) se han encontrado puestas con un patrón idéntico a las de Ribesalbes, pero constituidas por ovoposiciones de un tamaño algo superior (Figs. 4.1 y 4.2). Según los mencionados autores se trataría de un patrón de parasitación característico de coleópteros de la

familia Chrysomelidae (género *Altica*). Este registro, junto a otros ejemplares estudiados del Eoceno de Washington en hojas de *Betula*, *Crataegus*, *Paracrataegus*, *Sorbus* y *Ginkgo*, ha sido reinterpretado por Labandeira (2002a) como ovoposiciones realizadas por odonatos de la familia Coenagrionidae. Patrones similares de ovoposiciones han sido hallados en los yacimientos alemanes de Messel (Eoceno Medio), Hammerunterwiesenthal (Oligoceno Inferior), Rott (Oligoceno Superior), Randecker Maar (Mioceno Inferior), Berzdorf (Mioceno Inferior) y Salzhausen (Mioceno Medio). El primer caso fue asignado a insectos indeterminados por Schaarschmidt (1992). Todos estos registros de Alemania han sido asignados a odonatos de la familia Coenagrionidae (Hellmund y Hellmund, 1991, 1993, 1996a, 1996b, 1996c, 1998, 2002a y 2002c). En Hellmund y Hellmund (2002c) se compilan en una tabla todos los ejemplares de este tipo publicados hasta 2002 en Alemania y la República Checa.

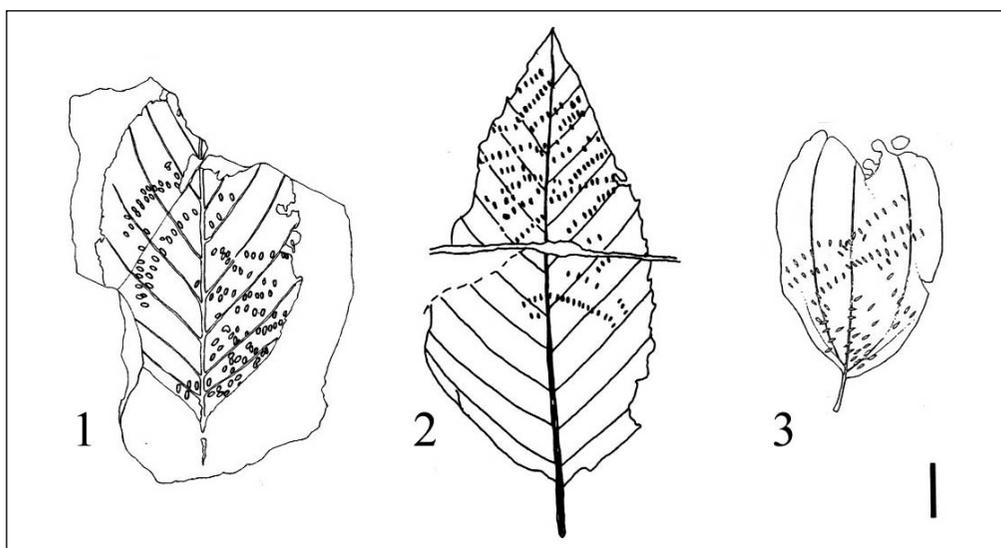


Fig. 4. Ejemplos de hojas, con puestas similares a las halladas en Ribesalbes, obtenidos de la bibliografía. 1) hoja de *Alnus parvifolia*, del Eoceno Medio de la Formación Klondike Mountains en Washington, con deposiciones de huevos de coleópteros del género *Altica* (dibujado a partir de Lewis y Carroll, 1991, fig. 2), reinterpretadas como ovoposiciones de odonatos por Labandeira (2002), 2) hoja de *Alnus* sp. del Oligoceno de la Formación John Day en Oregon, con deposiciones de huevos de *Altica* (dibujado a partir de Lewis y Carroll, 1992, fig. 2; determinación según los mismos autores), 3) hoja de *Daphnogene* con puestas atribuidas a odonatos de la familia Coenagrionidae (tomado de Hellmund y Hellmund, 1993, fig. 2). Barra = 1 cm.

Fig. 4. Examples of leaves from the bibliography with similar ovipositions (egg depositions) like Ribesalbes record. 1) leaf of *Alnus parvifolia*, from the Middle Eocene of the Klondike Mountains Formation in Washington, with beetle egg depositions of the genus *Altica* (drawing from Lewis & Carroll, 1991, Fig. 2), classified by Labandeira (2002) as oviposition scars of odonatan eggs, 2) leaf of *Alnus* sp. from the Oligocene of the John Day Formation in Oregon, with beetle egg depositions of *Altica* (drawing from Lewis & Carroll, 1992, Fig. 2; classification *sensu* the same authors), 3) leaf of *Daphnogene* with egg depositions of damselflies of the family Coenagrionidae (from Hellmund & Hellmund, 1993, Fig. 2). Bar = 1 cm.

Las ovoposiciones del Oligoceno alemán de Rott se encuentran tanto en hojas terrestres (*Daphnogene* –Fig. 4.3– y *Apocynophyllum*) como acuáticas (*Salvinia*), por lo que no pueden haber sido originadas por coleópteros crisomélidos como ha sido supuesto para los ejemplares de Norteamérica. Hellmund y Hellmund (1991) describieron uno de los tipos de puestas observadas en hojas del yacimiento de Rott como “Coenagrioniden-Typ”, en referencia al origen que le atribuyeron, distinguiendo dos modalidades en las alineaciones: en líneas curvas paralelas o “Bogenmodus” y en zigzag o “Zickzackmodus”. Los ejemplares del Cretácico Superior de Bohemia, los del Terciario de Norteamérica y Alemania indicados, y los hallados en Ribesalbes son coincidentes con el “Coenagrioniden-Typ”. Los especímenes españoles de Ribesalbes muestran ovoposiciones de las dos modalidades (“Bogenmodus” y “Zickzackmodus”), según se aprecia en la figura 2.

Actualmente, los odonatos ponen huevos en hojas de *Alnus* si están flotando en el agua, y ello es común para las familias Coenagrionidae, Platycnemididae y Calopterygidae. Las puestas de odonatos son endofíticas y pueden consistir en varios cientos de huevos por cada hembra. Los Lestidae ponen sus huevos habitualmente en las hojas de *Salix* y similares, si éstas están en las orillas de los lagos o ríos (Cordero Rivera, com. escrita, 2002). El patrón de ovoposiciones en los léstidos es distinto al observado en Ribesalbes; existe registro fósil de puestas de léstidos en el Eoceno y el Oligoceno de Alemania (Hellmund y Hellmund, 1991, 1996a, 1996c y 2002b). Los ejemplares estudiados por Hellmund y Hellmund (1991), y determinados como producidos por odonatos, se encuentran tanto en hojas de plantas acuáticas como terrestres, mientras que los de Ribesalbes corresponden exclusivamente a plantas terrestres. Las plantas acuáticas en Ribesalbes estarían representadas únicamente por el género *Potamogeton*, del cual se han encontrado algunos ejemplares de hojas filiformes.

Siguiendo a Hellmund y Hellmund (1991), el punto en el cual convergen los ejes longitudinales de los huevos indicaría que la hembra, para cada deposición, permaneció en posición de reposo y el abdomen describió un movimiento de giro (Fig. 2.3). Durante el giro depositaría endofíticamente los huevos. El abdomen rotaría en el punto de convergencia de los ejes y la distancia de este punto a las ovoposiciones proporcionaría una aproximación de la longitud del abdomen. Si el movimiento de rotación lo realizase el cuerpo completo, entonces el arco de giro podría ser muy amplio, sin embargo este arco de giro presenta un máximo. Cuando la hembra hubiese realizado uno de estos giros se desplazaría hacia delante unas décimas de milímetro, y comenzaría de nuevo con el mismo proceso para la formación de una nueva alineación (hasta 13 veces seguidas en el espécimen JAG-30); en el caso de puestas “Zickzackmodus” existiría cierto desplazamiento hacia adelante durante la puesta de una alineación. Esta secuencia descrita se alteraría por falta de espacio en la hoja o por llegar la puesta a su fin.

La figura 3 muestra cinco folíolos de los cuales sólo dos presentan ovoposiciones. Esto puede indicar que todas estas deposiciones corresponden a una sola hembra que comenzaría en un folíolo, presumiblemente el superior, hasta agotar el espacio, y después pasaría a ovopositar al folíolo vecino hasta agotar los huevos, cuando el patrón se hace más errático. De ser esto cierto, una misma hembra sería capaz de ovopositar al menos 264 huevos, y ello se ajusta bien a una puesta por odonatos actuales. En el folíolo más distal, para este espécimen, sería donde comenzaría la puesta ya que: 1) las ovoposiciones cubren más superficie, 2) todas ellas tienen una orientación similar y 3) se encuentran más ordenadas en hileras.

Un patrón de ovoposición idéntico a los descritos, y por lo tanto coincidentes con el “Coenagrioniden-Typ”, ha sido estudiado en una hoja de *Quercus drymeja* del yacimiento mioceno de Coll de Saig (La Cerdanya, Lleida) y asignado a la posible acción de dípteros cecidomífidos del género *Contarinia* o *Arnoldia* (Diéguez *et al.*, 1996). Los especímenes de Ribesalbes son coincidentes con los de La Cerdanya en patrón de deposición, tamaño y morfología de las puestas, aunque difiere en la planta sobre la que se muestran. Originalmente pasó inadvertido que existía un patrón de líneas curvas en el ejemplar de La Cerdanya, y dicho patrón no es coincidente con Cecidomyiidae, cuyas ovoposiciones son más caóticas (Nieves Aldrey, com. escrita, 2002). En consecuencia, debe descartarse el origen de las ovoposiciones de La Cerdanya y de Ribesalbes en la familia Cecidomyiidae.



Fig. 5. Distribución geográfica y estratigráfica del registro fósil de puestas de odonatos que pueden ser relacionadas con la familia Coenagrionidae. 1) Cretácico Superior (Cenomaniense Inferior) de Kounic en Bohemia (República Checa), 2) Cretácico Superior (Cenomaniense Inferior) de Vyšerovic en Bohemia (República Checa) 3) Eoceno Medio de Republic en Washington (USA), 4) Eoceno Medio (Luteciense) de Messel (Alemania), 5) Oligoceno Inferior de Hammerunterwiesenthal (Alemania), 6) Oligoceno temprano de Fossil en Oregón (USA), 7) Oligoceno Superior de Rott (Alemania), 8) Mioceno Inferior de Ribesalbes (España), 9) Mioceno Inferior de Berzdorf (Alemania), 10) parte superior del Mioceno Inferior de Randecker Maar en Swabian Alb (Alemania), 11) Mioceno Medio de Salzhausen (Alemania), 12) Mioceno Superior (Vallesiense) de La Cerdanya (España).

Fig. 5. Geographic and stratigraphic distribution of the fossil record of odonatan ovipositions that can be related to the family Coenagrionidae. 1) Upper Cretaceous (Lower Cenomanian) of Kounic in Bohemia (Czech Republic), 2) Upper Cretaceous (Lower Cenomanian) of Vyšerovic in Bohemia (Czech Republic), 3) Middle Eocene of Republic in Washington (USA), 4) Middle Eocene (Lutetian) of Messel (Germany), 5) Lower Oligocene of Hammerunterwiesenthal (Germany), 6) Early Oligocene of Fossil in Oregon (USA), 7) Upper Oligocene of Rott (Germany), 8) Lower Miocene of Ribesalbes (Spain), 9) Lower Miocene of Berzdorf (Germany), 10) upper part of the Lower Miocene of Randecker Maar in Swabian Alb (Germany), 11) Middle Miocene of Salzhausen (Germany), 12) Upper Miocene (Vallesian) of La Cerdanya (Spain).

El patrón de ovoposiciones de los ejemplares descritos de Ribesalbes es muy característico e indicativo de que tuvieron su origen en odonatos de la familia Coenagrionidae. De acuerdo con Labandeira (2002a y 2002b) las ovoposiciones en hojas halladas en Estados Unidos y asignadas a coleópteros del género *Altica* deben ser reinterpretadas como ovoposiciones causadas por odonatos de la familia Coenagrionidae, como ha sido indicado; asimismo, el registro de La Cerdanya tendría su origen en este grupo de odonatos. Se puede concluir que este comportamiento de puesta ha tenido una notable invariabilidad en el patrón de ovoposiciones desde el Cretácico Superior hasta la actualidad, con registros también en el Eoceno, Oligoceno y Mioceno (Fig. 5), tanto en Europa como en Norteamérica.

De acuerdo con las determinaciones y reinterpretaciones anteriores, estos fósiles no corresponden a agallas, ya que las ovoposiciones se habrían producido en hojas muertas desprendidas de los árboles de ribera y caídas al agua. El registro fósil de Ribesalbes es rico en ejemplares adultos de odonatos zigópteros, sin embargo únicamente han sido descritos unos pocos ejemplares emplazados en una familia indeterminada, ejemplar de la especie *Platycnemis? cincuneguii*, y en la familia Lestidae (Peñalver *et al.*, 1996). No se descarta que una revisión de los numerosos ejemplares de zigópteros hallados en el yacimiento demuestre la existencia de representantes de la familia Coenagrionidae en el registro fósil de Ribesalbes.

Las puestas más antiguas conocidas datan del Carbonífero Superior sobre *Calamites cistii*, y posiblemente fueron producidas por archaeortópteros (ortópteros y grupos extintos emparentados) o paleodictiópteros (Béthoux *et al.*, in press).

## MARCAS DE HERBIVORISMO

### Descripción de los ejemplares

RIBES-81 (Fig. 6.1 y Lám. 2, fig. 1): hoja incompleta, posiblemente del género *Celtis*, fosilizada en forma de película carbonosa. La superficie foliar muestra una marca alargada irregular (tipo galería), de color más oscuro en su superficie, que está limitada al área determinada por dos venas secundarias. Otras dos marcas menores se localizan en la parte basal y distal de la hoja.

MPV RIB-242 (Fig. 6.2 y Lám.2, fig. 2): hoja de *Laurophyllum* sp. con el ápice perdido. Hoja estrecho-elíptica, con el pecíolo corto y el margen liso. El nervio medio es entre moderado a robusto con curso derecho. Sus dimensiones conservadas son 4,26 cm de longitud por 1,30 cm de anchura máxima. La hoja está fosilizada en forma de película carbonosa con 6 marcas, 4 en el lado izquierdo y 2 en el derecho. Estas marcas se muestran como manchas de estructura interna alargada (galerías) en la superficie foliar. Las estructura interna en forma de galerías se muestra muy marcada al presentar márgenes de un color más oscuro.

MPV RIB-201 (Lám. 2, fig. 3): grupo de folíolos de compuesta paripinnada indeterminada (parte y contraparte) con una pérdida foliar de límite circular en uno de los folíolos. El ejemplar muestra una acusada deformación tectónica.

## Interpretación y discusión

Las marcas alargadas, sinuosas y con acusados giros, que se muestran en las dos primeras hojas descritas tuvieron su origen en una alteración anterior a la abscisión del árbol. Esta afirmación se fundamenta en los márgenes ligeramente gruesos de dichas marcas, los cuales indican una reacción de los tejidos vivos ante el daño que se produjo. La morfología de las marcas y su constricción entre venas principales son coincidentes con las marcas producidas en la actualidad por orugas minadoras de hojas. Se trataría por tanto de galerías que se practicaron en la superficie foliar durante la alimentación y vida temporal de las larvas (herbivorismo), también llamadas minas. Hojas con este tipo de galerías son comunes en la biota actual, principalmente en climas tropicales, y son llamadas “hojas minadas” (*leaf-mine*). Las manchas de pequeño tamaño en el interior de estas galerías corresponderían en gran parte a los productos de desecho de las orugas (microcoprolitos) y a la necrosis de los tejidos o a la alteración de las cutículas.

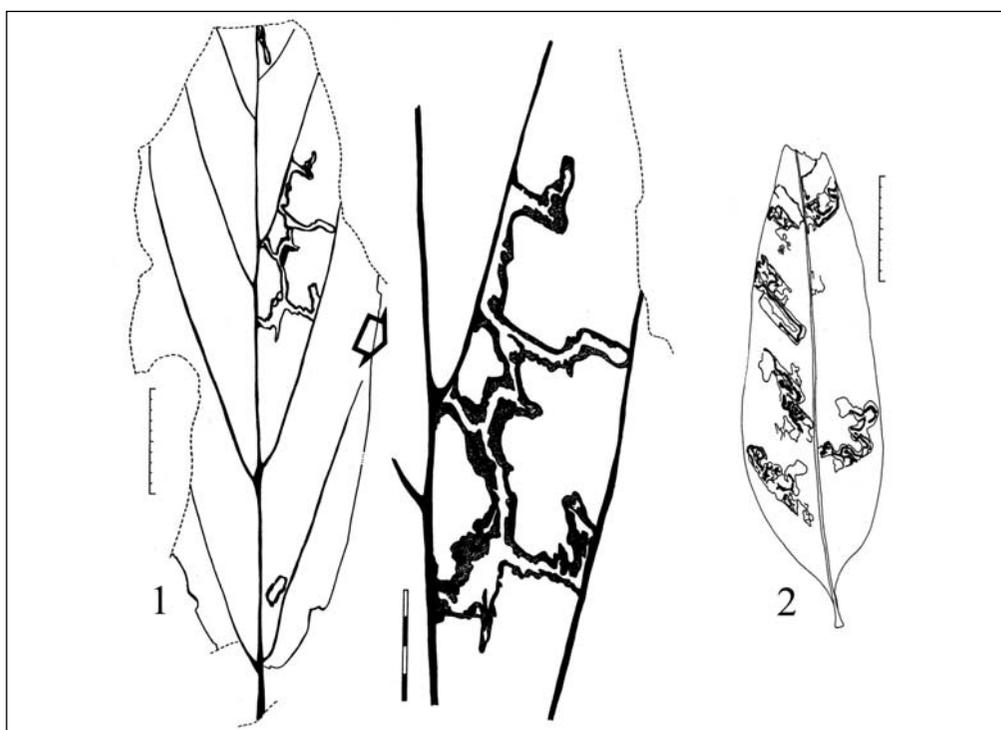


Fig. 6. Ejemplares de hojas con galerías de orugas minadoras (Lepidoptera) del afloramiento La Rinconada, Ribesalbes. 1) RIBES-81, ejemplar de hoja, posiblemente del género *Celtis*, y detalle de la galería irregular (barra = 0,4 cm), 2) MPV RIB-242, ejemplar de hoja de *Laurophyllum* sp., mostrando 6 minas de Nepticulidae. Barras = 1 cm.

Fig. 6. Leaf-mine specimens caused by Lepidoptera larvae from La Rinconada outcrop, Ribesalbes. 1) RIBES-81, leaf possibly of the genus *Celtis* and detail of the irregular mine (bar = 0.4 cm), 2) MPV RIB-242, six mines caused by nepticulid larvae in a leaf of *Laurophyllum* sp. Bars = 1 cm.

Las larvas minadoras se alimentan de los tejidos de la hoja entre las capas epidérmicas practicando galerías, quedando en el interior hasta su metamorfosis. Estas larvas de insectos son por tanto endofitófagas, y parásitos internos de las plantas. En la actualidad las minas en hojas son realizadas durante mediados o finales de verano y usualmente ocurren en hojas maduras. En el ejemplar RIBES 81 (Fig. 6.1 y Lám. 2, fig. 1) se observa que la larva estuvo constreñida a la superficie limitada por dos venas secundarias principales de la hoja sin posibilidad de atravesarlas. Otras dos marcas de pequeño tamaño en la parte proximal y distal de la hoja corresponderían a otras dos minas en un estadio inicial. De manera similar al ejemplar RIBES-81, en el espécimen MPV RIB-242 (Fig. 6.2 y Lám. 2, fig. 2) con un total de 6 minas o galerías se observa que éstas no atravesaron en ningún caso el nervio medio. Estas hojas pertenecen a distintos géneros. Actualmente existe, en la mayoría de las ocasiones, especificidad entre el insecto minador y la planta. Esta clase de larvas parásitas pertenece principalmente a dípteros y lepidópteros, en menor medida a coleópteros e himenópteros.

Varios autores han intentado sistematizar las minas de insectos encontradas en el registro fósil, principalmente del Terciario (Rozefelds, 1988; Lang *et al.*, 1995). No obstante, no han sido seguidas por autores posteriores a causa de la dificultad de emplazar muchas de las hojas en estas sistemáticas. La de Rozefelds (op. cit.) se basa en 5 morfotipos diferenciados según la posición de la mina dentro de la hoja, su medida, longitud y anchura, y todas presentan una morfología lineal (en el registro fósil se encuentran con otras morfologías) En la de Lang *et al.* (op. cit.) se separan en dos grandes grupos dependiendo si su estructura era lineal o en bloque y si incluyen o no material coprolítico en el interior. Así, la mina del ejemplar RIBES-81 no corresponde a ninguna de las descritas y sistematizadas por Rozefelds (1988) y por Lang *et al.* (1995). Las minas del ejemplar MPV RIB-242 podrían corresponder al tipo 2B *sensu* Lang *et al.* (1995) que ha sido asociada a larvas de lepidópteros Lyonetiidae y Nepticulidae, y de dípteros Agromyidae: correspondería al tipo 1 en la clasificación de Rozefelds (1988).

El más antiguo registro fósil de minas data del Carbonífero superior (Scott, 1992), no obstante el registro empieza a ser abundante en los yacimientos a partir del Eoceno. En el Estefaniense superior de León se han descrito estructuras que recuerdan a minas realizadas por insectos (Van Amerom, 1966; Castro, 1997). En el yacimiento mioceno de Venta del Moro (Valencia), en los niveles con abundantes hojas que allí se encuentran, han sido halladas hojas con minas similares a las aquí mostradas; asimismo, se ha hallado un registro parecido en el Mioceno Superior de La Cerdanya, en Lleida. Este tipo de marcas de herbivorismo no es común en el registro fósil, y los escasos artículos publicados muestran minas en hojas fósiles atribuidas a lepidópteros, dípteros e himenópteros (e.g. Boucout, 1990; Scott, 1992 y Labandeira *et al.*, 1994), aunque en muy pocos casos se ha podido establecer una relación suficientemente satisfactoria entre las marcas y los taxones de insectos que pudieron originarlas.

Los especímenes hallados de Ribesalbes en una hoja de *Laurophyllum* (MPV RIB-242) muestran un patrón de galerías típico de la familia Nepticulidae (Lepidoptera), por comparación con los patrones que se observan en la actualidad, los cuales son muy variados. Sin embargo, no es posible establecer con seguridad los géneros de Nepticulidae que causaron dichas minas, aunque son similares a las producidas actualmente por los géneros *Stigmella* y *Ectoedemia*. Las minas que presenta la hoja de *Celtis*? parecen haber sido causadas también por larvas de lepidópteros, y recuerdan a las de los géneros *Bucculatrix* y *Cosmopterix* (López Vaamonde, com. per., 2003).

El registro de minas en hojas fósiles atribuibles a la familia Nepticulidae es relativamente abundante, principalmente durante el Terciario (e.g. Kernbach, 1967; Opler, 1973; Crane y Jarzembowski, 1980; Rozefelds, 1988; Boucout, 1990), siendo el registro más antiguo conocido del Cretácico Superior (Skalski, 1992). Sin embargo, los fósiles de adultos son extremadamente escasos (Skalski, *op. cit.*); Kohring (1991) estudia una posible pupa de Nepticulidae hallada en el Oligoceno Superior de Rott (Alemania).

El género *Stigmella* ha sido identificado en el registro fósil a partir de minas en hojas (Kernbach, 1967; Crane y Jarzembowski, 1980), al igual que el género *Bucculatrix* (Opler, 1973; Crane y Jarzembowski, *op. cit.*).

El tercer ejemplar descrito, MPV RIB-201 (Lám. 2, fig. 3), también corresponde a una marca debida a herbivorismo. La morfología redondeada, situada en el margen, y con pérdida de la superficie foliar indica que corresponde a una marca de mordedura (“*leaf chew mark*”). Muchas de estas marcas tuvieron su origen en la alimentación de orugas, principalmente de lepidópteros. La dificultad para establecer una relación entre este tipo de marcas y las entidades paleobiológicas que las produjeron es todavía mayor que en el caso anterior. De hecho, la marca de mordedura del ejemplar no muestra características que puedan conducir a una determinación aproximada del taxón que la produjo, e incluso podría tratarse de una marca producida por la alimentación de un caracol (Robles, com. oral, 2002). Sin embargo, presenta un notable parecido a los cortes circulares que producen las abejas cortadoras de hojas (Megachilidae) para obtener materia prima para la elaboración de los nidos (Lewis, 1994; Labandeira, 2002b).

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, 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*. Boucout (1990) ilustra en la página 111 una hoja de laurácea del Eoceno de Victoria con galerías de orugas minadoras y el margen con marcas de mordedura. Poinar y Poinar (1999) muestran varias hojas conservadas en ámbar parcial o casi completamente devoradas por insectos. En Bellver de Cerdanya (Lleida) se han hallado ejemplares de hojas con marcas de mordedura debidas a orugas (Martínez-Delclòs, 1996, y Dr. Eduardo Barrón, comunicación personal, 1997). En el Mioceno Inferior de Rubielos de Mora se han descrito hojas de varios géneros con este tipo de marcas (Peñalver, 1997).

## BIOTURBACIÓN

Además de las marcas de herbivorismo se ha observado otra evidencia de la actividad de los insectos en el antiguo lago de Ribesalbes. En un nivel de dolomicrita, en la base de un estrato de arenisca, se ha constatado bioturbación (ver la flecha gris en la figura 1). Esta es la única evidencia de bioturbación observada en la columna estratigráfica de La Rinconada, constituida principalmente por dolomicritas y ritmitas bituminosas con origen en un medio acuático anóxico. La bioturbación está formada

por galerías cilíndricas independientes (Lám. 2, fig. 4), de varios milímetros de longitud, que presentan secciones con diámetros entre 0,8 mm y 1,8 mm. Las galerías son similares a las que actualmente originan las larvas de quironómidos en el sustrato limoso de los lagos. El elevado rango de tamaños de las galerías puede ser debido al distinto tamaño de las larvas de quironómidos durante los diferentes estadios de crecimiento.

En diversas cuencas continentales del Terciario de España se ha citado la presencia de bioturbación debida a larvas de quironómidos. Anadón y Zamarreño (1981) citaron galerías de larvas de quironómidos en estructuras estromatolíticas del Paleógeno de la Cuenca del Ebro. En el Mioceno de la Cuenca del Guadiana han sido citados dos tipos de galerías atribuidas, con dudas, a la actuación de dípteros quironómidos (Armenteros *et al.*, 1986), similares a las estudiadas por Anadón y Zamarreño (*op. cit.*). Ambos tipos de galerías muestran tamaños menores a los presentados por las de Ribesalbes. Rodríguez-Aranda y Calvo (1998) asignan a larvas de insectos, probablemente de dípteros quironómidos, la bioturbación estudiada en evaporitas de diversas cuencas terciarias españolas. Dichas galerías tienen hasta 5 cm de longitud y secciones con diámetros de 0,5-5,0 mm. En el Mioceno (Aragoniense-Vallesiense) de Terrer (Zaragoza) se ha descrito la icnoespecie *Beaconites filiformis*, que corresponde a galerías probablemente realizadas por larvas de quironómidos, con diámetros entre 0,8-3,5 mm (Uchman y Álvaro, 2000). Las galerías halladas en Ribesalbes muestran un notable parecido a las de Terrer. Peñalver (2002) cita, en el Mioceno Inferior de la Cuenca de Rubielos de Mora, en las lutitas del afloramiento de Alto de la Venta-Los Prados, galerías de 0,5-1,5 mm de diámetro que atribuye a larvas de quironómidos. En la cuenca del Mioceno Superior de Bicorp, cerca de La Umbría, se han citado galerías supuestamente de larvas de quironómidos (Peñalver, *op. cit.*).

En Ribesalbes el registro de adultos de quironómidos es muy abundante, observándose incluso niveles de muerte en masa (Peñalver y Martínez-Delclòs, 1996). La mayoría de los ejemplares corresponden a la especie *Nomochirus sampelayoi*, descrita por Gil (1926) con ejemplares de La Rinconada. Asimismo, se han hallado las fases inmaduras acuáticas o sus restos (únicamente pupas y exuvias pupales), lo que pone en evidencia que este grupo de dípteros habitaba las aguas del paleolago, principalmente las orillas (Peñalver, 2002). Las larvas de los quironómidos actuales, con tamaños muy variables según las especies, soportan elevadas salinidades y bajos niveles de oxígeno disuelto. Todo lo anterior es coincidente con la presencia de bioturbación de larvas de quironómidos en el afloramiento de La Rinconada en Ribesalbes.

## CONCLUSIONES

Las puestas halladas en Ribesalbes han sido atribuidas a odonatos de la familia Coenagrionidae. Este registro indicaría al menos dos episodios en la historia del paleolago de Ribesalbes con abundantes odonatos de esta familia que pondrían sus puestas en las hojas de diferentes géneros de árboles terrestres acumuladas en el agua, principalmente en las orillas. Este comportamiento puede ser observado en la actualidad con patrones de ovoposición idénticos. Los patrones similares de ovoposiciones

en hojas que han sido observados en distintos yacimientos de Norteamérica y Europa, y asignados originalmente a otros grupos de insectos, fueron también producidos por odonatos de la familia Coenagrionidae. Por ello, este comportamiento ha tenido una notable invariabilidad en el patrón de ovoposiciones desde el Cretácico Superior hasta la actualidad, con registros también en el Eoceno, Oligoceno y Mioceno, tanto en Norteamérica como en Europa. El numeroso registro de hojas con puestas hallado en Ribesalbes debe ser relacionado con los abundantes ejemplares adultos de zigópteros hallados también en el mismo yacimiento, aunque los escasos especímenes estudiados hasta ahora no pertenecen a la familia Coenagrionidae.

La escasez de hojas con minas en Ribesalbes, pese al extenso número de hojas hallado en el yacimiento, puede ser debido al clima templado que ha sido referido para el área durante el Mioceno Inferior, ya que este tipo de interacción planta-insecto es en la actualidad especialmente abundante en zonas tropicales. El registro de interacción entre plantas e insectos de carácter trófico estudiado, producido por orugas de lepidópteros, es poco variado y escaso, y no permite conocer con seguridad los géneros implicados. No obstante, dado que el registro fósil de hojas minadas es muy escaso, pese a que se conocen ejemplares desde el Cretácico, se considera conveniente la publicación de todos los especímenes que se encuentren en las cuencas lacustres. Las minas en una hoja de *Laurophyllum* son el único registro de la familia Nepticulidae en el yacimiento de Ribesalbes, de forma similar a lo que se ha expuesto respecto a la familia Coenagrionidae, en donde tampoco han aparecido fósiles corporales de estos insectos.

Se ha señalado una posible relación entre el abundante registro fósil de adultos y fases acuáticas preimaginales de dípteros quironómidos y un nivel de bioturbación, constituido por galerías independientes de pequeño tamaño, en el afloramiento de La Rinconada; posiblemente, estas galerías tendrían su origen en la actividad bioturbadora de las larvas de los quironómidos. Dicho registro está en consonancia con la relativa abundancia de este tipo de bioturbación en las cuencas continentales terciarias en España.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. Eduardo Barrón (Univ. Complutense) las determinaciones paleobotánicas realizadas y la revisión crítica del manuscrito. A los doctores Adolfo Cordero Rivera (Universidad de Vigo), Nieves Aldrey (Museo Nacional de Ciencias Naturales), Carlos López Vaamonde (Zoological Society of London) y Conrad Labandeira (Smithsonian Institution) por la información proporcionada. Asimismo, se agradece a Manolo Saura Vilar y Juan Antonio García Vives (Onda, Castellón) el acceso siempre amable y amigable a sus colecciones. A la Dra. Margarita Belinchón las facilidades dadas para el estudio de los ejemplares del Museo de Ciencias Naturales de Valencia. A Jorge Guillem su ayuda. El presente estudio se nutre de los datos obtenidos en un proyecto de investigación que fue financiado por la ya desaparecida Institució Valenciana d'Estudis i Investigació (I.V.E.I) en 1993 (CPE/070).

---

**BIBLIOGRAFÍA**

- Anadón, P. & Zamarreño, I. 1981. Paleogene nonmarine algal deposits of the Ebro Basin, Northeastern Spain. *In:* (C. Monty, Ed.), *Phanerozoic Stromatolites*. Springer, Berlin: 140-154.
- Armenteros, I., Dabrio, C.J., Alonso Gavilán, G., Jorquera, A. & Villalobos, M. 1986. Laminación y bioturbación en carbonatos lagunares: interpretación genética (Cuenca del Guadiana, Badajoz). *Estudios geol.*, **42**: 271-280.
- Béthoux, O., Galtier, J. & Nel, A. (in press). Oldest Evidence of Insect Endophytic Oviposition. *Palaios*.
- Boucout, A.J. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier Science Publishers B.V.: 750 pp. Netherlands.
- Castro, M.P. 1997. Huellas de actividad biológica sobre plantas del Estefaniense superior de La Magdalena (León, España). *Rev. Española Paleont.*, **12** (1): 52-66.
- Crane, P.R. & Jarzembowski, E.A. 1980. Insect leaf mines from the Palaeocene of southern England. *Journal of Natural History, London*, **14**: 629-636.
- Diéguez, C., Nieves-Aldrey, J.L. & Barrón, E. 1996. Fossil galls (zoocecid) from the Upper Miocene of La Cerdaña (Lérida, Spain). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **94**: 329-343.
- Gil, J. 1926. Nota sobre algunos insectos fósiles de Ribesalbes (Castellón). *Bol. Inst. geol. España*, (3) **6**: 89-107.
- Hellmund, W. & Hellmund, M. 1991. Eiablageverhalten fossiler Kleinlibellen (Odonata, Zygoptera) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. *Stuttgarter Beitr.Naturk.*, ser. B, **177**: 1-17.
- Hellmund, W. & Hellmund, M. 1993. Neufund fossiler Eilogen (Odonata, Zygoptera, Coenagrionidae) aus dem Oberoligozän von Rott im Siebengebirge. *Decheniana*, **146**: 348-351.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 1996a. Fossile Zeugnisse zum Verhalten von Kleinlibellen aus Rott, chap. 6. *In:* (W.von Koenigswald, Ed.), *Fossilagerstätte Rott bei Hennef im Siebengebirge*. Rheinlandia, Siegburg: 57-60.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 1996b. Zum Fortpflanzungsmodus fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). *Paläont. Z.*, **70** (1/2): 153-170.

- 
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 1996c. Zur endophytischen Eiablage fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera), mit Beschreibung eines neuen Gelegetyps. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, **36**: 107-115.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 1998. Eilogen von Zygoteren (Insecta, Odonata, Coenagrionidae) in unteroligozänen Maarsedimenten von Hammerunterwiesenthal (Freistaat Sachsen). *Abh. Staatl. Mus. Mineral. u. Geol. Dresden*, **43/44**: 281-292.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 2002a. Eigelege fossiler Zygoteren auf Dikotylenblättern aus dem Mittelmiozän von Salzhausen (Vogelsberg, Hessen, Deutschland). *Odonatologica*, **31** (3): 253-272.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 2002b. Erster Nachweis von Kleinlibellen- Eilogen (Insecta, Zygoptera, Lestidae) in der mitteleozänen Braunkohle des ehemaligen Tagebaues Müheln, Baufeld Neumark-Nord (Geiseltal, Sachsen-Anhalt, Deutschland). *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, **B 24**: 47-55.
- Hellmund, M. & Hellmund, W. 2002c. Neufunde und Ergänzungen zur Fortpflanzungsbiologie fossiler Kleinlibellen (Insecta, Odonata, Zygoptera). *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Ser. B, **319**: 26 pp.
- Jarzewowski, E.A. 1994. Checklist of Tertiary insects from Dorset. *Natural History Reports (Geology)*: 145-146.
- Kernbach, K. 1967. Über die bisher im Pliozän von Willershausen gefundenen Schmetterlings- und Raupenreste. *Ber. Naturhist. Ges.*, **111**: 103-108.
- Kohring, R. 1991. Eier, Larven- und Puppenstadien fossiler Insekten aus dem Ober-Oligozän von Rott (Siebengebirge). *Berliner geowiss. Abh. (A)* **134**: 187-219.
- Krassilov, V.A. & Rasnitsyn, A.P. 1997. Pollen in the guts of Permian insects: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance. *Lethaia*, **29**: 369-372.
- Krassilov, V.A., Zherikhin, V.V. & Rasnitsyn, A.P. 1997. *Classopollis* in the guts of Jurassic insects. *Palaeontology*, **40**, part 4: 1095-1101.
- Labandeira, C.C. 1997. Insect mouthparts: Ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **28**: 153-193.
- Labandeira, C.C. 1998a. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annu. Rev. Earth Planet Sci.*, **26**: 329-377.
- Labandeira, C.C. 1998b. How old is the flower and the fly? *Science*, **280**: 57-59.

- Labandeira, C.C. 1998c. Plant-insect associations from the fossil record. *Geotimes. News and trends in the Geosciences*, september **1998**: 7 pp.
- Labandeira, C.C. 2000. The paleobiology of pollination and its precursors. In: ( E.A. Gastaldo & DiMichele, W.A., Eds.), *Phanerozoic Terrestrial Ecosystems*. Paleontological Society Papers, **6**: 233-269.
- Labandeira, C.C. 2002a. Paleobiology of middle Eocene plant-insect associations from the Pacific Northwest: A preliminary report. *Rocky Mountain Geology*, **37** (1): 31-59.
- Labandeira, C.C. 2002b. The history of associations between plants and animals. 26-74 y 248-261. In: (C.M. Herrera & Pellmyr, O. Eds.), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science: 313 pp.
- Labandeira, C.C., Dilcher, D.L., Davis, D.R. & Wagner, D.L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**: 12278-12282.
- Labandeira, C.C. & Phillips, T.L. 1996. A Carboniferous insect gall: Insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **93**: 8470-8474.
- Labandeira, C.C. & Phillips, T.L. 2002. Stem Borings and Petiole Galls from Pennsylvanian Tree Ferns of Illinois, USA: Implications for the Origin of the Borer and Galler Functional-Feeding-Groups and Holometabolous Insects. *Palaeontographica*, **264**, Abt. A: 84 pp.
- Lang, P.J., Scott, A.C. & Stephenson, J. 1995. Evidence of plant-arthropod interactions from the Eocene Branksome Sand Formation, Bournemouth, England: Introduction and description of leaf mines. *Tertiary Research*, **15** (4): 145-174.
- Lewis, S.E. 1976. Lepidopterous feeding damage of live oak leaf (*Quercus convexa* Lesquereux) from the Ruby River basin (Oligocene) of Southwestern Montana. *J. Paleont.*, **50** (2): 345-346.
- Lewis, S.E. 1994. Evidence of leaf-cutting bee damage from the Republic sites (Middle Eocene) of Washington. *J. Paleont.*, **68** (1): 172-173.
- Lewis, S.E. & Carrol, M.A. 1991. Coleopterous egg deposition on alder leaves from the Klondike Mountain Formation (Middle Eocene), northeastern Washington. *J. Paleont.*, **65** (2): 334-335.
- Lewis, S.E. & Carroll, M.A. 1992. Coleopterous egg deposition on an alder leaf from the John Day Formation (Oligocene), North-Central Oregon. *Occas. Pap. Paleobiol.*, **6** (1): 1-5.
- Martínez-Delclòs, X. 1996. El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **20** (1-2): 9-30.

- 
- Opler, P.A. 1973. Fossil Lepidopterous Leaf Mines Demonstrate the Age of Some Insect-Plant Relationships. *Science*. **179** (3): 1321-1323.
- Pennisi, E. 2000. Chewed Leaves Reveal Ancient Relationship. *Science*, **289**: p. 229.
- Peñalver, E. 1996a. Larvas de Stratiomyidae (Insecta: Diptera) en el Mioceno lacustre de Ribesalbes (Castellón). *Com. XII Jorn. Paleont.*: 95-97. Badajoz.
- Peñalver, E. 1996b. Presencia del género *Penthetria* (Insecta: Diptera: Bibionidae) en el Mioceno lacustre de Rubielos de Mora y Ribesalbes. *Com. XII Jorn. Paleont.*: 97-99. Badajoz.
- Peñalver, E. 1997. Hojas fósiles del Terciario de Teruel con marcas de herbivorismo debidas a orugas. *Bol. S.E.A.*, **19**: 29-33.
- Peñalver, E. 2002. *Los insectos dípteros del Mioceno del Este de la Península Ibérica; Rubielos de Mora, Ribesalbes y Bicorp. Tafonomía y sistemática*. Universitat de València (formato CD room): 550 pp. Valencia.
- Peñalver, E. & Arillo, A. 2002. Primer registro fósil del género *Acantholyda* (Insecta: Hymenoptera: Pamphiliidae), Mioceno Inferior de Ribesalbes (España). *Rev. Española Paleont.*, **17** (1): 73-81.
- Peñalver, E., Badía, S.J., Muñoz-Bertomeu, J. & Ruiz-González, M.X. 2002. Interés patrimonial de los travertinos del Río Matarraña, Beceite; un yacimiento paleobotánico a proteger, 305-324 pp. *In: (G. Meléndez y Peñalver, E., Coors.), El Patrimonio Paleontológico de Teruel*, Instituto de Estudios Turolenses: 447 pp. Teruel.
- Peñalver, E. & Martínez-Delclòs, X. 1996. Niveles con concentraciones de insectos chironómidos en el Mioceno de Rubielos de Mora (Teruel) y Ribesalbes (Castellón): consideraciones tafonómicas y paleoecológicas. *II Reunión Tafonomía y Fosilización*: 305-310. Zaragoza.
- Peñalver, E. & Martínez-Delclòs, X. 1997. Evidencias de interacción entre insectos y plantas durante el Mioceno (cuencas lacustres de Rubielos de Mora, Teruel y Ribesalbes-Alcora, Castellón), 149-152 pp. *In: (J.P. Calvo y Morales, J., Eds.), Avances en el conocimiento del Terciario Ibérico*: 228 pp. Madrid.
- Peñalver, E. & Martínez-Delclòs, X. 2000. Insectos del Mioceno Inferior de Ribesalbes (Castellón, España). Hymenoptera. *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **9**: 97-153.
- Peñalver, E., Nel, A. & Martínez-Delclòs, X. 1995. New Nothochrysinæ from the Spanish Miocene (Neuroptera, Chrysopidae). *Bull. Soc. ent. France*, **100** (5): 481-487.
- Peñalver, E., Nel, A. & Martínez-Delclòs, X. 1996. Insectos del Mioceno inferior de Ribesalbes (Castellón, España)- Paleoptera y Neoptera poli- y paraneoptera. *Treb. Mus. Geol. Barcelona*, **5**: 15-95.

- 
- Poinar G.O. & Poinar, R. 1999. *The amber forest. A reconstruction of a vanished world*. Princeton University Press. 239 pp. Princeton.
- Ren, D. 1998. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. *Science*, **280**: 85-88.
- Rodríguez-Aranda, J.P. & Calvo, J.P. 1998. Trace fossils and rhizoliths as a tool for sedimentological and palaeoenvironmental analysis of ancient continental evaporite successions. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **140**: 383-399.
- Rozefelds, A.C. 1988. Insect leaf mines from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia. *Alcheringa*, **12**: 1-6.
- Schaarschmidt, F. 1992. The vegetation: fossil plants as witnesses of a warm climate. 27-52 pp. In: (S. Schaal & Ziegler, W., Eds.), *Messel. An insight into the history of life and of the Earth*. **cap. 4**: 322 pp. Singapore.
- Scott, A.C. 1992. Trace fossils of plant-arthropod interactions. 197-223 pp., In: (C.G. Maples & West, R.R., Eds.), *Trace fossils, short courses in paleontology*, n° 5, Paleontological Society. Univ. Tennessee, Knoxville.
- Scott, A.C. & Stephenson, J. 1992. The geological history of insect-related plant damage. *Terra Nova*, **4**: 542-552.
- Scott, A.C., Stephenson, J & Collinson, M.E. 1994. The fossil record of leaves with galls. Plant galls (chapter 26). Systematic association, special **49**: 447-470.
- Scott, A.C. & Titchener, F.R. 1999. Techniques in the study of plant-arthropod interactions. 310-315 pp., In: (T.P. Jones & Rowe, N.P., Eds.), *Fossil Plants and Spores: modern techniques*. Geological Society. London.
- Skalski, A.W. 1992. The families Nepticulidae and Thyrididae in Baltic amber (Lepidoptera). *Nota lepid.* Supplement n° **4**: 144-145.
- Uchman, A. & Álvaro, J.J. 2000. Non-marine invertebrate trace fossils from the Tertiary Calatayud-Teruel Basin, NE Spain. *Revista Española de Paleontología*, **15** (2): 203-218.
- Van Amerom, H.W. 1966. *Phagophytichnus ekowskii* nov. ichnogen. & nov. ichnosp., eine missbildung infolge von insektenfrass, aus dem Spanischen Stephanien (Provinz León). *Leidse Geologische Mededelingen*, **38**: 181-184.
- Villalta, J.F. 1957. Dos zoocidias 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. & Crusafont, M. 1945. La flora miocénica de la depresión de Bellver. *Ilerda*, **3**: 339-353.

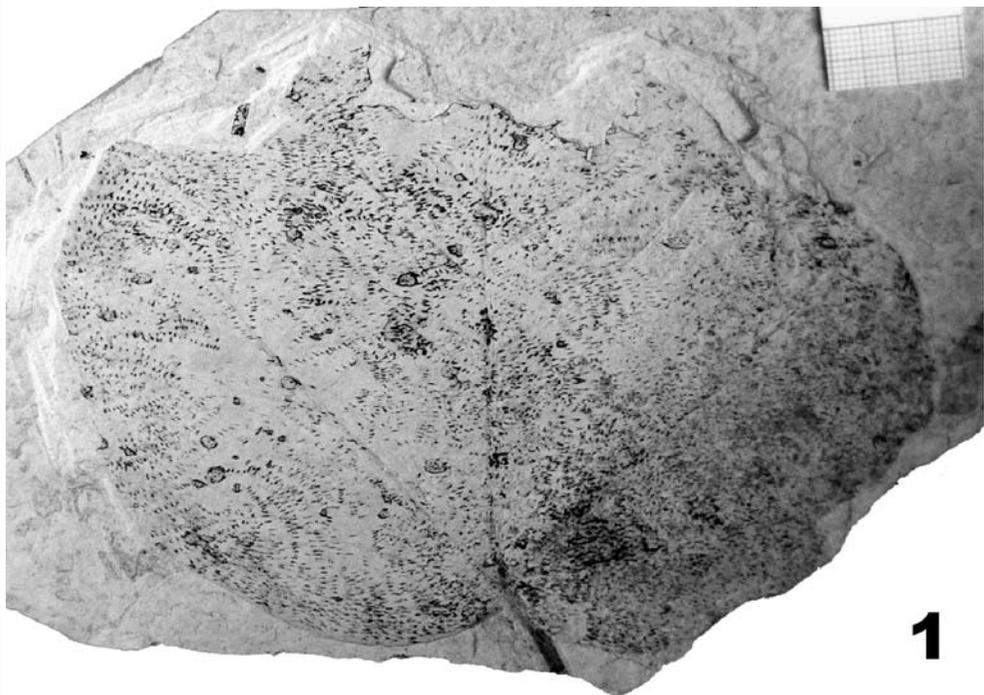
- Wilf, P.; Labandeira, C.C., Johnson, K.R., Coley, P.D. & Cutter, A.D. 2001. Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. *PNAS*, **98** (11): 6221-6226.
- Wilf, P.; Labandeira, C.C., Kress, W.J., Staines, C.L., Windsor, D.M., Allen, A.L. & Johnson, K.R. 2000. Timing the Radiations of Leaf Beetles: Hispines on Gingers from Latest Cretaceous to Recent. *Science*, **289**: 291-294.
- Zherikhin, V.V. 2002. Pattern of Insect Burial and Conservation. *In*: (P. A. Rasnitsyn & D.L.J. Quicke, Eds.), *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers: 517 pp. Cornwall.

## Lámina 1

Hojas y folíolos con puestas endofíticas de Coenagrionidae de La Rinconada, Ribesalbes. 1) MSV-70, hoja de *Populus* cf. *latior* (escala milimétrica), 2) JAG-70, folíolos de Caesalpiniaceae, 3) MSV-130, hoja de *Laurophyllum*. Barras = 1 cm.

## Plate 1

Leaves and leaflets with ovipositions of the Coenagrionidae from the outcrop La Rinconada, Ribesalbes. 1) MSV-70, leaf of *Populus* cf. *latior* (scale = millimetrical paper), 2) JAG-70, leaflets of Caesalpiniaceae, 3) MSV-130, leaf of *Laurophyllum*. Bars = 1 cm.



## Lámina 2

Ejemplares de hojas con evidencias de interacción con insectos, de tipo trófico, y detalle del nivel de bioturbación (La Rinconada, Ribesalbes). 1) RIBES-81, detalle de una galería en una hoja, posiblemente del género *Celtis*, 2) MPV RIB-242, detalle del ejemplar de hoja de *Laurophyllum* sp. con galerías producidas por larvas de nepticúlidos, 3) MPV RIB-201, hoja de compuesta paripinnada indeterminada con una marca de mordedura en un folíolo, 4) detalle del nivel con bioturbación, posiblemente producida por larvas de mosquitos quironómidos. Barras = 1 cm.

## Plate 2

Specimens of leaves with trophic interaction evidences by insects and detail of a bioturbation level (La Rinconada, Ribesalbes). 1) RIBES-81, leaf-mine on a leaf possibly of the genus *Celtis* (detail), 2) MPV RIB-242, leaf specimen of *Laurophyllum* sp. with mines (detail) caused by nepticulid larvae, 3) MPV RIB-201, paripinnate compound leaf with a chew mark on a leaflet, 4) level with bioturbation, possibly by larval chironomids (detail). Bars = 1 cm.

