

HUELLAS DE ACTIVIDAD BIOLÓGICA SOBRE PLANTAS DEL ESTEFANIENSE SUPERIOR DE LA MAGDALENA (LEÓN, ESPAÑA)

M^a Paz CASTRO

c/ Guzmán el Bueno, 84. 28003 - MADRID

Castro, M.P. 1997. Huellas de actividad biológica sobre plantas del Estefaniense superior de La Magdalena (León, España). [Biological activity on plants from upper Stephanian rocks in the La Magdalena Coalfield (León, Spain)]. *Revista Española de Paleontología*, **12** (1), 52-66. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Evidence is presented of different kinds of biological activity on plants in the La Magdalena Coalfield (León, NW Spain), of early Stephanian C age. Herbivory is represented by external foliage feeding (insect bites), probable leaf mines (on a fern or pteridosperm rachis), and possible galls on leaf surface. Also documented is parasitism by probable fungal attack; and passive substrate attachment in the case of *Spirorbis* (worm) shells attached to leaf fragments. All cases are illustrated (Pls. I-III) and the relevant literature is discussed. This paper only documents the activity referred to and is not an exhaustive study. No transfer and maceration techniques have been used because of the high degree of maturation of the organic matter.

Keywords: Insect bites, fungal attack, galls, leaf mines, *Spirorbis*, Stephanian C, Cantabrian Mountains.

RESUMEN

Se presentan y documentan diferentes tipos de actividad biológica sobre plantas halladas en el curso de un estudio paleobotánico en la cuenca minera de La Magdalena (NO León), edad Estefaniense C bajo. Se trata de diversos casos de herbivorismo (insecto/planta), parasitismo (hongo/planta) y adherencia al sustrato (anélido/planta). Se comenta la literatura existente sobre estos fenómenos, muy estudiados recientemente. No se ha empleado el MEB, ni técnicas de transferencia de cutícula o maceración, debido al alto grado de maduración de la materia orgánica.

Palabras clave: Mordeduras de insectos, colonización por hongos, agallas, minas, *Spirorbis*, Estefaniense C, Cordillera Cantábrica.

INTRODUCCIÓN

Entre los numerosos fragmentos de macroflora fósil recogidos en diversas localidades de la cuenca carbonífera de La Magdalena (León), se han encontrado incidentalmente algunas huellas de actividad biológica sobre distintas especies vegetales. Éstas, pueden agruparse en dos apartados, según se trate de interacciones animal/planta, o simples fragmentos de plantas utilizados por animales como sustrato. Herbivorismo (insecto/planta) está representado por mordeduras en el margen externo e interior del limbo de diversas pínulas, posibles "minas" o canales de alimentación en un raquis, y probables agallas sobre algunas láminas foliares. Parasitismo, se ha considerado el caso de la colonización por hongos en ciertas especies vegetales. Y, por último, ha sido encontrado un fragmento de planta con un *Spirorbis* adherido a su superficie. Los hallazgos esporádicos de actividad biológica en el registro fósil nos aportan interesantes

datos de tipo paleoecológico y tafonómico sobre las condiciones, tanto bióticas como abióticas, reinantes en el ecosistema de esta región durante el Carbonífero.

Últimamente, estos fenómenos son objeto de gran interés para algunos investigadores, que han centrado principalmente sus trabajos sobre los artrópodos más primitivos y los hongos; tratando así de determinar cómo fueron las primeras etapas de la vida sobre la superficie terrestre. De manera que el presente artículo quiere sumarse a los cada vez más numerosos datos y estudios que van apareciendo en la literatura sobre estos hechos; y constituye el texto actualizado y revisado de una comunicación presentada a las X Jornadas de Paleontología (Castro, 1994).

EL CARBONÍFERO DE LA MAGDALENA

Esta cuenca minera se encuentra en el norte de la provincia de León (cerca del límite con la de Asturias) en



Figura 1. Situación geográfica de la cuenca minera de La Magdalena.

el flanco sur de la Cordillera Cantábrica, NO. de la Península Ibérica (Fig. 1). Forma parte del cinturón de cuencas hulleras de afloramiento aislado que abarcan edades desde el Barruelense alto hasta el Estefaniense C bajo (sucesión post-astúrica), según datos que se desprenden de los estudios paleobotánicos realizados en la zona (Wagner, com. pers.).

Aunque abarcando en su conjunto unos 4.000 m, cada cuenca minera contiene sucesiones sedimentarias de entre 1.500 y 2.000 m de potencia, formadas por materiales detríticos depositados en condiciones casi exclusivamente continentales. Estas sucesiones yacen con marcada discordancia angular sobre estratos más antiguos, desde el Precámbrico superior hasta la mayor parte del Estefaniense inferior inclusive, que fueron plegados y fallados con anterioridad. Muestran capas de carbón intercaladas, con abundantes floras fósiles cuyo aspecto variado y composición encaja con el clima cálido/húmedo de la franja paleoequatorial para esa época.

Según un estudio sedimentológico realizado por Heward (1978), en La Magdalena pueden distinguirse hasta seis asociaciones sedimentarias, que se interpretan en términos de ambientes deposicionales relacionados con abanicos aluviales bordeando un área madre delimitada por fallas. Estructuralmente, presenta un afloramiento en forma de sinclinal alargado en dirección E-O; donde el flanco norte se encuentra bien conservado, aunque con repeticiones tectónicas, en contraste con un flanco sur casi totalmente eliminado por la cobijadura que lo separa del basamento precámbrico (Leyva *et al.*, 1984). Sin embargo, hasta la fecha, no ha sido realizado un estudio estratigráfico detallado.

LA FLORA FÓSIL

Las primeras listas paleoflorísticas generales publicadas para La Magdalena, le atribuyen una edad

Estefaniense B (Almela, 1951; Wagner, 1959; Pastor, 1963). Posteriores estudios se refieren sobre todo a una localidad situada junto a la antigua carretera a Villablino, justo por encima de la brecha basal que marca la discordancia astúrica. Esta localidad fue descubierta en 1955 por R.H. Wagner (loc. 983), quién la describe y publica en 1965b (p. 51-53, láms. 49-53), siendo desde entonces muy visitada por estudiantes y aficionados que han dejado en la actualidad el afloramiento prácticamente esquilado.

A lo largo de los últimos años y con motivo de mi Tesis Doctoral, se han realizado diversas campañas de campo para encontrar nuevas localidades fosilíferas. Así, se ha llevado a cabo una exhaustiva recogida de material, que nos ha permitido obtener una visión más completa de la flora contenida en esta cuenca minera y de su abundancia relativa. Los nuevos hallazgos han permitido revisar la edad, que ahora se asigna al Estefaniense C bajo.

De los numerosos ejemplares vegetales fósiles analizados, unos pocos mostraban una clara evidencia de actividad biológica, constituyendo el objeto de estudio de este trabajo. Su escasez puede deberse principalmente a que raramente se recogen en el campo fragmentos incompletos o deformes, a no ser que representen taxones nuevos o sean buscados específicamente como indicadores de interacciones biológicas.

LOS ARTRÓPODOS EN EL PALEOZOICO

Los primeros artrópodos fueron los trilobites del Cámbrico y los euriptéridos del Ordovícico (los más grandes artrópodos conocidos). Al principio, eran exclusivamente marinos; sin embargo, ya para el Silúrico Superior - Devónico, se han encontrado fósiles y pistas de tipo miriápodo que pueden aceptarse como terrestres por las condiciones de su depósito y analogía con formas vivientes (Almond, 1985; Wright *et al.*, 1995). Probablemente se alimentarían de cualquier cubierta vegetal, demostrando así el establecimiento de las plantas sobre la Tierra antes del Silúrico Superior, como había sido aceptado hasta ahora. Es decir, una vez las plantas se asentaron sobre el suelo, rápidamente les siguieron los invertebrados acuáticos (Chaloner y MacDonald, 1980). El cambio de hábitat marino a terrestre pudo haber estado relacionado con el aumento en la presión depredadora ejercida por los peces, y con la existencia de nuevos nichos ecológicos vacantes sobre la Tierra, siendo los artrópodos los primeros animales en colonizarlos e iniciándose así el largo período de interacciones entre las plantas y los animales denominados herbívoros (Labandeira y Beall, 1990; Shear y Kukalová-Peck, 1990).

Pocos artrópodos terrestres tenían exoesqueleto mineralizado, presentando escasas probabilidades de fosilización en un ambiente, en general, desfavorable para la preservación de las estructuras biogénicas. No obstante, los registros más antiguos, aunque escasos,

incluyen importantes localidades fosilíferas, especialmente para el Devónico Inferior y Medio (Rolfe, 1980). Son las primeras apariciones conocidas de animales como los quilópodos, diplópodos, artrópléuridos, arácnidos, pseudoescorpiones, escorpiones (?), trigonotárbidos, ácaros, colémbolos e insectos (Shear, 1990); sugiriendo así una gran diversidad de estos organismos anterior a la proliferación de los ambientes pantanosos del Carbonífero Superior, en que presentan su mayor desarrollo. Además, su moderna apariencia, al menos para las categorías taxonómicas altas, como órdenes o clases, indica un origen mucho más remoto.

La mayoría de los grandes artrópodos del Paleozoico, tales como los euríptéridos y artrópléuridos, está representada en el registro fósil por sus pistas. De su estudio se deduce que mantenían todos los apéndices en contacto con el sustrato y se movían arrastrando el abdomen, lo que nos sugiere su poca agilidad sobre el suelo (Briggs *et al.*, 1984). Habitarían, pues, los bosques pantanosos costeros alimentándose de detritus vegetales, teniendo un fácil acceso al agua para la reproducción y evitando la desecación.

Los artrópodos más pequeños y ligeros, como arácnidos e insectos, dejaban pocas huellas en un sustrato principalmente formado por restos de plantas en descomposición; y, aunque existen registros de sus cuerpos fósiles, son más numerosos los derivados de su interacción con las plantas vasculares. Se demuestra así que los artrópodos terrestres (particularmente los insectos) explotaban ya en esta época todos los recursos vegetales disponibles y participaban de sus mismos nichos ecológicos actuales, aunque probablemente ocupados por muchas menos especies; en contra de lo que se creía, que los detritívoros eran el dominante, si no exclusivo, nivel trófico existente (Labandeira, 1990).

Así, en relación con el espectro dietético de las primitivas faunas de artrópodos terrestres, encontramos señales bien documentadas de al menos cinco principales grupos funcionales de alimentación: devoradores externos de follaje, penetradores y chupadores de la savia, taladradores de madera, comedores de esporas, detritívoros, y posibles minadores de hojas (Kluessendorf y Mikulic, 1990; Labandeira y Beall, 1990; Labandeira y

Phillips, 1996a). Estas señales de herbivorismo (en el amplio sentido de consumo de tejidos de plantas vivientes) se basan en la información obtenida sobre la morfología de las partes bucales, los coprolitos de artrópodos, los restos de vegetales dañados (a menudo mostrando tejidos de reacción), y el contenido estomacal de los insectos (Kevan *et al.*, 1975; Banks y Colthart, 1993). Además, se observa un aumento significativo de estas interacciones durante el Cretácico, coincidiendo con la radiación de las angiospermas y demostrando así una relación coevolutiva (Labandeira *et al.*, 1994).

Aunque pocos tipos de daños pueden asociarse con los organismos específicos que los produjeron, las diferentes interacciones presentes en los vegetales proporcionan información sobre la evolución en las formas alimenticias y adaptaciones morfológicas correspondientes de los artrópodos herbívoros (Labandeira y Phillips, 1992). Por su parte, el desarrollo de la metamorfosis completa para los insectos del Carbonífero Superior, viene demostrado por el hallazgo de túneles o canales de alimentación conservados en *coal balls* para varios peciolos de *Stipitopteris* (Marattiales) del Estefaniense (Labandeira, 1991), representando endofagia y la consiguiente respuesta de la planta; así como por la presencia de agallas sobre hojas de pteridospermas, probablemente efectuadas por pequeñas larvas de insectos holometábolos, tal como se observan en la actualidad (Labandeira y Phillips, 1996b).

Investigaciones combinadas, pues, de paleobotánicos y entomólogos, a pesar del escaso y disperso registro fósil existente, proporcionan datos muy útiles sobre el origen y desarrollo evolutivo de este tipo especializado de interacciones artrópodos/plantas vasculares. Además, la información obtenida de su análisis se está utilizando recientemente en reconstrucciones paleoecológicas (DiMichele y Hook, 1992).

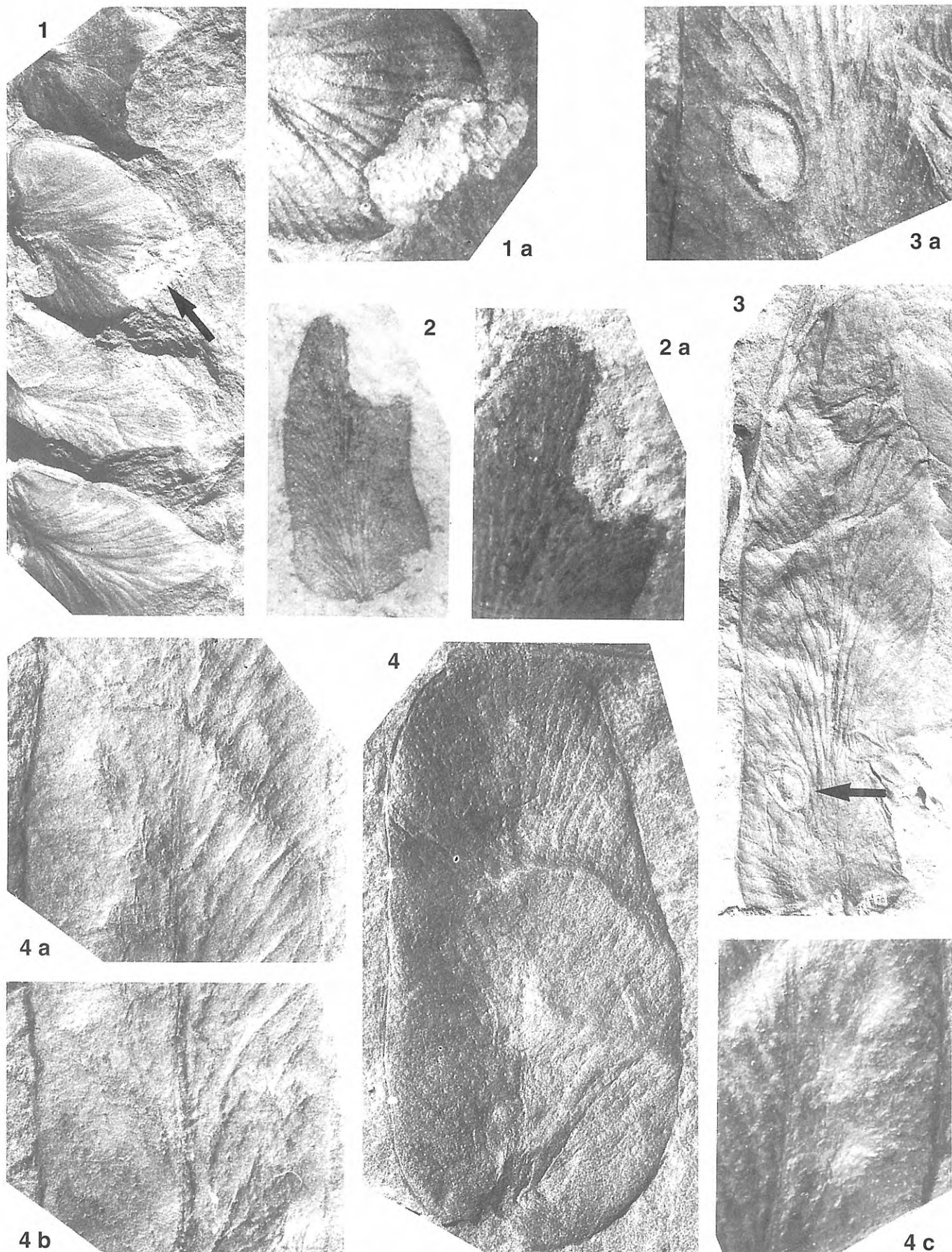
ACTIVIDAD BIOLÓGICA SOBRE PLANTAS

Para la cuenca minera de La Magdalena, los hallazgos de actividad biológica en relación con plantas

Lámina I

- 1 *Sphenopteris dimorpha* (Lesquereux) Wagner, (x3). Loc. M_J (M.P. Castro), en la carretera de Barrios de Luna a La Magdalena hacia la parte inferior de la sucesión. 1a. Detalle (x6), mostrando una mordedura de insecto donde se aprecia un pequeño borde de tejido de reacción y las terminaciones de los nervios secundarios.
- 2 *Linopteris neuropteroides* (von Gutbier) Potonié, (x3). Loc. M_{AK} (M.P. Castro), también en el corte de la carretera de Barrios de Luna a La Magdalena, cerca del pueblo de Garaño, hacia la mitad de la sucesión. 2a. Detalle (x6), para observar la mordedura del insecto con las típicas marcas dejadas por las mandíbulas.
- 3 *Mixoneura wagneri* Lorenzo, (x3). Loc. 332 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Irene, núcleo del sinclinal carbonífero en la parte más alta de la sucesión, cerca del pueblo de Canales. 3a. Detalle (x6), mostrando un orificio de alimentación con un amplio borde de tejido de cicatriz.
- 4 *Mixoneura wagneri* Lorenzo, (x3). Loc. 332 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Irene, parte alta de la sucesión Estefaniense. 4a-c. Detalles superior, inferior y central, respectivamente (x6), en los que pueden observarse pequeños puntos que han sido interpretados como una colonización por hongos.

Lámina I



carboníferas se han agrupado en dos apartados, según impliquen interacción entre plantas y animales vivientes o simple adherencia sobre un sustrato vegetal. Así:

INTERACCIONES ANIMAL/PLANTA

1) HERBIVORISMO: Constituye el tipo de interacción considerado como más activo entre los ejemplos encontrados. Viene determinado por la presencia de mordeduras de insectos sobre el margen de algunas pínulas, y un orificio de alimentación en el limbo de otra. Asimismo, han aparecido posibles minas realizadas por larvas vermiformes sobre un raquis de helecho o pteridosperma, y probables agallas sobre ciertas láminas foliares. Afectan a diversas especies vegetales fósiles, e indican una gran actividad depredadora de los artrópodos allí existentes. Son raros los ejemplos para esta edad, siendo, sin embargo, especialmente abundantes en el Terciario (Brues, 1936; Strauss, 1977; Givulescu, 1981).

A.- Mordeduras externas y orificios de alimentación

Se han encontrado marcas de mordeduras de insectos en el margen de una pínula de *Sphenopteris dimorpha* (Lesquereux) Wagner (Lám. I, figs. 1, 1a), y otra de *Linopteris neuropteroides* (von Gutbier) Potonié (Lám. I, figs. 2, 2a); así como un orificio de alimentación sobre el limbo de una pínula de *Mixoneura wagneri* Lorenzo (Lám. I, figs. 3, 3a). Pertenecen a diversas localidades dentro de la cuenca minera, y todas ellas muestran señales de que el herbivorismo se realizó sobre plantas vivientes, debido a la presencia de bordes de reacción en el tejido dañado de la planta (según puede apreciarse claramente en la fig. 3a) y a las terminaciones de nervios secundarios que sobresalen del margen típicamente recortado por las mandíbulas de los insectos depredadores (figs. 1a y 2a), no siendo posible identificar a los organismos responsables de las mismas.

Fue Plumstead (1963) quien, a partir del estudio de hojas de *Glossopteris* procedentes del Pérmico de Sudáfrica con abundantes mordeduras en sus bordes, extrajo algunas conclusiones. Así, dedujo que las hojas debían encontrarse todavía sobre la planta cuando fueron mordidas por los insectos, ya que mostraban tejidos de cicatriz en las láminas foliares. Además, debía tratarse de hojas muy jóvenes, pues al madurar, éstas desarrollarían cambios químicos en su estructura y un incremento en tejidos fibrosos, que actuarían como criterios selectivos para los organismos que se alimentaban de ellas. Esto explicaría el por qué algunas especies vegetales fósiles no muestran este tipo de daños de una forma sistemática. Aunque, según estudios recientes (Cooper-Driver, 1985; Weintraub *et al.*, 1995), los helechos y probablemente también las pteridospermas estarían poco defendidos químicamente.

En 1966, van Amerom definió un nuevo icnogénero e icnoespecie (*Phagophytichnus ekowskii*) para pínulas de *Mixoneura wagneri* Lorenzo (siendo figuradas como *Neuropteris praedentata* Gothan) que mostraban este tipo de marcas. El material procedía de la cuenca minera de Ciñera-Matallana (León), de edad Estefaniense B.

Posteriormente, van Amerom y Boersma (1971) utilizaron este término para designar otras mordeduras sobre pínulas de especies vegetales distintas, pertenecientes a otras localidades muy alejadas en tiempo y espacio a las que sirvieron para su definición. No se sabe entonces hasta que punto resulta justificable esta identificación, pues con ello su significado inicial queda reducido a una vaga generalización para denominar cualquier marca producida por un insecto fitófago, y por eso no ha sido utilizado en el presente trabajo.

También para el Paleozoico, Scott y Taylor (1983, p. 282-284) describen y figuran pínulas de *Neuropteris evenii* Lesquereux y *Macroneuropteris scheuchzeri* (Hoffmann) Cleal, Shute y Zoderow, del Westfaliense D de Mazon Creek (Illinois, EEUU), que exhiben mordeduras en sus bordes. Asimismo, numerosos autores han señalado ejemplos semejantes en muy variados vegetales fósiles de distintas edades, sobre todo para plantas angiospermas del Terciario; constituyendo el tipo de interacción más abundante en la actualidad.

B.- Posibles minas o canales de alimentación

Otro ejemplo de herbivorismo hallado en la cuenca minera de La Magdalena, se muestra en la Lám. II, figs. 3, 3a y 3b. Se trata de probables minas o canales de alimentación, producidos en un fragmento de raquis de fronde de helecho o pteridosperma recogido en la escombrera de la mina Irene, cerca del pueblo de Canales.

Las minas son excavaciones lineales realizadas por larvas tipo oruga sobre distintos tejidos y partes de la planta. Estas larvas suelen comer de forma selectiva los tejidos mesófilos o epidérmicos de las hojas, dejando intactas las cutículas externas; aunque, por el estado de preservación, esto es muy difícil de demostrar en impresiones fósiles. Otras veces, como en nuestro caso, afectan a tejidos corticales del raquis. En las plantas modernas, las minas a menudo se originan desde el nervio medio y otras veces en la base de la hoja, más que desde el margen; pudiendo aparecer en ocasiones dos especies de minadores ocupando áreas ligeramente distintas sobre la misma hoja, alimentándose de diferentes capas de células. Se encuentran particularmente asociadas a las angiospermas, tanto monocotiledóneas como dicotiledóneas; aunque sin limitarse a este grupo, pues han aparecido también sobre ascomicetos, briofitas (Marchantiales), pteridofitas y gimnospermas (coníferas), junto a otros ejemplos de actividad fitófaga (Needham *et al.*, 1928; Hering, 1951).

Este tipo de conducta es seguido en la actualidad por algunas especies de insectos pertenecientes a los órdenes lepidópteros, coleópteros, dípteros e himenópteros. Pero hay evidencias también de algunos ácaros como minadores de hojas (Ramani y Hag, 1984). Las minas son un medio excelente para el estudio de las interacciones plantas/insectos en el registro fósil, debido al alto grado de especificidad que presentan los organismos implicados, especialmente los lepidópteros en el Mesozoico Superior y Cenozoico, estando restringidos a una determinada planta huésped o grupo de especies estrechamente

relacionadas entre sí (Opler, 1974). Es probable, pues, que en el pasado hubiesen existido interacciones específicas similares entre las pteridospermas y determinados grupos de insectos fitógagos.

Sin embargo, existe poca evidencia directa de insectos minadores antes del Neógeno. Así, el fósil corporal más antiguo de larva holometábola vermiforme polípoda, ha aparecido en el Westfaliense D de Illinois (Kukalová-Peck, 1991, fig. 6.26A); y se conoce otro en una agalla de edad similar, producida sobre parénquima de *Psaronius* por un organismo desconocido (Labandeira, 1991). Pero, ya en el Carbonífero se presentan algunos registros de hojas minadas (Potonié, 1893, lám. I, figs. 1-3; Müller, 1982; Labandeira y Beall, 1990, fig. 5a), indicando la gran antigüedad de este tipo de herbivorismo.

Para el Mesozoico, Rozefelds y Sobbe (1987) definieron un nuevo icnotaxon (*Triassohyponomus dinmorensis*) sobre hojas de una conífera voltziana (*Heidiphyllum*) del Triásico superior de Australia, que constituye uno de los hallazgos más antiguos de minas sobre plantas distintas de las angiospermas. Asimismo, Rozefelds (1988a) describe minas de lepidópteros en hojas de tipo *Pachypteris* del Jurásico Superior/Cretácico Inferior al norte de Queensland (Australia), semejantes a las formas modernas. Y Labandeira *et al.* (1994) han reconocido tres morfotipos distintos de minas asignadas a dos géneros y una subfamilia de lepidópteros actuales, sobre flora bien preservada de angiospermas del Cretácico Medio de Kansas y Nebraska (EEUU); demostrando algo generalmente aceptado, que la radiación evolutiva de los insectos está ligada a la relativamente reciente radiación de las angiospermas desde el Cretácico Medio y Superior.

No obstante, la mayor parte de las hojas minadas fósiles corresponden a angiospermas del Terciario (Rozefelds, 1988b), habiéndose registrado unos 20 tipos en los últimos 150 años; aunque, en general, el registro fósil es escaso, debido probablemente más a la falta de reconocimiento que a la ausencia real de evidencias. Estas minas pueden identificarse por comparación con sus análogas modernas; sin embargo, existe muy poco publicado acerca de ellas, y la mayoría de las referencias tienden a ser anecdóticas o están escasamente figuradas.

Crane y Jarzembowski (1980), al estudiar tres formas de minas lineales del Paleoceno Superior del sur de Inglaterra, citaban varios criterios útiles para su identificación en hojas fósiles, cuya importancia dependería del estado de preservación y del tipo de mina: a) huellas de penetración en la hoja, incluyendo marcas de mordeduras; b) existencia de excrementos ("frass") alineados en el centro del canal y mostrando, a menudo, un aumento en cantidad y tamaño de grano en la dirección de crecimiento de la larva; c) continuidad de la nerviación a través de las áreas minadas; d) presencia de tejidos de cicatriz como respuesta de la hoja; y e) cámara de pupa o expansión terminal libre de excrementos con signos de emersión. Estos rasgos permitirán excluir estructuras aparentemente similares producidas por otros agentes, como nemátodos una vez muerta la planta o, incluso, pequeñas arrugas y líneas superficiales impresas

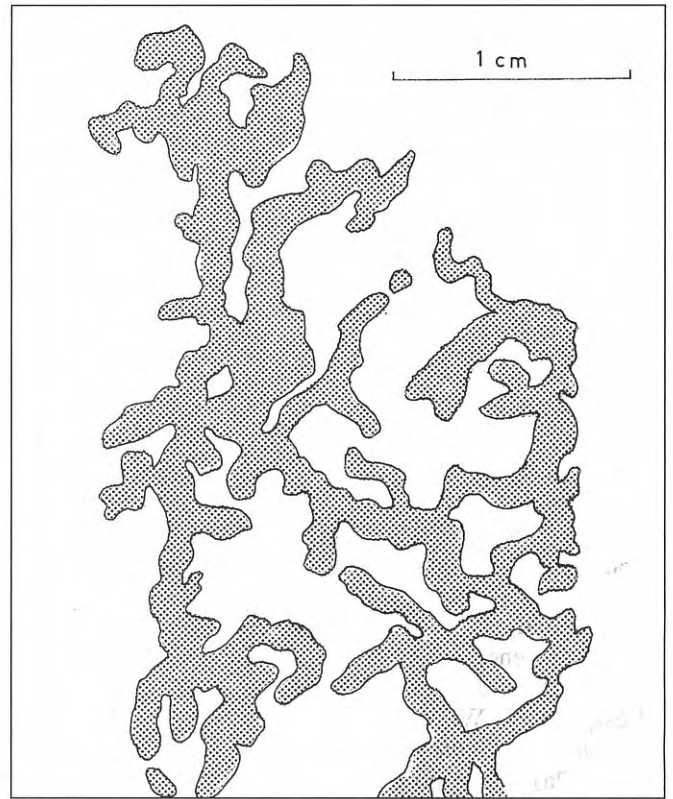


Figura 2. Esquema de la Lámina II, fig. 3a, en que pueden apreciarse las probables minas formadas por la larva durante su alimentación y que no muestran un recorrido especial, ni aumento gradual de anchura aparente, como sucede en otros casos.

sobre la pínula durante el depósito, ya que, en ausencia de excrementos o un orificio de salida, es difícil asegurar que ciertas marcas no tengan más que un origen natural.

Desgraciadamente, nuestro ejemplar no tiene la preservación adecuada para mostrar estos criterios identificativos, pues se trata de una impresión y no del material permineralizado (*coal ball*) necesario para demostrar el minado de hojas. Así, no se han encontrado restos de excrementos dejados por las larvas en los canales; aunque se observan abundantes puntos en el relleno de los mismos de naturaleza desconocida (Lám. II, figs. 3a-b). Tampoco se aprecia un aumento gradual aparente en el diámetro de las minas, proporcional al crecimiento de la oruga (lo que identificaría a un insecto como agente responsable); ni se ven orificios de entrada y salida de la larva en la corteza, o un recorrido especial seguido por ésta durante su alimentación. Son pequeños canales sinuosos de 1 - 1,2 mm de anchura que se entrecruzan, sin una dirección predominante, dentro de un área de unos 9 cm² (Fig. 2; Lám. II, figs. 3, 3a); afectan al tejido cortical del raquis, y recuerdan a algunas minas de coleópteros actuales, aunque sin poder asegurarlo.

C.- Probables agallas

Este es el caso del ejemplar de *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel figurado en la Lámina

II, figs. 2, 2a que presenta, en el centro de una pínula y en la base de otra junto al raquis, unos abultamientos semejantes a las agallas inducidas por las secreciones de insectos al depositar sus puestas de huevos sobre la cara inferior de las hojas de ciertos vegetales.

En general, las agallas se describen como cecidios de forma globosa o hinchazones a modo de tumores, formados en los vegetales más diversos, debidos a la aparición de tejidos de neoformación como resultado de una infección producida por un patógeno particular. Los agentes causantes de este tipo de daños a las plantas, son los artrópodos (particularmente insectos y ácaros), los hongos y las bacterias. Se considera un caso de herbivorismo, ya que los organismos viven sobre tejido nutritivo producido por la planta, consumiéndolo, pero sin llegar a producir la muerte del hospedador.

Además de la escasez de ejemplos descritos, el registro fósil de agallas presenta notables imperfecciones. Así, la mayoría de las veces se trata de impresiones bidimensionales, en las que no se ha preservado ni el organismo causante de la agalla ni la estructura detallada de la misma (como es nuestro caso). Tampoco está clara, muchas veces, la identidad de la planta hospedadora, o la edad de los especímenes. Y, por último, las descripciones realizadas, o los mismos ejemplares, no tienen el detalle suficiente para distinguir estas formaciones de aquéllas exclusivamente debidas a la preservación. Sin embargo, morfológicamente son semejantes a las actuales y nos proporcionan datos importantes sobre la evolución histórica de este tipo de interacciones (Larew, 1986).

En 1836, Göppert instituye (aunque no figura) el género *Weissites* con una única especie *W. vesicularis*, para denominar unas estructuras anómalas que aparecen a modo de manchas y parches sobre hojas fósiles de ciertos ejemplares de *Filicites vesicularis* von Schlotheim, y que interpreta como fructificaciones. Más tarde, Göppert (1864) sitúa estas dos especies juntas en la sinonimia de *Odontopteris schlotheimii* Brongniart (= *O. osmundaeformis* (von Schlotheim) Zeiller). Pero fue Potonié (1893) quien, al analizar el espécimen tipo de *Filicites vesicularis* von Schlotheim, describe y figura

parches concéntricos sobre sus pínulas, demostrando de forma convincente que se trataba de agallas o infecciones fúngicas; a la vez que figura pínulas también infectadas de *Callipteris conferta* (= *Autunia conferta* (Sternberg) Kerp). No obstante, ya anteriormente Germar y Kaulfuss (1831, lám. LXVI, fig. 7) habían figurado una hoja de *Fucoides acutus* (en realidad una aphlebia) con agallas, formando unos abultamientos ovalados y dispersos a modo de verrugas. Éstos se asemejan mucho a los encontrados en La Magdalena sobre un ejemplar de *Sphenopteris* sp. (Lám. II, figs. 4, 4a) que, por tanto, ha sido incluido en este apartado como otro ejemplo de agallas, aunque con diferente morfología y probablemente agente inductor al de la figura 3.

También para el Paleozoico, Weiss (1904) cita una posible agalla (*Urophlyctites stigmariae*) causada por un organismo patógeno, sobre cortes histológicos de una *Stigmaria* del Carbonífero inferior de Inglaterra. Se basaba en la anatomía de unas hinchazones que presentaban los tejidos y su similitud con los daños causados por un hongo extinguido (*Urophlyctis*), cuyos descendientes aparecen hoy en día en las raíces de plantas de régimen pantanoso. Por su parte, van Amerom (1973) describe un nuevo género (*Acrobulbillites*) para denominar a unos abultamientos presentes sobre algunos tallos de *Calamites* y *Asterophyllites* de la colección del Geologisch Bureau (Heerlen, Holanda) y que interpreta como posibles acrocecidios, al aparecer tanto sobre especímenes vegetativos como sobre formas fértiles; descartando así otras posibles interpretaciones como bulbos y tubérculos, o una forma especial de fructificación. Por último, Labandeira y Phillips (1996b) documentan, describen y discuten la agalla más antigua conocida para la cual existe evidencia anatómica detallada, procedente del Pensilvánico Superior de Illinois (EEUU). Se encuentra preservada sobre tejido vegetal permineralizado del raquis de un helecho arborescente (*Psaronius*), y exhibe una orla de parénquima secundario de reacción (tejido nutritivo), una cavidad central rellena de frass (incluyendo coprolitos en forma de barril), y orificios de salida; demostrando sin

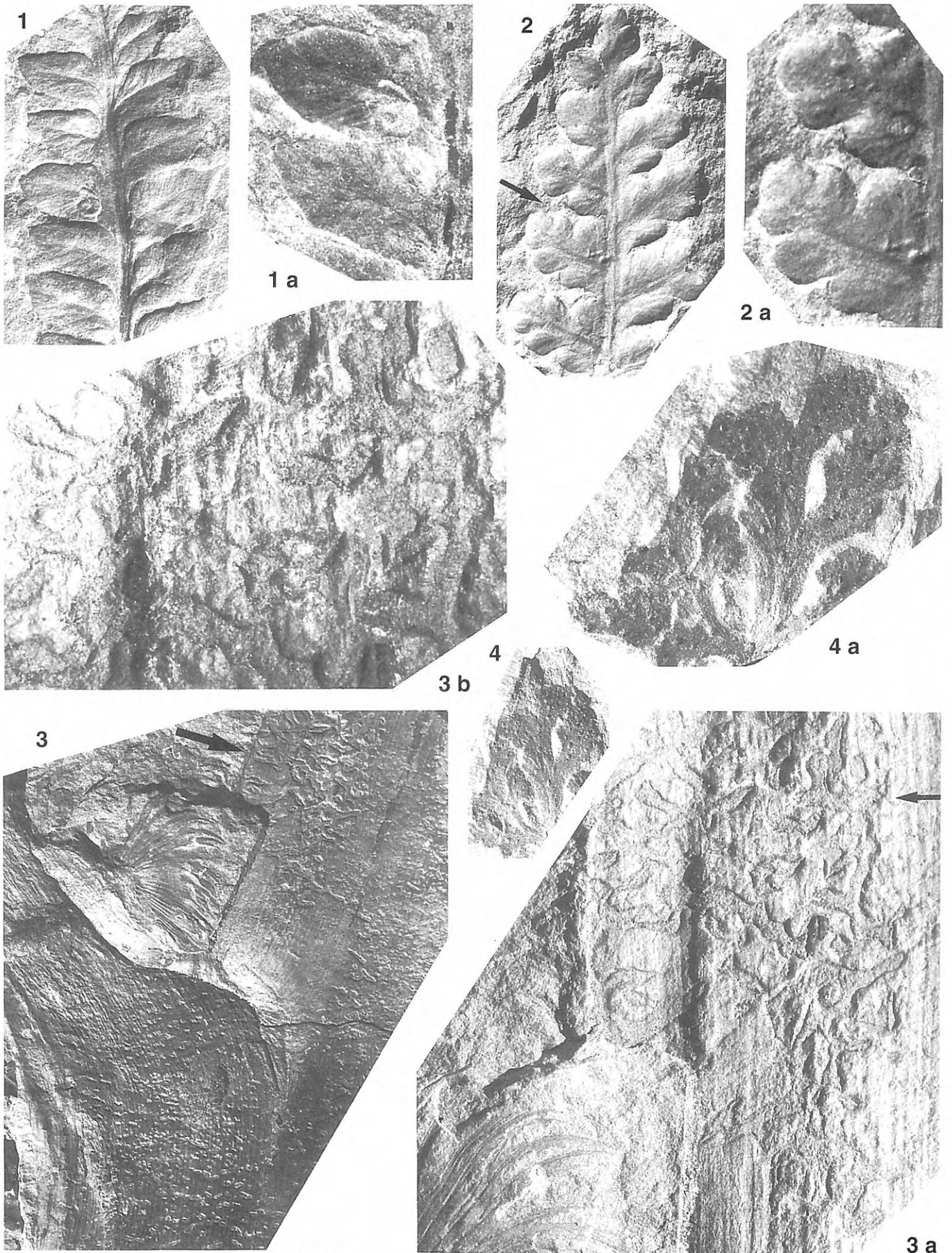
Lámina II

- 1 *Pseudomariopteris cordatoovata* (Weiss) Gillespie y Pfefferkorn, (x3). Loc. L (M. Lamarca), en la base de la sucesión (= loc. 983, Wagner). 1a. Detalle (x6), mostrando un ejemplar de *Spirorbis pusillus* Martin adherido a su superficie.
- 2 *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel, (x3), con posibles agallas de insectos en distintas pínulas. Loc. M_C (M.P. Castro), carretera de Barrios de Luna a La Magdalena, cerca de la base de la sucesión. 2a. Detalle (x6), en el que aparecen las dos pínulas donde los abultamientos interpretados como agallas son más abundantes.
- 3 Raquis de fronde de helecho o pteridosperma (x1), con

probables minas. Loc. 332 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Irene, parte alta de la sucesión. 3a. Parte superior derecha (flecha, x3), donde se aprecia el recorrido seguido por la supuesta larva durante su alimentación. 3b. Detalle del anterior (x6) mostrando el relleno de los canales, donde aparecen puntos de naturaleza desconocida que podrían corresponder a "frass".

- 4 *Sphenopteris* sp., (x3). Loc. 4298 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Luisa, cerca de la base de la sucesión, en el pueblo de La Magdalena. 4a. Detalle (x6), donde se observan unos abultamientos alargados y dispersos a modo de verrugas, que han sido interpretados como agallas producidas por una infección fúngica.

Lámina II



lugar a dudas su naturaleza, y recordando a algunas agallas modernas debidas a insectos himenópteros tentredínidos.

En el Mesozoico, donde se situaban las agallas más antiguas supuestamente causadas por insectos, Doyle y Hickey (1976) las describieron sobre impresiones de hojas de angiospermas del Cretácico Superior de Maryland (EEUU). Más tarde, Grauvogel-Stamm (1978, lám. 24, fig. 5) figura una agalla de tallo sobre *Aethophyllum stipulare* Brongniart, del Buntsandstein superior de Alsacia. En tamaño y forma de incidencia, estas marcas circulares a modo de lentejuelas, recuerdan a las agallas actuales que aparecen sobre hojas de roble; y, aunque varía la planta hospedadora, indican la gran antigüedad de estas sofisticadas estructuras. Sin embargo, es en el Terciario (principalmente en el Plioceno) cuando el hábito formador de agallas para los insectos se desarrolla en toda su amplitud, apareciendo importantes ejemplos, muchos de los cuales han permanecido hasta nuestros días.

De todas formas, el registro de agallas fósiles es aún muy incompleto; pues, si las primeras plantas terrestres pertenecen al Silúrico y los insectos aparecieron en el Devónico, no es hasta el Carbonífero cuando se registran las primeras, a pesar de la abundante vegetación existente. Asimismo, se observa una completa ausencia de especímenes fósiles de plantas acuáticas con agallas antes del Silúrico, cuando hoy en día existen numerosos organismos productores de las mismas, tanto sobre algas marinas como de agua dulce.

2) PARASITISMO: Constituye un segundo tipo de interacción, de carácter más pasivo que el anterior, y en el que ciertos vegetales fueron probablemente víctimas de la colonización por hongos. Así, algunos especímenes muestran numerosas y pequeñas pústulas distribuidas de forma irregular sobre la superficie de las pínulas, rellenando los espacios entre los nervios e, incluso, sobre el raquis. Aunque aparecen sobre diversas especies vegetales, se ha constatado una mayor abundancia de estas estructuras en los ejemplares de *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel de la mina Luisa, y los de *Mixoneura wagneri* Lorenzo de la mina Irene; algunos de los cuales han sido figurados en la Lám. I (fig. 4) y Lám. III (figs. 1-3) del presente trabajo.

Wagner (1964, p. 23), en su descripción sistemática de la flora del Estefaniense B para la cuenca minera de Ciñera-Matallana, cita la presencia de minúsculas elevaciones en forma de cráter que muestran una depresión central y aparecen en hileras sencillas, estrechamente espaciadas, entre los nervios de algunos ejemplares de *Mixoneura matallanae*. Aunque su naturaleza resulta aún dudosa, entre otras posibles interpretaciones, como fructificaciones o glándulas, llega a la conclusión de que probablemente sean estructuras patógenas debidas al ataque por hongos.

Para dicho autor, no parece probable que se trate de fructificaciones, debido a que su posición entre los nervios resulta incompatible con la presencia normal de los esporangios u óvulos en los helechos y pteridospermas. Esto se corresponde con la descripción de un ejemplar excepcional de fructificación femenina de *Dicksonites sterzeli* (= *D. plueckenetii* ?) recogido en la cuenca de Blanzly-Montceau (Macizo Central francés), edad Estefaniense B-C, por Langiaux (1986). En dicho ejemplar, los óvulos del tipo *Samaropsis granulata* Zeiller, adheridos al extremo de un nervio reforzado o raquis de último orden parcialmente independiente del sistema nervular y del propio limbo, dejarían al desprenderse una cicatriz ovalada perpendicularmente en posición subapical o desbordando el limbo de la pínula.

Por otro lado, si se interpretan como glándulas que expulsaban fluidos a través de un poro central, como hicieron Remy y Remy (1961) para su *Odontopteris glandulosa*, se esperaría que apareciesen en todos los ejemplares de la especie; pero esto no sucede, según puede apreciarse en los especímenes de *Mixoneura matallanae* figurados por Wagner (1964, láms. 11-16) y en otros semejantes hallados en las cuencas de Ciñera-Matallana y La Magdalena. No obstante, Stidd y Phillips (1973), en un trabajo sobre la anatomía vegetativa de *Schopfiastrum decussatum* (= *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel) del Pensilvánico Medio de Illinois (EEUU), ante estructuras semejantes, consideran que se trataba de canales secretores. Estos autores poseían material permineralizado que les permitió hacer láminas delgadas de cortes histológicos, observando la presencia de cavidades esféricas unicelulares muchas de las cuales estaban rellenas de una sustancia espesa y que, en compresión, quedarían como puntos negros con una

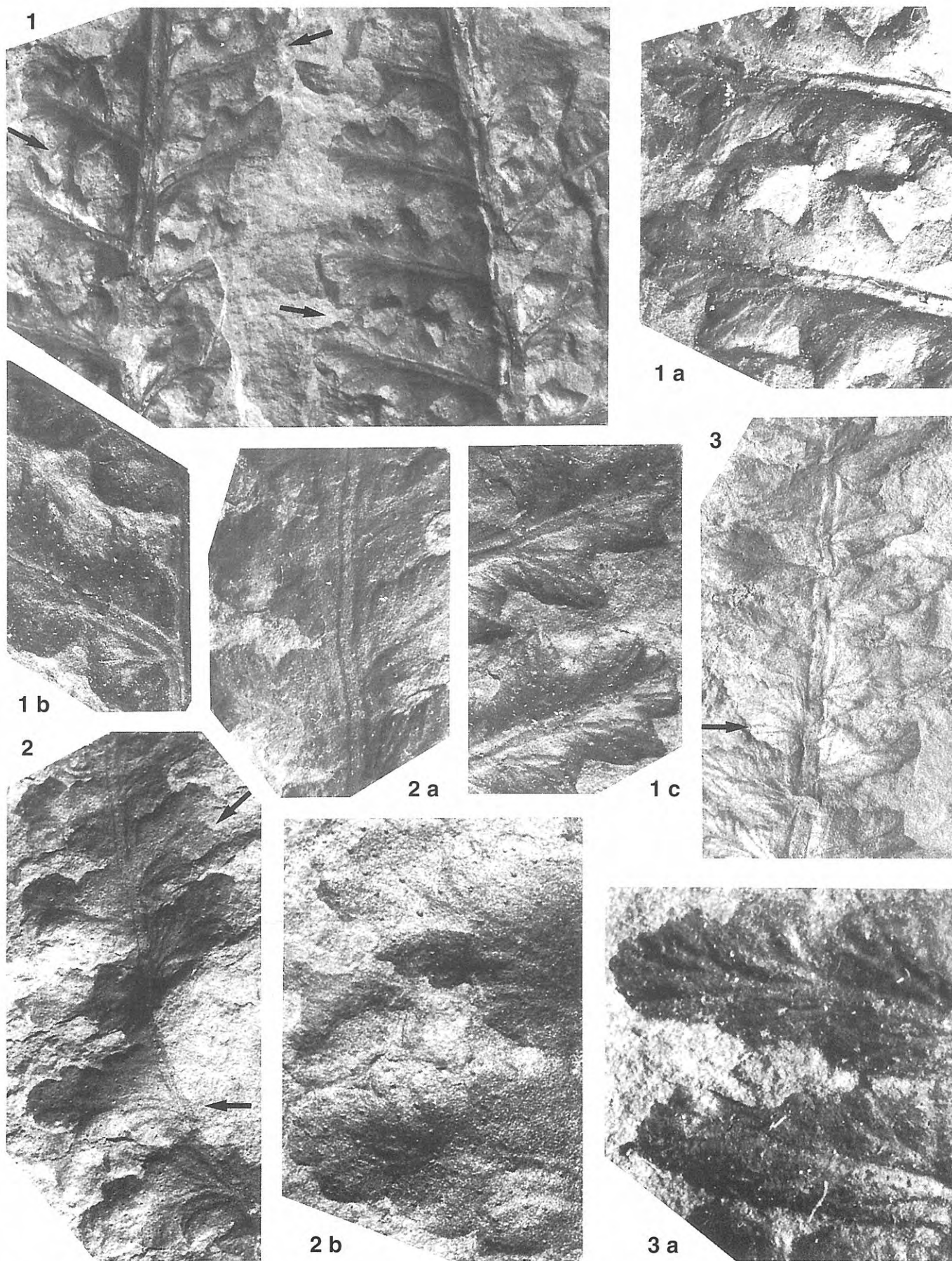
Lámina III

- 1 *Dicksonites leptophylla* (Zeiller) Doubinger, non Bunbury, (x3). Loc. 4298 (R.H. Wagner), escombrera de la mina Luisa, cerca de la base de la sucesión, en el pueblo de La Magdalena. 1a-c. Detalles de algunas pínulas (flechas negras, x6), en las que se aprecian pústulas redondeadas, irregularmente distribuidas, que han sido interpretadas como una colonización por hongos.
- 2 *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel, (x3). Loc. 4298 (R.H. Wagner), mina Luisa, en el pueblo de

La Magdalena. 2a, b. Detalles (x6) de la parte superior e inferior, respectivamente, mostrando abundantes pústulas sobre la superficie de las pínulas, sin relación alguna con la nerviación, y atribuidas a hongos parásitos.

- 3 *Dicksonites plueckenetii* (von Schlotheim) Sterzel, (x3). Loc. 4298 (R.H. Wagner), mina Luisa, en la base de la sucesión. 3a. Detalle de las pínulas inferiores (x10), donde se observan también pústulas redondeadas dispersas, probablemente debidas a una infección fúngica.

Lámina III



posición entre los nervios tal como los representan en su fig. 48, parecidos a los encontrados en algunos ejemplares de esta especie procedentes de La Magdalena (Lám. III, fig. 2).

Ahora bien, al comparar estas estructuras con las producidas por el ataque de hongos uredinales ("royas") sobre plantas actuales, se observa una gran similitud morfológica y de localización. Así, en el complicado ciclo vital de estos hongos basidiomicetes, con cinco fases (algunas efímeras) y alternancia de plantas hospedadoras, aparecen los *ecios* situados en el envés de las hojas (donde se forman las *eciósporas*) y, más tarde, los *uredinios* o *uredosoros* (de color rojizo y posición subepidérmica entre las venas) en los que, a medida que se van formando las esporas, ejercen una presión que llega a romper la epidermis abriéndola hacia afuera. Éstos se convierten luego en *telios* o *teleutosoros*, pequeñas elevaciones redondeadas donde se forman masas de esporas de gruesas paredes (*teliosporas*), muy variables en sus características, y que constituyen la fase en la que muchas royas pasan el invierno siendo susceptibles de ser preservadas por carbonización (Alexopoulos y Mims, 1985).

Nuestros especímenes no muestran pústulas con una depresión central apreciable, por lo que podría tratarse de masas de teliosporas resistentes. Asimismo sucede en otra especie fósil de distinta edad y procedencia, *Mixoneura raymondii* (Zeiller) Wagner del Cantabriense inferior de Tejerina (loc. 1821, R.H. Wagner), analizada en un trabajo en colaboración con el Dr. Wagner (en preparación). Pero, aunque esta explicación parece bastante atractiva, la preservación de los ejemplares no permite una transferencia de cutícula capaz de proporcionar una prueba concluyente sobre su anatomía, por lo que la auténtica naturaleza de estas estructuras queda todavía como indeterminada.

La presencia de royas fósiles ha sido señalada ya anteriormente en la literatura por diversos autores que han estudiado plantas carboníferas. Así, fue Göppert (1836, p. 262, 427; lám. XXXVI, figs. 3-4) quien primero los describió como abundantes y pequeñas pústulas sin ordenación, observables a simple vista, sobre las láminas de las hojas de *Hymenophyllites zobellii* (= *Palmatopteris zobellii*) (Göppert) Potonié y sin relación con los nervios; dándoles el nombre de *Excipulites neesii* por su semejanza con algunas estructuras producidas por hongos actuales (*Excipula sphaerioides* Fries, fig. 5). Más tarde, Geinitz (1855, p. 3; lám. XXV, figs. 10, 10a), Weiss (1869-72, p. 19, 78; lám. VII, figs. 3a, 4a-b, 8), Schimper (1869, p. 137, 141; lám. I, figs. 13, 19) y Zeiller (1888, p. 32-33; lám. V, figs. 1B, 3A), citan y figuran pústulas parecidas sobre diversas especies vegetales. Asimismo, Grand'Eury (1877, p. 9-10) explica la común aparición en Saint-Étienne (Francia) de posibles pequeños hongos parásitos (*Excipulites punctatus*) desigualmente distribuidos sobre algunas impresiones vegetales de *Pecopteris pluckeneti* (= *Dicksonites plueckenetii*) (von Schlotheim) Sterzel), pero sin poder determinar su verdadera naturaleza al no poder constatar la presencia de órganos reproductores en su pretendido receptáculo. Apuntando en su favor la

constancia en la forma de aparición y el mismo grado de desarrollo sobre hojas diferentes de diversas localidades; además de la no aparición en todos los ejemplares de la especie, aún yaciendo juntos, ni en todas las localidades en que estaba presente. También propuso el nombre de *Hysterites cordaitis* (lám. I, fig. 7), para los numerosos conceptáculos que aparecen más o menos ramificados o dispersos sobre hojas de *Cordaites*, alargados en el sentido de la hoja y abriéndose por una hendidura de dehiscencia, pudiendo corresponder a hongos endofíticos que se supone habrían estado inmersos en el espesor del limbo foliar antes de hacer aparición para abrirse a la madurez. Éstos son semejantes a las cúpulas elípticas figuradas por Germar (1844-53, lám. V, fig. 1) en *Nevropteris subcrenulata* (= *Mixoneura subcrenulata*) (Rost) Zeiller) y por Potonié (1893, p. 19, 25; lám. 1, figs. 5, 8-10), quien señalaba además la necesidad de una investigación anatómica para asegurarlo; pues, como apuntaba Carpentier (1937, p. 55-57; lám. III) al describir puntos similares sobre *Callipteris conferta* (= *Autunia conferta*) (Sternberg) Kerp), a pesar de su semejanza con el ataque por hongos queda abierta todavía la posibilidad de glándulas.

En España, Fernández Marrón (1984) cita la presencia de *Excipulites neesii* Göppert y de *Hysterites cordaitis* Grand'Eury en plantas del Westfaliense superior de la Cuenca Central Asturiana. La descripción de *Excipulites neesii* Göppert allí dada sobre *Sphenopteris amoena* Stur y *Linopteris* sp., concuerda bastante bien con la observada en nuestros ejemplares; aunque, por desgracia, la escasa y deficiente figuración no permite su comparación. Con anterioridad, Doubinger y Alvarez-Ramis (1963) habían citado su posible presencia sobre un ejemplar de *Sphenopteris biturica* Zeiller del Estefaniense C de Tineo, pero, en el único ejemplar figurado, no se aprecia claramente y parece confundirse con fructificaciones. Por otro lado, el género *Histerium labirintiforme* fue descrito por Menéndez Amor (1955) en el Mioceno de la Cerdeña; mientras que Iwaniw (1985, lám. 1, fig. 3), figura una probable infección por hongos ("royas") en un espécimen de *Eusphenopteris neuropteroides* (Boulay) Novik del Cantabriense inferior de Santa Olaja de la Varga (León).

Pero, a pesar de lo expuesto anteriormente, la antigüedad geológica de estos organismos es aún desconocida. Las esporas de hongos forman una fracción importante de los registros palinomorfos desde el Jurásico Superior; sin embargo, se conocen esporas y otros restos de origen obviamente fúngico desde el Silúrico, siendo notables los hallados en las plantas del Rhynie Chert para el Devónico Inferior (Chaloner y MacDonald, 1980, p. 12, fig. 13). Existen también numerosos registros de hongos epifíticos fósiles desde el Cretácico y sobre todo del Terciario, como los encontrados en hojas angiospermas del Eoceno medio (Dilcher, 1965), mostrando una alta especificidad. Pero la presencia de láminas foliares desde el Devónico Medio, indica la existencia precoz de un microhábitat favorable.

La aparición de las formas primitivas pudo haber pasado desapercibida en el estudio de las plantas

vasculares, debido a la dificultad de su estudio por su pequeño tamaño, estructura compleja, y posible confusión con órganos reproductores o glándulas. Además, su escaso valor estratigráfico por su semejanza con las formas actuales, hace que no sean mencionados en muchos estudios de microfósiles. Recientemente, aplicando técnicas modernas al estudio histológico de plantas fósiles permineralizadas, se ha conseguido un mayor conocimiento de estos hongos con respecto a su estructura y forma de vida (Taylor, 1990); así como de las condiciones climáticas necesarias para su desarrollo, al compararlos con sus equivalentes actuales, pudiendo considerarse sus interacciones sobre los vegetales como indicadores paleoclimáticos de una región (Sherwood-Pike, 1988).

FRAGMENTOS DE PLANTA COMO SUSTRATO

Puede considerarse un segundo tipo de actividad biológica en relación con los vegetales de la cuenca minera de La Magdalena, en el que la planta, una vez muerta y mientras tenía lugar su transporte en un medio acuático, fue utilizada como hábitat por otro organismo que acabó fosilizado sobre su superficie. Así, el ejemplar de *Pseudomariopteris cordatoovata* (Weiss) Gillespie y Pfefferkorn figurado en la Lám. II, figs. 1, 1a, muestra un gusano de vida sedentaria (*Spirorbis pusillus* Martín) adherido a la cara superior de una de sus pínulas.

Se trata de un anélido poliqueto de agua dulce o salobre, que habitaba en el interior de un tubo segregado por la epidermis, colonizando distintos fragmentos de pínulas caídas durante su transporte hasta el lugar de depósito. No puede hablarse en este caso de una interacción animal/planta, ya que ésta era utilizada únicamente como sustrato. Pertenece a los serpúlidos, en los que la forma y naturaleza del tubo podía ser muy variada, siendo para el género *Spirorbis*, pequeños tubos calcáreos arrollados en espiral.

La presencia de *Spirorbis* sobre pínulas de diversas especies vegetales fósiles es bastante frecuente en los yacimientos de plantas carboníferas, tanto europeos como norteamericanos, aunque no siempre se citan o figuran debido a su escaso interés estratigráfico. Cabe señalar, entre otros, los estudios de Waterlot (1934, Francia), van der Heide (1956, Países Bajos), y Strauch (1966, Alemania), para algunas de las principales cuencas mineras de Europa. Uno de los ejemplos hallados en España es sobre un *Alethopteris zeilleri* (Ragot) Wagner, recogido en la cuenca carbonífera de Ciñera-Matallana y figurado por Wagner (1965a, láms. 26, 27, figs. 68, 67a), (interpretado erróneamente por Fernández-Marrón (1984, p. 46) como una infección por hongos).

CONCLUSIONES

Se han presentado algunos casos de interacciones animal/planta y un ejemplo de adherencia a un sustrato

vegetal, hallados en la cuenca minera de La Magdalena sobre diferentes especies de plantas fósiles del Estefaniense C bajo. En ocasiones no puede afirmarse con certeza su naturaleza auténtica (como en el caso de las minas y agallas), por no poseer los criterios identificativos empleados para ejemplos actuales y no poder realizarse las técnicas adecuadas de análisis debido a su estado de preservación. Sin embargo, poseen el interés de ser unos de los ejemplos más antiguos encontrados de este tipo de actividades biológicas sobre las primitivas plantas terrestres, demostrándose, igualmente, que los artrópodos participaban ya entonces de los mismos recursos nutritivos que en el presente.

Con respecto a la colonización por hongos, queda abierta todavía la incognita de su verdadera asignación a este tipo de infecciones ya que, al faltar la posibilidad de un estudio anatómico microscópico, resulta difícil distinguirlos de glándulas foliares, como han sido interpretados por otros autores. No obstante, ante las posibilidades apuntadas y a la espera de nuevos datos, la infección por hongos parece ser, en nuestro caso, la interpretación más probable; hay que subrayar que se trata de impresiones fósiles y no permineralizaciones que permitan una transferencia de cutícula capaz de asegurarlo.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento al Dr. R.H. Wagner por su ayuda y asesoramiento en la elaboración de este trabajo, tanto en el estudio de las muestras (algunas de las cuales fueron recogidas por él en años anteriores) como en el análisis bibliográfico y redacción del mismo. Asimismo a los doctores C. Labandeira y J. Truyols, por sus precisiones y consejos en la revisión del manuscrito; y a la Dra. M^a Luisa Martínez Chacón por el interés mostrado en su correcta publicación. También quiero expresar mi gratitud al Jardín Botánico de Córdoba, donde se hallan depositados los ejemplares descritos, y he podido realizar su estudio y las fotografías correspondientes; así como al Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid, donde se han tomado las fotografías de detalle a la lupa binocular.

BIBLIOGRAFÍA

- Alexopoulos, C.J. y Mims, C.W. 1985. *Introducción a la Micología*. Omega, S.A., Barcelona, 543 pp.
- Almela, A. 1951. Delimitación del Carbonífero de la zona de La Robla-Vegarienza (León). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, **63**, 219-296.
- Almond, J.E. 1985. The Silurian-Devonian fossil record of the Myriapoda. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **309 B**, 227-237.
- Amerom, H.W.J. van. 1966. *Phagophytichmus ekowskii* nov. Ichnogen. & nov. Ichnosp., eine Mißbildung infolge von Insektenfraß, aus dem spanischen Stephanien (Provinz León), *Leidse Geologische Mededelingen*, **38**, 181-184.

- Amerom, H.W.J. van. 1973. Gibt es Cecidien im Karbon bei Calamiten und Asterophylliten?. *7ème Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère*, Krefeld, 1971, **2**, 63-83.
- Amerom, H.W.J. van and Boersma, M. 1971. A new find of the ichnofossil *Phagophytichnus ekowskii* Van Amerom. *Geologie en Mijnbouw*, **50**, 667-670.
- Banks, H.P. and Colthart, B.J. 1993. Plant-animal-fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from Gaspé, Canada. *American Journal of Botany*, **80**, 992-1001.
- Briggs, D.E.G., Plint, A.G. and Pickerill, R.K. 1984. *Arthropleura* trails from the Westphalian of eastern Canada. *Palaeontology*, **27**, 843-855.
- Brues, C.T. 1936. Evidences of insect activity preserved in fossil wood. *Journal of Paleontology*, **10**, 637-643.
- Carpentier, A. 1937. Observations sur des *Callipteris*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5^e série, **7**, 53-58.
- Castro, M.P. 1994. Evidencia de actividad biológica en plantas del Estefaniense Superior de la Cordillera Cantábrica. *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología*, Madrid, 42-43.
- Chaloner, W.G. and MacDonald, P. 1980. *Plants Invade the Land*. The Royal Scottish Museum Edinburgh, Her Majesty's Stationary Office, London, 18 pp.
- Cooper-Driver, G. 1985. Anti-predator strategies in pteridophytes—a biochemical approach. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, **86 B**, 397-402.
- Crane, P.R. and Jarzembowski, E.A. 1980. Insect leaf mines from the Palaeocene of southern England. *Journal of Natural History*, **14**, 629-636.
- Dilcher, D.L. 1965. Epiphyllous fungi from the Eocene deposits in western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica*, **116 B**, 1-54.
- DiMichele, W.A. and Hook, R.W. 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems. In: *Terrestrial Ecosystems through Time* (Eds. A.K. Behrensmeyer, J.D. Damuth, W.A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues and S.L. Wing). The University of Chicago Press, 206-325.
- Doubinger, J. et Alvarez-Ramis, C. 1963. Sphenopteridées du Carbonifère de Tineo (Asturies). *Estudios Geológicos*, **19**, 193-204.
- Doyle, J.A. and Hickey, L.J. 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In: *Origin and Early Evolution of Angiosperms* (Ed. C.B. Beck). Columbia University Press, New York, 139-206.
- Fernández Marrón, M.T. 1984. Consideraciones sobre algunos hongos del Carbonífero: su presencia en el Westfaliense cántabro-astúrico. *Coloquios de Paleontología*, **39**, 45-50.
- Geinitz, H.B. 1855. *Die Versteinerungen der Steinkohlenformation in Sachsen*. Leipzig, 61 pp.
- Germar, E.F. 1844-53. *Die Versteinerungen des Steinkohlengebirges von Wettin und Löbejün im Saalkreise*. Halle, Pars I-VIII, 1-116.
- Germar, E.F. und Kaulfuss, F. 1831. Über einige merkwürdige Pflanzenabdrücke aus der Steinkohlenformation. *Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, **15**, Pars II, 219-230.
- Givulescu, R. 1981. Pathological elements on fossil leaves from Chiuzbaia (galls, minen, and other insect traces). *Dari de seama ale sedintelor Paleontologie*, **68** (3), 123-133.
- Göppert, H.R. 1836. Systema filicum fossilium (Die Fossilen Farnkräuter). *Verhandlungen Königl. Leopoldische Carolingische Academia der Naturforscher*, **17** (suppl.), 1-486.
- Göppert, H.R. 1864-65. Die fossile Flora der permischen Formation. *Palaeontographica*, **12**, 1-316.
- Grand'Eury, C.F. 1877. Mémoire sur la flore carbonifère du département de la Loire et du centre de la France. *Mémoires de l'Académie des Sciences de l'Institut National de France*, **24**, 1-624.
- Grauvogel-Stamm, L. 1978. La Flore du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France): Morphologie, anatomie, interprétations phylogénique et paléogéographique. *Sciences Géologiques Mémoire*, **50**, 228 pp.
- Heide, S. van der. 1956. Quelques remarques sur *Spirorbis pusillus* (Martin) du Carbonifère des Pays-Bas. *Leidse Geologische Mededelingen*, **20**, 100-109.
- Hering, E.M. 1951. *Biology of the Leaf Miners*. Ed. W.Junk, 's-Gravenhage, 420 pp.
- Heward, A.P. 1978. Alluvial fan and lacustrine sediments from the Stephanian A and B (La Magdalena, Ciñera-Matallana and Sabero) coalfields, northern Spain. *Sedimentology*, **25**, 451-488.
- Iwaniw, E. 1985. Floral Palaeoecology of debris flow dominated valley-fill deposits in the lower Cantabrian of NE León, NW Spain. In: *Papers on the Carboniferous of the Iberian Peninsula* (Eds. M.J. Lemos de Sousa and R.H. Wagner). *Anais Faculdade de Ciências, Universidade do Porto*, Supplement to volume **64** (for 1983), 283-357.
- Kevan, P.G., Chaloner, W.G. and Savile, D.B.O. 1975. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants. *Palaeontology*, **18**, 391-417.
- Kluessendorf, J. and Mikulic, D.G. 1990. Temporal patterns in the arthropod trace-fossil record. In: *Arthropod Paleobiology* (Ed. D.G. Mikulic). Paleontological Society (Short Courses in Paleontology), **3**, 66-98.
- Kukalová-Peck, J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structures. In: *The insects of Australia*, 2nd ed. (Eds. I.D. Naumann and P.B. Carne). Division of Entomology CSIRO, Australia. Melbourne University Press, **1**, 141-179.
- Labandeira, C.C. 1990. Rethinking the diets of Carboniferous terrestrial arthropods: evidence for a nexus of arthropod/vascular plant interactions. *Geological Society of America. Abstracts with Programs*, **22** (7), A-265.
- Labandeira, C.C. 1991. Evidence for Pennsylvanian stem-mining and the early history of complete metamorphosis in insects. *Geological Society of America. Abstracts with Programs*, **23** (5), A-405.
- Labandeira, C.C. and Beall, B.S. 1990. Arthropod terrestriality. In: *Arthropod Paleobiology* (Ed. D.G.

- Mikulic). Paleontological Society (Short Courses in Paleontology), **3**, 214-256.
- Labandeira, C.C. and Phillips, T.L. 1992. Ecological response of plant consumers to Middle-Upper Pennsylvanian extinctions in Illinois Basin coal swamps: evidence from plant/arthropods interactions. *Geological Society of America. Abstracts with Programs*, **24** (7), A-120.
- Labandeira, C.C. and Phillips, T.L. 1996a. Insect Fluid-Feeding on Upper Pennsylvanian Tree Ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the Early History of the Piercing-and-Sucking Functional Feeding Group. *Annals of the Entomological Society of America*, **89** (2), 157-183.
- Labandeira, C.C. and Phillips, T.L. 1996b. A Carboniferous insect gall: Insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **93**, 8470-8474. Evolution.
- Labandeira, C.C., Dilcher, D.L., Davis, D.R. and Wagner, D.L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **91**, 12278-12282, Evolution.
- Langiaux, J. 1986. Découverte d'un spécimen exceptionnel de fructification femelle de *Dicksonites sterzeli* Zeiller 1888 dans le Stéphanien du Massif Central français. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, t. **302**, Série II, n° 11, Paléontologie, 755-760.
- Larew, H.G. 1986. The fossil gall record: A brief summary. *Proceedings Entomological Society Washington*, **88**, 385-388.
- Leyva, F., Matas, J. y Rodríguez Fernández, L.R. 1984. *Memoria del Mapa Geológico de España, E. 1:50.000, La Robla n° 129*. Instituto Geológico y Minero de España, 98 pp.
- Menéndez Amor, J. 1955. La depresión ceretana española y sus vegetales fósiles. Características fitopaleontológicas del Neógeno de la Cerdaña española. *Memoria de la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Serie C, Naturales*, **18**, 9-344.
- Müller, A.H. 1982. Über Hyponome fossiler und rezenter Insekten, erster Beitrag, *Freiberger Forschungshefte*, **366 C**, 7-27.
- Needham, J.G., Frost, S.W. and Tothill, B.H. 1928. *Leaf-Mining Insects*. Williams & Wilkins, Baltimore, 351 pp.
- Opler, P.A. 1974. Oaks as Evolutionary Islands for Leaf-Mining Insects. *American Scientist*, **62**, 67-73.
- Pastor, V. 1963. *Mapa Geológico de España 1:50.000. Hoja y Memoria n° 129 (La Robla)*. Instituto Geológico y Minero de España, 62 pp.
- Plumstead, E.P. 1963. The influence of plants and environment on the developing animal life of Karroo times. *South African Journal of Science*, **59**, 147-152.
- Potonié, H. 1893. Die Flora des Rothliegenden von Thüringen. *Abhandlungen der Königlichen Preussischen Geologischen Landesanstalt*. Berlin, **2**, 1-298.
- Ramani, N. and Hag, M.A. 1984. Oribatid mites parasitic on some economically important plants of Kerala. In: *Acarology VI* (Eds. D.A. Griffiths and L.E. Bowman). John Wiley, New York, **2**, 813-818.
- Remy, W. and Remy, R. 1961. *Odontopteris glandulosa* n. sp. aus dem Saarkarbon. *Jahresberichte und Mitteilungen oberrheinischen geologischen Vereinigung*, Neue Folge, **43**, 1-5.
- Rolfe, W.D.I. 1980. Early invertebrate terrestrial faunas. In: *The Terrestrial Environment and the Origin of Land Vertebrates* (Ed. A.L. Panchen). *Systematics Association Special Volume*, **15**, 117-157. Academic Press, London.
- Rozefelds, A.C. 1988a. Lepidoptera mines in *Pachypteris* leaves (Corystospermaceae: Pteridospermophyta) from the Upper Jurassic/Lower Cretaceous Battle Camp Formation, North Queensland. *Proceedings of the Royal Society of Queensland*, **99**, 77-81.
- Rozefelds, A.C. 1988b. Insect leaf mines from the Eocene Anglesea locality, Victoria, Australia. *Alcheringa*, **12**, 1-6.
- Rozefelds, A.C. and Sobbe, I. 1987. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich Coal Measures of south-eastern Queensland, Australia. *Alcheringa*, **11**, 51-57.
- Schimper, W.P. 1869. *Traité de paléontologie végétale ou la flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel*. C. Bailly- Baillière, Paris, 740 pp.
- Scott, A.C. and Taylor, T.N. 1983. Plant/Animal Interactions During the Upper Carboniferous. *The Botanical Review*, **49**, 259-307.
- Shear, W.A. 1990. Silurian-Devonian Terrestrial Arthropods. In: *Arthropod Paleobiology* (Ed. D.G. Mikulic). Paleontological Society (Short Courses in Paleontology), **3**, 197-213.
- Shear, W.A. and Kukulová-Peck, J. 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence. *Canadian Journal of Zoology*, **68**, 1807-1834.
- Sherwood-Pike, M.A. 1988. Freshwater fungi: fossil record and paleoecological potential. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, **62**, 271-285.
- Stidd, B.M. and Phillips, T.L. 1973. The vegetative anatomy of *Schopfiastrum decussatum* from the Middle Pennsylvanian of the Illinois basin. *American Journal of Botany*, **60** (5), 463-474.
- Strauch, F. 1966. Zur Autökologie und über bemerkenswerte Funde von *Spirorbis* Daudin 1800 (Polychaeta sedentaria) im Oberkarbon des Saargebietes. *Paläontologische Zeitschrift*, **40** (3/4), 269-273.
- Strauss, A. 1977. Gallen, Minen und andere Fraßspuren im Pliozän von Willershausen am Harz. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg*, **113**, 43-80.
- Taylor, T.N. 1990. Fungal Associations in the Terrestrial Paleoecosystem. *Trends in Ecology and Evolution*, **5**, 21-25.
- Wagner, R.H. 1959. *Pecopteris pseudobucklandi* Andrae and its generical affinities, *Mededelingen Geologische Stichting, Nieuwe Serie*, **12** (1958), 25-30.
- Wagner, R.H. 1964. Stephanian B flora from the Ciñera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers, II: *Mixoneura*, *Reticulopteris*, *Linopteris* and *Odontopteris*. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **75**, 5-56.

- Wagner, R.H. 1965a. Stephanian B flora from the Ciñera-Matallana coalfield (León) and neighbouring outliers, III: *Callipteridium* and *Alethopteris*. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **78**, 5-61.
- Wagner, R.H. 1965b. Palaeobotanical Dating of Upper Carboniferous Folding Phases in NW Spain. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **66**, 1-169.
- Waterlot, G. 1934. Étude de la faune continentale du terrain houiller sarro-lorrain. *Etudes des Gîtes Minéraux de la France, Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine*, **2**, Faune fossile, 320 pp.
- Weintraub, J.D., Lawton, J.H., and Scoble, M.J. 1995. Lithinine moths on ferns: a phylogenetic study of insect-plant interactions. *Biological Journal of the Linnean Society*, **55**, 239-250.
- Weiss, C.E. 1869-72. *Die Fossile Flora der jüngsten Steinkohlenformation und des Rothliegenden im Saar-Rhein-Gebiete*. Verlag A. Henry, Bonn, 250 pp.
- Weiss, C.E. 1904. A probable parasite of Stigmarian rootlets. *New Phytology*, **3**, 63-68.
- Wright, J.L., Quinn, L., Briggs, D.E.G., and Williams, S.H. 1995. A subaerial arthropod trackway from the Upper Silurian Clam Bank Formation of Newfoundland. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **32**, 304-313.
- Zeiller, R. 1888. Études sur le terrain houiller de Commentry, II: Flore fossile, 1ère partie. In: *Études sur le terrain houiller de Commentry* (B. Renault et R. Zeiller). Societé de l'Industrie Minérale, 1-366.

Manuscrito recibido: 17 de julio, 1995
Manuscrito aceptado: 22 de agosto, 1996