



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

“INTERACCIÓN PLANTA-INSECTO EN HOJAS DEL
PALEOZOICO SUPERIOR DE LA FORMACIÓN
MATZITZI, ESTADO DE PUEBLA.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LIC. EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

Díaz Leyva Roxana Karina

DIRECTORA DE TESIS:
Dra. María Patricia Velasco De León

Proyecto Apoyado
PAPIIT IN 115417 “La flora del Pérmico del sector Centro-
sur de México: taxonomía, distribución y Ambiente”

Ciudad de México Marzo del 2018





Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES

“ZARAGOZA”

DIRECCIÓN

**JEFE DE LA UNIDAD DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE.**

Comunico a usted que la alumna **DÍAZ LEYVA ROXANA KARINA**, con número de cuenta **310240806**, de la carrera de Biología, se le ha fijado el día **20 de marzo de 2018** a las **09:00 hrs.**, para presentar examen profesional, el cual tendrá lugar en esta Facultad con el siguiente jurado:

PRESIDENTE M. en C. **MARÍA DE LAS MERCEDES LUNA REYES**

M. en C. María de las Mercedes Luna Reyes

VOCAL Dra. **MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**

Dra. María Patricia Velasco de León

SECRETARIO Dra. **ERIKA LOURDES ORTIZ MARTÍNEZ**

Dra. Erika Lourdes Ortiz Martínez

SUPLENTE Biól. **RIGOBERTO RODRÍGUEZ BECERRA**

Biól. Rigoberto Rodríguez Becerra

SUPLENTE Biól. **ELIZABETH ORTEGA CHÁVEZ**

Biól. Elizabeth Ortega Chávez

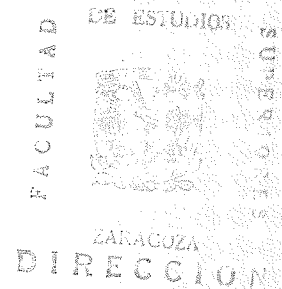
El título de la tesis que presenta es: **Interacción planta-insecto en hojas del Paleozoico Superior de la Formación Matzitzi, Estado de Puebla.**

Opción de titulación: Tesis.

Agradeceré por anticipado su aceptación y hago propia la ocasión para saludarle.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad de México, a 27 de febrero de 2018

DR. VÍCTOR MANUEL MENDOZA NÚÑEZ
DIRECTOR



RECIBÍ
OFICINA DE EXÁMENES
PROFESIONALES Y DE GRADO

VO. BO.
M. en C. **ARMANDO CERVANTES SANDOVAL**
JEFE DE CARRERA

Agradecimientos

Al proyecto PAPIIT IN 115417 “La flora del Pérmico del sector Centro-sur de México: taxonomía, distribución y Ambiente” por el apoyo brindado.

A la Universidad Nacional Autónoma De México, que me dio la bienvenida y me abrió sus puertas a incontables e increíbles experiencias y oportunidades, gracias por permitirme ser parte de tan hermosa institución.

Agradezco mucho a mis profesores, quienes tomaron el arduo trabajo de transmitirme sus valiosos y sabios conocimientos para lograr mis metas y todo aquello que me proponga.

Dedicatorias

Son muchas las personas increíbles y especiales a las que me encantaría agradecer todo su apoyo, ánimo y compañía, no solo en lo referente a lo académico, sino en las diferentes etapas de mi vida y quizás estas líneas sean insuficientes para transmitir toda mi gratitud, admiración y sobre todo cariño que siento por todos y cada uno de ustedes.

A mi adorada madre Lourdes Leyva, que a pesar de que no estés ya en este mundo presente, sigues iluminando mi camino; fuiste, eres y serás una de mis grandes inspiraciones en la vida, porque jamás conocí mujer más fuerte que tú, llena de valor y amor ante la vida, sé que nunca me abandonas y me sigues protegiendo, mami sigues conmigo, no solo en mis recuerdos, también en mi corazón.

A la maravillosa persona que es mi padre José Díaz; papi siempre has sido mi gran héroe, mi modelo a seguir, porque sin ayuda de nadie y solo con tu trabajo y esfuerzo me has inspirado a seguir adelante sin importar las adversidades que la vida te ponga en frente. Gracias por siempre guiar mi camino con tus conocimientos, tu apoyo y confianza, tú más que nadie eres el motivo y la inspiración de mis éxitos y logros, esta tesis es tan tuya como mía.

A mi querido hermano Arturo Díaz, que siempre has sido mi pilar más fuerte en la vida, la persona con quien he compartido todos mis triunfos y fracasos, quien me sigue sorprendiendo día a día con su carácter e inteligencia, muchas gracias chaparro por siempre estar a mi lado y tener para mi consejos y regaños; que sin importar la situación siempre me proteges y me das las palabras de afecto y aliento que algunas veces necesito escuchar.

A mi abuela Juana Lazo, gracias por ser el refugio que a veces necesito, por escuchar mis preocupaciones y aconsejarme como solo tú podrías.

A aquellos que me han brindado sus consejos, conocimientos y su apoyo en mis decisiones, mis tíos y tías Gabi, Adriana, Beto y Marcos.

A los que ayudaron a moldear mi ser y que sin saberlo me han apoyado y ayudado en los momentos más difíciles de la vida, y que más que una sobrina o prima me han hecho parte de su vida como una amiga, mis tíos Silvia y Pedro y mi prima Gabi Díaz.

A mis chaparros Ian, Alan, Melissa, Dante y Alondra que este trabajo sea tan inspirador para ustedes como lo es para mí, y que su futuro sea tan brillante como las sonrisas en sus rostros.

A mi amiga Ami Mancilla, una de las personas más increíbles que conozco, gracias amiga por todos los momentos vividos juntas, es un gran privilegio tener tu amistad, la universidad no hubiese sido la misma sin ti en cada clase, agradezco a la vida por poner en mi camino a una amiga como tú.

A mi amiga Adri Sandoval, una de las mujeres más fuertes que he conocido en toda mi vida, pero también con un corazón noble y tierno, gracias por las carcajadas que hacían más amenas las clases y por todas las experiencias que pasamos juntas.

A William, mi mejor amigo, quien incondicionalmente ha estado presente en mi vida desde hace mucho tiempo, niño siempre serás mi recuerdo favorito de la preparatoria, gracias por todo tu cariño, apoyo, comprensión y consejos; estaré siempre en deuda contigo, pues tu compañía a pesar de la distancia siempre deja una sonrisa en mi cara durante todo el día.

A todos mis amigos sin excluir a ninguno, pero en especial a, Ulises, Rodrigo, Irlanda, Alexandre, Luis y a todos los compañeros y amigos que a lo largo de la carrera han dejado huella en mí, mil gracias por todos los momentos que hemos pasado juntos.

Mi más profundo y sincero agradecimiento en especial a la Dra. Patricia Velasco de León, directora de esta investigación, gracias por su orientación y supervisión, así como por el apoyo recibido a lo largo de este trabajo.

A cada uno de mis sinodales: Dra. Ma. Patricia Velasco De León; M. en C. María De Las Mercedes Luna Reyes; Dra. Erika Lourdes Ortiz Martínez; Biól. Rigoberto Rodríguez Becerra, Biól. Elizabeth Ortega Chávez, encargados de revisar este trabajo, muchas gracias por sus consejos, que ayudaron a enriquecer y completar esta tesis con sus atinadas observaciones.

Quisiera hacer extensiva mi gratitud a mis compañeros de la colección de Paleontología, por su apoyo, amistad y colaboración.

*“No tengo la menor idea de cuál será mi futuro, pero estoy segura que
donde quiera que vaya allí dejaré una huella”*

-Anónimo-

ÍNDICE

1 Introducción	8
1.1 Tipos de interacción planta-insecto	10
1.2 Pérmico	14
1.3 Localidades fosilíferas	19
1.4 Matzitzi en el Pérmico	20
2 Antecedentes	21
2.1 Estudios en Matzitzi	21
2.2 Herbivoría en el Paleozoico	23
2.3 Herbivoría en México	25
3 Justificación	26
4 Objetivos	26
5 Zona de estudio	27
6 Método	29
7 Resultados	30
7.1 Agallas	34
7.2 Alimentación superficial	36
7.3 Oviposición	37
8 Discusión	38
8.1 Abundancia y palatabilidad	38
8.2 Tipos de herbivoría en Matzitzi: Agallas	40
8.3 Tipos de herbivoría en Matzitzi: Alimentación	44
8.4 Tipos de herbivoría en Matzitzi: Oviposición	46
9 Conclusiones	48
10 Anexo	50
11 Bibliografía	58

1.-Introducción

De acuerdo con su etimología, la palabra paleontología (del griego palaios: antiguo, ontos: ser, logos: tratado o estudio), significa “estudio de los organismos antiguos”. La materia prima de la investigación paleontológica la constituyen los fósiles: pruebas directas (esqueletos, impresiones, conchas mineralizadas) o indirectas (coprolitos, huellas de alimentación o locomoción) de la existencia de seres vivos en otras épocas (Gío Argáez y Rodríguez Arevalos, 2003).

La paleobotánica, es la rama equivalente a la paleontología vegetal, es una disciplina que estudia restos de plantas fosilizadas en todas sus formas (semillas, hojas, flores, frutos, tallos, leños etc.), es una herramienta indispensable para el análisis del clima y de los ecosistemas del pasado geológico. El estudio de plantas fósiles tanto a nivel microscópico (polen y esporas) como macroscópico (hojas, tallos, flores y frutos) es necesario para el entendimiento de los factores que modelaron el origen de las plantas actuales, sus patrones de distribución geográfica, diversidad vegetal y sus interacciones con otros organismos (Gonzales-Akre y Sánchez Villagrá, 2012).

Las plantas han evolucionado hasta ser los organismos dominantes en nuestro planeta. Su valor ecológico es fundamental, de ellas dependen la mayoría de las especies y son la base de la cadena alimentaria para una cantidad estimada de más de un millón de especies de insectos de diferentes grupos taxonómicos (Martínez, 1994); a este tipo de interacción planta-insecto se le conoce como herbivoría.

En el registro fósil esta evidencia de interacción entre planta-insecto, queda expuesta por los daños ocasionados a las plantas, que se reconocen por la reacción necrótica del tejido en vida, alrededor del sitio dañado (Pinheiro et al., 2016). Estos daños o marcas han sido estudiados, nominados y clasificados por su morfología (Horn, 2011). La herbivoría causada a la hoja, por los insectos al momento de alimentarse, produce distintos tipos de marcas como hoyos, hojas minadas, alimentación en el esqueleto, y agallas entre otros (Galdámez, 2006). La herbivoría permite estudiar la relación planta-insecto a nivel foliar. La presencia de

estas relaciones complejas, en el registro fósil, ayuda a distinguir aquellos daños que ocurrieron por alimentación y los que se efectúan por abrasión, durante el transporte y la depositación. La reacción en el tejido confirma que este daño ocurrió mientras la hoja estuvo viva y que posteriormente murió (Meyer, 2003).

Este tipo de interacciones pueden ser clasificadas de acuerdo al tipo de daño que el organismo dejó sobre la hoja.

1.1.-Tipos de interacción planta-insecto.

Alimentación en esqueleto:

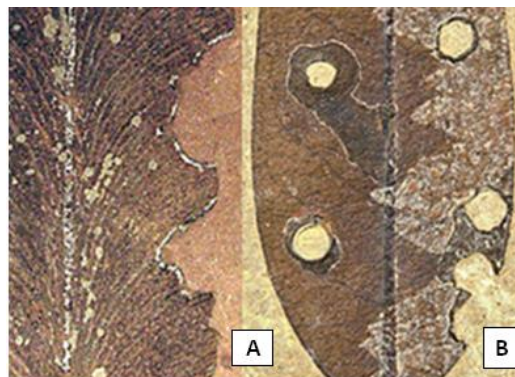
El insecto come selectivamente la lámina foliar dejando únicamente la nervadura. Se pueden presentar diferentes tipos, de acuerdo al tipo de daño que presenten (Arguedas, 2006).



Figura 1. Alimentación en esqueleto. Tomado de: Labandeira et al., 2007.

Alimentación, perforaciones y succiones:

Generalmente la alimentación se da a lo largo de la lámina, ingiriendo trozos de la hoja relativamente grandes, o se producen pequeñas perforaciones en la lámina foliar (Arguedas, 2006); esto es producido mediante el aparato bucal del insecto al alimentarse (Galdámez, 2006).



Figuras 2. A) Alimentación en el margen. B) hoyos. Tomadas de: Labandeira et al., 2007.

Daño a la lámina

El insecto destruye el parénquima y la cutícula Temprano de las hojas, quedando únicamente la cutícula Tardío y en algunos casos la nervadura principal. La hoja muere inmediatamente y cae (Arguedas, 2006).



Figura 3. Daño a la lámina. Tomado de: Arguedas, 2006.

Minas

El organismo se alimenta del parénquima del follaje y se pueden observar galerías o túneles con formas diferentes.

La mina generalmente contiene deposiciones (frass), con un patrón, la forma de la mina y la identidad de la planta huésped son útiles para determinar la especie de minador (British leaf miners, 2016)



Figura 4. Minas. Tomado de: Labandeira et al., 2007.

Agallas

Las agallas pueden ser definidas como formaciones anormales de tejidos u órganos de las plantas causadas por la acción, ya sea nutricia, o bien de puesta de un organismo inductor, este produce una reacción en la planta que incluye el desarrollo anormal de sus células (hipertrofia e hiperplasia), tejidos u órganos. El organismo inductor utiliza la agalla como un medio para procurarse nutrición especializada y cobijo frente al medio ambiente y enemigos naturales (Nieves-Aldrey, 1998). Las formas de las agallas pueden presentar una gran variedad que depende del organismo que las produce; pueden ser alargadas, esféricas, semiesféricas, en forma de clavo, etc. (Cadena et al., 2017).



Figura 5. Agallas. Tomado de: Labandeira et al., 2007.

Ovoposición

La ovoposición representa la inserción de huevos por la estructura abdominal de un insecto hembra (el ovopositor), que es análogo a las partes bucales perforadoras y chupadoras del insecto (Mickoleit, 1973). Este tipo de interacción presenta una evidencia fósil de las estrategias reproductivas de los insectos, aunque no está estrictamente involucrada en las huellas de alimentación (Na et al., 2014).

Dentro de la ovoposición se pueden distinguir dos formas, la ovoposición exofítica y la endofítica. La ovoposición exofítica está representada por la agregación de

huevos bajo un mucus que los cubre y que puede preservarse durante la fosilización, mientras que la ovoposición endofítica está representada por huevos solitarios dentro de los tejidos de la planta depositados por animales con ovopositor (Vasilenko, 2005).



Figura 6. Ovoposición. Tomado de: Labandeira et al., 2007.

Este estudio se realizó en la Formación Matzitz del periodo Pérmico, por lo que se abordará brevemente la duración, paleogeografía, flora y fauna que vivió en este periodo.

1.2.- El Pérmico.

Durante el Pérmico (299-251 ± 0.1 ma.) se concluyó la unión de Pangea; con el final de las colisiones continentales que comenzaron durante el Carbonífero. Pangea se situaba sobre el Ecuador y un enorme océano llamado Panthalassa, rodeaba al supercontinente, extendiéndose hacia los polos de la Tierra (figura 7). La formación de esta gran masa de tierra tuvo consecuencias para el medio ambiente terrestre. Los sedimentos del Pérmico terrestre indican que las condiciones áridas y semiáridas estaban muy extendidas sobre Pangea. Las cordilleras pérmicas eran lo suficientemente altas como para bloquear los vientos húmedos, subtropicales y orientales, lo que produjo condiciones muy secas en Norteamérica y Europa (Wicander y Monroe, 1993).

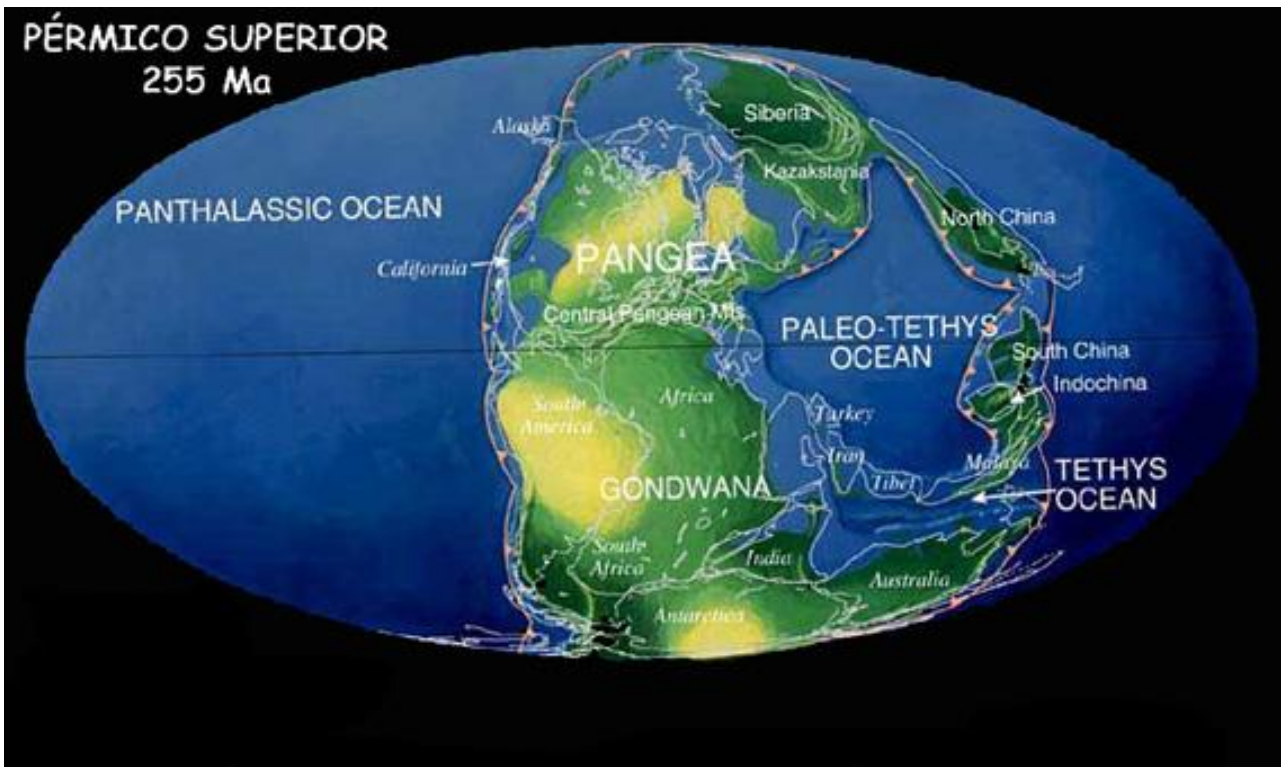


Figura 7. Paleogeografía del Pérmico. Tomado de: UniversObservado, 2017.

En la tierra, las plantas evolucionaron siguiendo los drásticos cambios del clima. Con los años, las zonas húmedas y templadas iban disminuyendo, quedando

limitadas al círculo costero del mar de Tetis. Los bosques de marisma, tan potentes en el Carbonífero, fueron también menguando y perdiendo parte de su diversidad. Los grandes licopodios se extinguieron, los helechos, las Pteridospermas y las Cordaitales de las zonas lluviosas fueron gradualmente reemplazados por las gimnospermas (Douglas, 1993; Martínez-Delclós, 1996). Galván (2000), menciona que los helechos como Filicales y Marattiales (figura 8) estuvieron bien representados en este periodo y fueron habitantes comunes en las zonas pantanosas en climas cálidos.

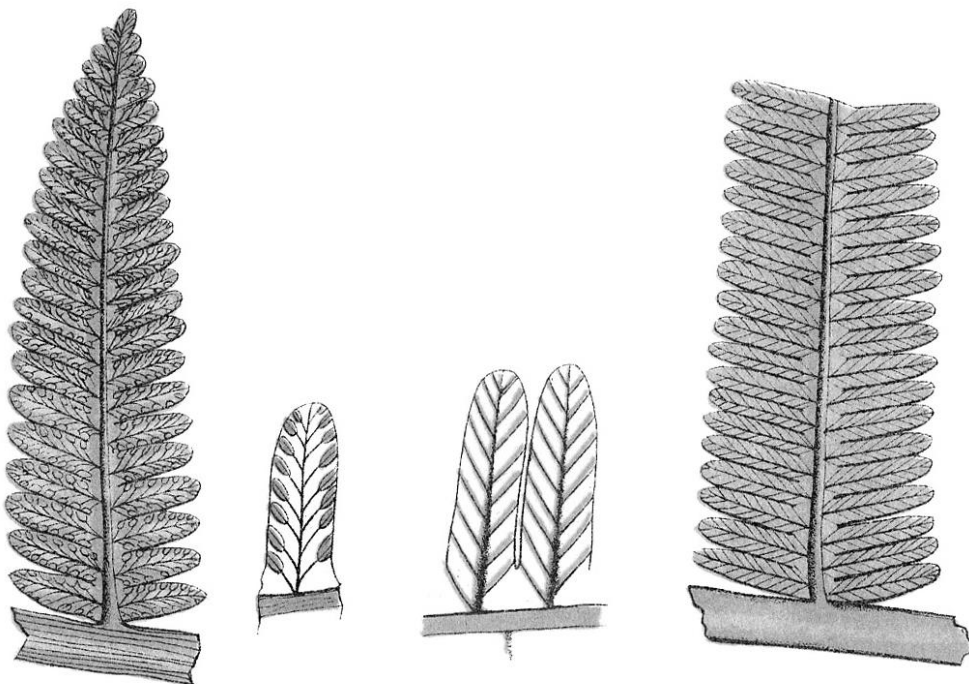


Figura 8. Marattiales. Tomado de: The Fossil Fórum, 2017.

Las Pteridospermaphytas y órdenes como Calamitales, Glossopteridales, Lepidodendrales, Peltaspermales, Equisetales entre otros, fueron algunos de los organismos habituales (figuras 9 y 10) así como los helechos con semilla y las coníferas que prosperaron en el Hemisferio Sur de Pangea. En este periodo las coníferas, los ginkgos y las cicadáceas aparecieron.

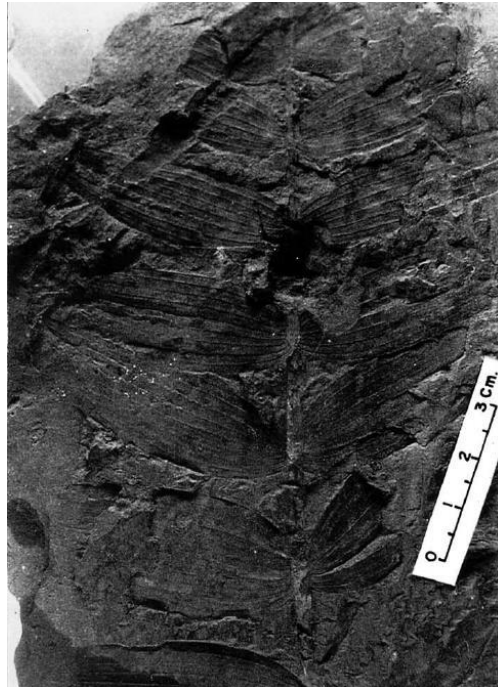


Figura 9. Equisetal (*Schizoneura*) presente en el Pérmico. Tomado de: Velasco de León et al., 2017.

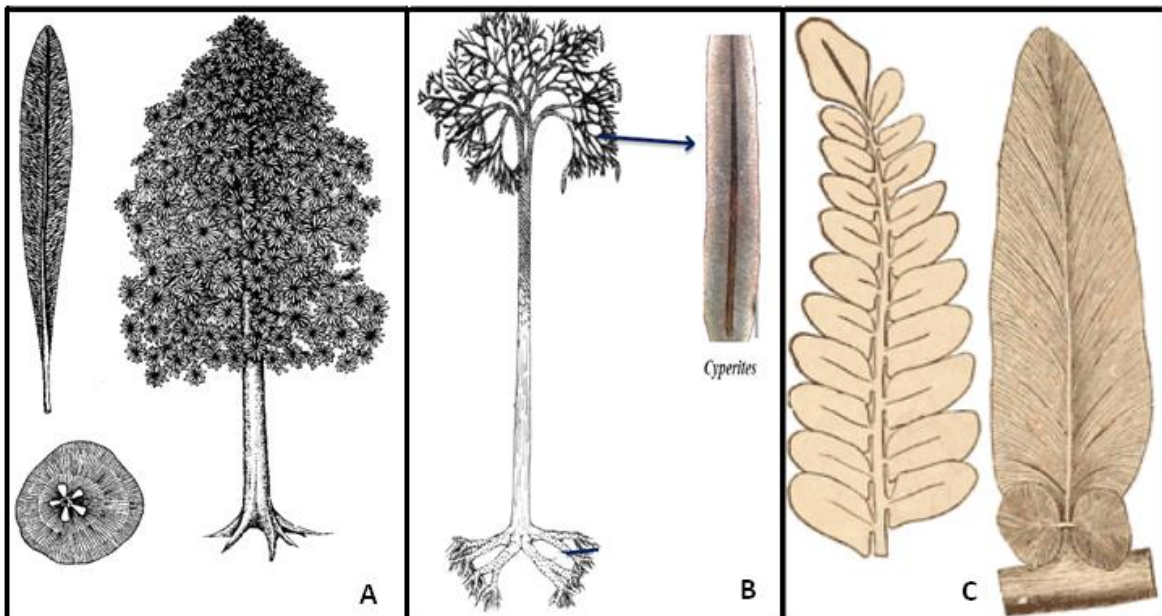


Figura 10. Algunos ordenes presentes en el periodo Pérmico. A) Glossopteridal (Tomado de: Gould, 1975). B) Lepidodendral (Modificado de: Lindley y Hutton, 1832). C) Peltaspermal (Tomado de: Velasco de León et al., 2017).

Las condiciones de aridez en el hemisferio norte y las grandes glaciaciones en el hemisferio sur, produjeron el establecimiento de zonas climáticas bien definidas, lo

que causó importantes cambios en la fauna y en especial en la entomofauna de este periodo.

Durante el Carbonífero Tardío – Pérmico Temprano existieron ocho grandes grupos de insectos, entre ellos dos grupos sin representación actual: los Paleodictiópteros (chupadores exclusivos del Paleozoico) y los protodonatos (extintos durante el Triásico); los otros seis fueron los Ephemeropteros, Plecopteros, Ortopteros, Blatodeos, Hemipteros y Endopterigotos (Labandeira et al., 1994). Los Paleodictiópteros fueron el grupo dominante y eran succionadores (figura 11), en esta transición entre el Carbonífero – Pérmico más del 50% de la entomofauna era succionadora o semi succionadora (Kukalova-Peck, 1991). En este periodo aparecen en el registro fósil los artrópodos en general, y entre ellos los insectos, más grandes que han existido. Se han encontrado protodonatos de más de 70 cm de envergadura como *Meganeura monyi*, arañas de más de 50 cm y miriápodos de más de 100 cm de longitud (Martínez-Delclós, 1996). De acuerdo con Pinheiro et al., (2016), es en este periodo, cuando se da una gran expansión de artrópodos herbívoros; se han documentado seis diferentes tipos de herbivoría asociados a este grupo, exceptuando a los minadores de hojas.

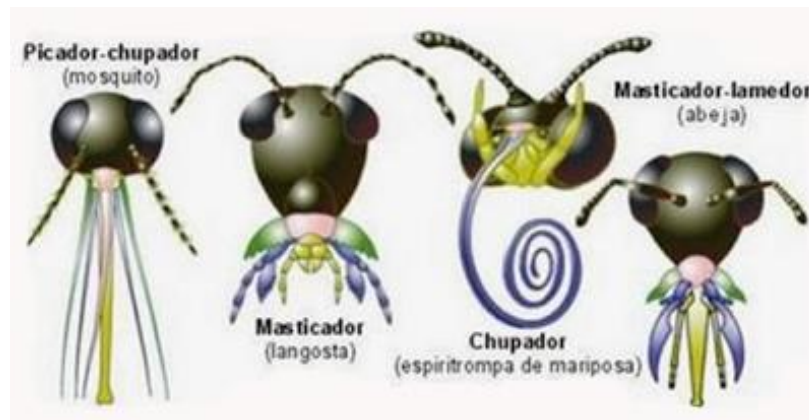


Figura 11: Aparato bucal de los insectos. Tomado de: Los insectos, 2013.

Para el periodo Pérmico, los insectos experimentaron una rápida evolución y consiguieron una gran diversificación. A finales del Paleozoico habían aparecido 27 órdenes de insectos y tuvo lugar la radiación de los insectos holometábolos (tipo de desarrollo característico de los insectos superiores, en el que se suceden las fases

de embrión, larva, pupa e imago o adulto), así como la extinción de los Paleodictiopteros (Martínez-Delclós, 1996).

Linajes herbívoros relevantes para este periodo fueron no solo los Paleodictiópteros, Ortópteros y Hemípteros, los cuales aparecieron un periodo antes, sino que también tuvieron su aparición nuevos ordenes como: Coleoptera y Odonata (Labandeira, 2006), entre otros (Tabla 1).

Tabla 1: Algunos órdenes de insectos, con sus respectivos periodos de aparición (Modificado de: De La Cruz Lozano, 2005).

<i>Periodo geológico</i>	<i>Millones de años</i>	<i>Ordenes</i>
Cuaternario	1	Anoplura.
Neógeno	70	Strepsiptera, Siphonaptera, Embioptera, Isoptera.
Jurásico	155	Diptera, Lepidoptera, Mantida, Dermaptera, Trichoptera.
Triásico	190	Psocoptera, Isoptera, Himenoptera.
Pérmico	215	Diplura, Thysanoptera Coleoptera, Odonata, Mecoptera, Neuroptera.
Carbonífero Tardío	250	Paleodictioptera, Protodonata, Ephemeroptera, Plecoptera, Hemiptera, Endopterigota, Orthoptera, Blattodea.
Devónico	350	Collembola, Thysanura, Pterygota.

1.3.- Localidades fosilíferas con trazas de insectos en el mundo.

Hasta el momento para el Pérmico se han hallado fósiles de insectos y sus interacciones en lugares como Kansas (Formación El Elmo), Rusia (Formación Chekarda), Texas (Formaciones Coprolite Bone Bed, Taint, Colwell Creek Pond y Mitchell Creek Flats); en hojas de Cicadofitas (*Taeniopteris*), en el grupo de las Gigantopteridales (*Zeilleropteris* y *Cathaysiopteris*), así como en ejemplares de Pteridospermas y en algunos helechos no identificados (Schachat et al., 2015; Labandeira et al., 2016)

En el Artinskiano (Pérmico temprano), el tipo y nivel de herbivoría aumenta drásticamente en Euramerica, (DiMichele et al., 2000); un ejemplo de esto son los bosques ribereños del centro-norte de Texas (Beck y Labandeira, 1998) que presenta un espectro diverso de tipos de daños y un nivel elevado de herbivoría especialmente en hospedantes "Gigantopteridales", que probablemente son Peltaspermales en cuanto a su condición taxonómica. Este daño incluye esqueletización, abrasión superficial y hoyos (Iannuzzi y Labandeira, 2008).

El periodo Pérmico fue una época importante para la transición entre los órdenes del Paleozoico Tardío, con los órdenes que aparecieron posteriormente en el Mesozoico (Schachat et al., 2015).

1.4.- Matzitzi

La Formación Matzitzi, forma parte de la Reserva de la biosfera Tehuacán-Cuicatlán, actualmente una zona árida montañosa, de clima seco, dominada por diferentes tipos de plantas como las cactáceas y suculentas; sin embargo, en el Pérmico, Matzitzi lucia muy diferente. Según las reconstrucciones paleogeográficas, la región donde se encuentra dicha formación, en el Paleozoico Tardío correspondía al extremo suroeste de Laurasia, separada del continente de Gondwana por un estrecho mar (Rincón, 2010).

Velasco de León et al., 2015^a, hicieron el análisis de una nueva arquitectura foliar del período Pérmico en la localidad Coatepec, de la Formación Matzitzi; en dicho análisis el elemento más abundante de la flora fueron las filicales (organismos asociados a ambientes húmedos); así como los géneros *Annularia* y *Calamites*, lo que indicaría que se trataba de un ambiente húmedo estacionario, que estuvo presente por un periodo de tiempo prolongado.

Sin embargo, cabe señalar que el análisis solo fue en una localidad de la formación, por lo que aun hacen falta estudios para especificar como lucia en su totalidad Matzitzi en este periodo.



Figura 12. A) Vista actual de un afloramiento en localidad Carretera de Formación Matzitzi (Valdés y Fernández, 2017). B) Ilustración de una selva tropical del Pérmico (Tomado de: Taringa, 2017).

2.-Antecedentes

2.1.- Estudios en Matzitzi.

Aguilera en 1896, le asignó a las capas de arenisca y pizarras con plantas observadas en el cerro Matzitzi, en el sur del estado de Puebla, una edad de Triásico Tardío (Magallón, 1991; Galván, 2000). En 1956, Calderón en un estudio informal denominó a este lugar “Formación Matzitzi” y la consideró del Jurásico Medio. En 1966 Silva-Pineda estudió formalmente la formación y en 1970 publicó el primer trabajo paleobotánico sobre dicho lugar, donde se hallaron 25 especies, pertenecientes a Lycophyta, Sphenophyta, Pteridophyta y Pteridospermophyta y le asignó una edad Pensilvánica.

En 1987, Weber y colaboradores, encontraron varias plantas fósiles no reportadas con anterioridad, estos ejemplares sugirieron que la secuencia estratigráfica de esta formación, incluye una porción pérmica o lo es en su totalidad, las plantas halladas son: *Taeniopteris sp.*, *Holcospermun sp.*, *Pterydophyllum sp.*, *Baieira sp.*; y plantas de los órdenes: Glossopteridales, Gigantopteridales y Paleophyllales. Posteriormente en 1991, Magallón reportó la presencia de helechos *Pecopteris* en el lugar y reafirma que la Formación Matzitzi contiene elementos que indican una edad pérmica.

En el año 2000, Galván documenta el hallazgo de los géneros *Annularia*, *Holcospermun*, *Sigillaria* y *Sphenophyllum* los cuales se sumaron a los géneros anteriormente reportados por Silva-Pineda en 1970 como *Pecopteris*, *Lepidodendron* y *Calamites*; y propone que esta localidad formaba parte de la paleoprovincia paleoflorística Euramericana-Catasya de los paisajes del Pensilvanico-Pérmico, apoyándose en que la mayoría de los géneros encontrados, pertenecen a dicha paleoprovincia que ocupó el hemisferio norte en el Carbonífero Tardío.

Hernández et al., 2006, reportan un ejemplar perteneciente a la familia Sphenopsidaceae, identificado como *Sphenophyllum cf. verticillatum*, cuya edad es del Stefaniano, entre el Pensilvanico Tardío y Pérmico Temprano.

Más recientemente en el 2010, Rincón hizo descripciones morfológicas con la finalidad de elaborar un listado paleoflorístico de la zona donde encontró 28 especies, de géneros anteriormente registrados, como: *Cyperites*, *Holcospermun*, *Lepidodendron*, *Neurópteris*, *Pecopteris*, *Stigmaria*, entre otros; propone que la flora dominante de la región fueron las Licofitas con 12 especies diferentes, y las Filicophytas con ocho. De acuerdo con el conjunto paleoflorístico, le asigna un rango de edad que abarca del Carbonífero Tardío al Pérmico Temprano

En 2015^a Velasco de León et al., hicieron el análisis de una nueva arquitectura foliar del período Pérmico y sus interacciones ecológicas en la localidad de Coatepec de la Formación Matzitzzi, donde discuten la presencia de una nueva forma foliar de tamaño de megáfilo que no se había registrado en otras ubicaciones del Pérmico.

2.2.- Herbivoría en el Paleozoico.

El análisis de las interacciones entre insectos y plantas fósiles es un campo nuevo para la paleontología; prácticamente, toda la literatura sobre el tema consiste en la descripción de las interacciones de insectos extintos con plantas fósiles (Scott y Taylor, 1983; Adami Rodríguez et al., 2004).

El registro más antiguo de herbivoría en megáfilas (hojas verdaderas) es del Misisípico Tardío (Carbonífero Temprano) (Iannuzzi y Labandeira, 2008). Sin embargo, se encuentran otros tipos de asociaciones planta-insecto ya entre el Devónico Temprano-Medio, en tallos traqueofíticos (Banks y Colthart, 1993) y en órganos de la lámina de hepáticas (Labandeira et al., 2014). Las hepáticas no poseen hojas verdaderas, sino que consisten en un tallo gametofítico verde, a diferencia de los esporofitos de plantas vasculares con megáfilos. Existe un lapso considerable entre la aparición de hojas verdaderas y la herbivoría durante el Misisípico Tardío (Iannuzzi y Labandeira, 2008).

Para el periodo Pérmico, Schachat y colaboradores, (2015), documentan la herbivoría presente en la localidad de Mitchell Creek Flats, en el norte de Texas, donde hallaron varios tipos de interacciones de planta-insecto como: alimentación en el margen, hoyos, marcas de ovoposición, entre otros, en hojas de los géneros: *Taeniopteris sp.*, *Zeilleropteris sp.*, *Cathaysiopteris sp.*, *Annularia sp.*, *Calamites sp.*, *Gigantonoclea sp.*, entre otros.

Labandeira et al. (2016), documentan patrones de herbivoría durante el Pérmico-Triásico de Italia; y encuentran que de acuerdo con las edades revisadas se produjo una modificación en las plantas preferidas; los valores que obtuvieron de acuerdo con cada periodo, indican no solo un aumento en la intensidad de la herbivoría, sino más importante, la especialización a nivel de tejido medida por la estructura de la comunidad de componentes herbívoros.

Para edades más recientes, Labandeira et al., en 1994, documentan diferentes tipos de herbivoría para el Cretácico; en el 2002, hizo estudios comparativos en flora del Cretácico/Terciario y su grado de especialización con insectos en Dakota

del Norte. En el 2007, Labandeira publica su “Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils” que se utiliza en esta tesis. Para el periodo Cretácico; Winkler et al., 2010, reportan minas de Agromyzidae (Diptera) del Paleógeno de América del Norte y Alemania. Más tarde en el 2015 McLoughlin et al. hacen un registro de las interacciones planta-artrópodo sobre madera y plantas del Jurásico de Australia. Los ejemplos anteriores también se utilizaron como referencia de comparación con interacciones de la localidad estudiada.

2.3.- Herbivoría en México.

Hasta el momento en México, los estudios de herbivoría son escasos; por ejemplo Galdámez en el 2006 registró la presencia de minas y agallas sobre hojas de angiospermas en el Plioceno de Hidalgo. Más tarde para el Jurásico, Lozano-Carmona, 2012, mencionó la existencia de galerías de descortezadores en la Formación Zorrillo-Taberna.

Velasco-de León et al., en el 2015^b detectaron dos tipos de herbivoría para el Jurásico Medio, en hojas de *Otozamites* y *Zamites*, la primera de ellas es la alimentación en el margen de tipo discontinua y la segunda interacción del tipo mina.

Más recientemente Díaz Leyva y Velasco de León, (2017), registran interacción planta-insecto en hojas del Jurásico Medio para las localidades Ayuquila y Chilixtlahuaca en Oaxaca, reportando principalmente minas y agallas en hojas de *Pelourdea*, *Zamites* y *Sagenopteris*.

Cadena et al. (2017) reportan herbivoría en las formaciones jurásicas de Zorrillo-Taberna Indiferenciada y Rosario, en Oaxaca, en hojas de Bennettitales, donde la alimentación en el margen fue la interacción más frecuente, seguidas de las agallas y minas.

Para el mismo año, Valdés-Vergara et al., reportan la primera evidencia de interacción planta-insecto en la Formación Matzitzi, las cuales fueron: alimentación en el margen, agujeros, perforaciones, ovoposición y agallas, en hojas de los géneros *Comia*, *Gigantonoclea*, *Calamites* y *Gigantopteridales*; siendo este trabajo, la evidencia más antigua de herbivoría en el registro fósil de México.

3.-Justificación

El estudio de la herbivoría en el ámbito de la paleontología, permite conocer las diferentes interacciones de los organismos vegetales ya extintos, con su medio ambiente y con otros organismos.

El análisis de estos ejemplares aportará nuevos datos al conocimiento paleontológico, debido a que son escasos los hallazgos de este tipo para el Pérmico de México.

4.-Objetivos

General:

- Reconocer evidencias de interacción planta-insecto en hojas fósiles, de la Formación Matzitzi (Paleozoico Tardío), al sur del estado de Puebla.

Particulares:

- Identificar los fósiles con presencia de herbivoría en la colección paleontológica de la FES Zaragoza, para la Formación Matzitzi.
- Determinar el tipo de daño presente en las hojas fósiles, mediante el uso de bibliografía y claves especializadas.
- Relacionar que tipo de insecto causó el daño observado en las hojas fósiles a nivel de orden.

5.-Zona de estudio

La zona pertenece a la Formación Matzitzi, localizada en el estado de Puebla. Calderón en 1956 denominó a esta zona "Formación Matzitzi", y la consideró del Jurásico Medio.

Aguilera en 1896 la reportó inicialmente con edad del Triásico tardío. Posteriormente Silva-Pineda (1970), Weber (1996) y Hernández (2000) demostraron la edad Paleozoica Tardía de la unidad (Pérmico Temprano).

La edad más aceptada actualmente para Matzitzi, es de Pérmico Temprano (unos 280 millones de años aproximadamente), esta fue establecida por el Dr. Reinhard Weber en 1996, quien confirió dicha edad con base en la presencia de plantas fósiles como *Lonesomia mexicana* y *Sigillaria ichthyolepis* (Valdés y Fernández, 2017)

La Formación Matzitzi se compone de una sucesión clástica formada principalmente por arenisca y, en menor proporción, por estratos de lutita, lodolita carbonosa, arenisca conglomerática y conglomerado. En su parte basal, que aflora en las afueras del poblado de Los Reyes Metzontla, contiene estratos masivos de conglomerados gruesos, formados por fragmentos de roca metamórfica. La composición de las areniscas varía de arcosa, subcuarzo arenita a litarenita (Centeno-García et al., 2009).

La Formación Matzitzi es una unidad litoestratigráfica muy importante para México, ya que es una de las pocas zonas de rocas Paleozoicas en el Terreno Zapoteco, además de su contenido fosilífero portador de una variada paleoflora del Paleozoico tardío (Silva-Pineda, 1970); abarca las poblaciones de Coltepec, San Francisco Xochiltepec, Santiago Coatepec, San Luis Atolotitlán y Los Reyes Metzontla, en la parte sur del estado de Puebla (fig. 13); entre las coordenadas 18° 15'13'' - 18°09'48'' N y 97°32'52'' - 97°23'00'' W (Centeno-García et al., 2009).



Figura 13. Localidades Carretera, Coatepec y san Luis Atolotitlán; de la Formación Matizti. Tomado de: Centeno-García et al., 2009.

6.-Método

Se revisaron 1070 ejemplares fósiles de la Colección Paleontológica de la FES Zaragoza, pertenecientes a la Formación Matzitz de las localidades: Carretera, Coatepec y San Luis Atolotitlán; (fig. 13); se separaron e identificaron aquellos con presencia de herbivoría.

Además se realizó una salida a campo en Mayo del 2017, con la finalidad de reconocer la zona y recolectar más ejemplares. Estos se transportaron al laboratorio, donde se les realizaron técnicas curatoriales, para incorporarlos a la colección, posteriormente se realizó su respectiva determinación taxonómica con claves especializadas y se identificaron los ejemplares que presentan interacción planta-insecto.

Los ejemplares con herbivoría se fotografiaron con un microscopio estereoscópico marca Nikon SMZ y una cámara Sony HD, se midieron con la ayuda del programa ImageJ y se identificó el tipo de interacción que presentaron con ayuda de literatura especializada como la Guide to insects (and other) Damage Types on Compressed plants fossil (Labandeira et al., 2007)

Se cuantificó el porcentaje de plantas dañadas en la localidad, así como el tipo de interacción presente, y con apoyo de bibliografía especializada se describe el tipo de daño presente y la familia o género de planta con la que tuvo interacción y se propone al posible orden de insecto causante de la herbivoría.

7.-Resultados

Se revisaron 1070 fósiles de la Formación Matzitzi, del estado de Puebla. El análisis de dichos ejemplares, dio por resultado la identificación de varias lesiones en las hojas y tallos, producidas por las actividades de los insectos. Se encontraron tres tipos diferentes de herbivoría (alimentación, ovoposición y agallas), en un total de 17 ejemplares (1.59 % de hojas dañadas), provenientes de las localidades Coatepec (10 ejemplares), Carretera (3 ejemplares) y San Luis Atlotitlán (4 ejemplares); en frondas del orden de las Marattiales y en hojas y tallos de los órdenes: Calamitales, Equisetales (*Schizoneura gondwanensis*), Glossopteridales, Lepidodendrales y Peltaspermales (Tabla 2).

Los fósiles con herbivoría, pertenecen a seis órdenes diferentes, el orden Marattiales, con seis ejemplares; Calamitales con cuatro ejemplares, Equisetales ya identificado previamente como *Schizoneura gondwanensis* con dos ejemplares, Glossopteridales en dos ejemplares y Peltaspermales y Lepidodendrales (identificado como *ficoides*) con un ejemplar cada uno, también se obtuvo un ejemplar que no se pudo identificar; se puede observar que MTZ501 tiene un alto grado de herbivoría, con un total de 11 agallas (fig. 14).



Figura 14. Ejemplar MTZ501 y acercamiento, donde se pueden observar un total de 11 succiones. Escala 1 cm.

Tabla 2: Ejemplares de Matzitzi con el tipo de interacción que presentan.

Ejemplar			DT	Orden	Tipo de daño	Parte de la hoja en la que se encuentra	interacciones
1	MTZ 186 (+,-)	Coatepec	DT 145	Glossopteridales	Agalla	Ejemplar incompleto	1
2	MTZ 224	Coatepec	DT 117	Glossopteridales	Agalla	Sobre vena media	4
3	MTZ 239	Coatepec	DT 117	Lepidodendrales	Agalla	Toda la lámina	8
4	MTZ 501 (+,-)	Coatepec	DT 117	Equisetales	Agallas	Toda la lámina	11
5	MTZ 591	Coatepec	DT 117	Marattiales	Agallas	Ejemplar incompleto	6
6	MTZ 600	Coatepec	DT 145	Marattiales	Agalla	Sobre vena media y pínulas	1
7	MTZ 601	Coatepec	DT 145	Marattiales	Agalla	Sobre vena media y pínulas	3
8	MTZ 605	Coatepec	DT 145	Marattiales	Agalla	Sobre pínulas	1
9	MTZ 606 (1,2)	Coatepec	DT 145	Marattiales	Agalla	Sobre vena media y pínulas	4
	MTZ 606 (3)		DT 117		Agalla	Sobre lámina parte Tardío	
	MTZ 606 (4)		DT 31		Alimentación	Toda la lámina	
10	MTZ 607	Coatepec	DT 145	Marattiales	Agalla	Sobre pínulas	1
11	MTZ 836	Carretera	DT 117	Indeterminada	Agalla	Lámina	1
12	MTZ 879	Carretera	DT 117	Peltaspermales	Agalla	Lámina	1
13	MTZ 971	Carretera	DT 108	Calamitales	Ovoposición	Tallo	1
14	MTZ 972	San Luis A.	DT 145	Equisetales	Agallas	Toda la lámina	6
15	MTZ 973	San Luis A.	DT 117	Calamitales	Agallas	Tallo	2
16	MTZ 974	San Luis A.	DT 117	Calamitales	Agallas	Tallo	2
17	MTZ 975	San Luis A.	DT 145	Calamitales	Agallas	Tallo	3

Los ejemplares en su mayoría presentan agallas, sin embargo dos de ellos MTZ 606 (4) y MTZ 971 presentan otros tipos de herbivoría: Alimentación superficial y ovoposición.

En general, agallas, alimentación superficial y ovoposición, fueron los tres tipos de interacción encontrados en la zona (fig. 15, 16 y 17).



Figura 15. Frecuencia del tipo de interacción presente en los ejemplares.

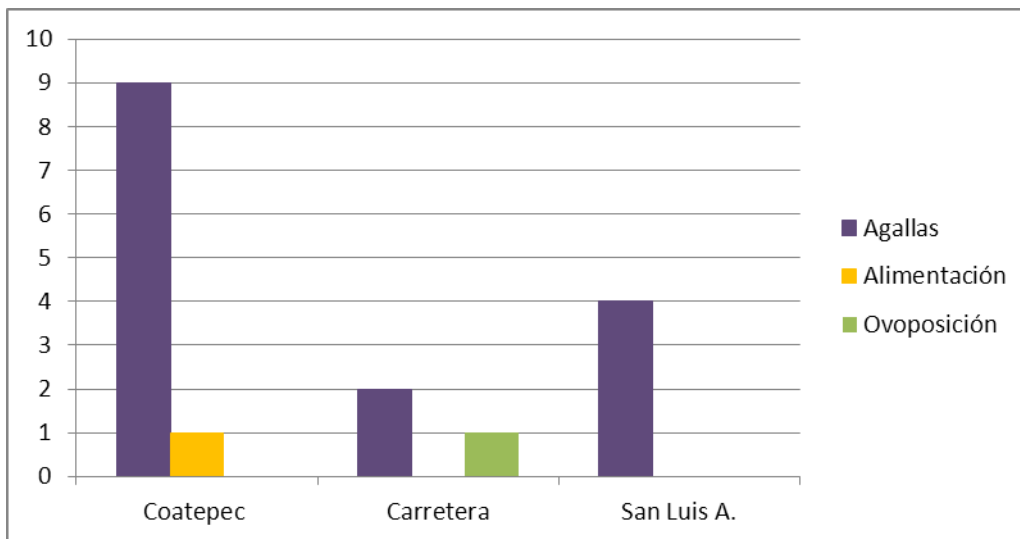


Figura 16. Frecuencia de interacción planta-insecto por localidad.

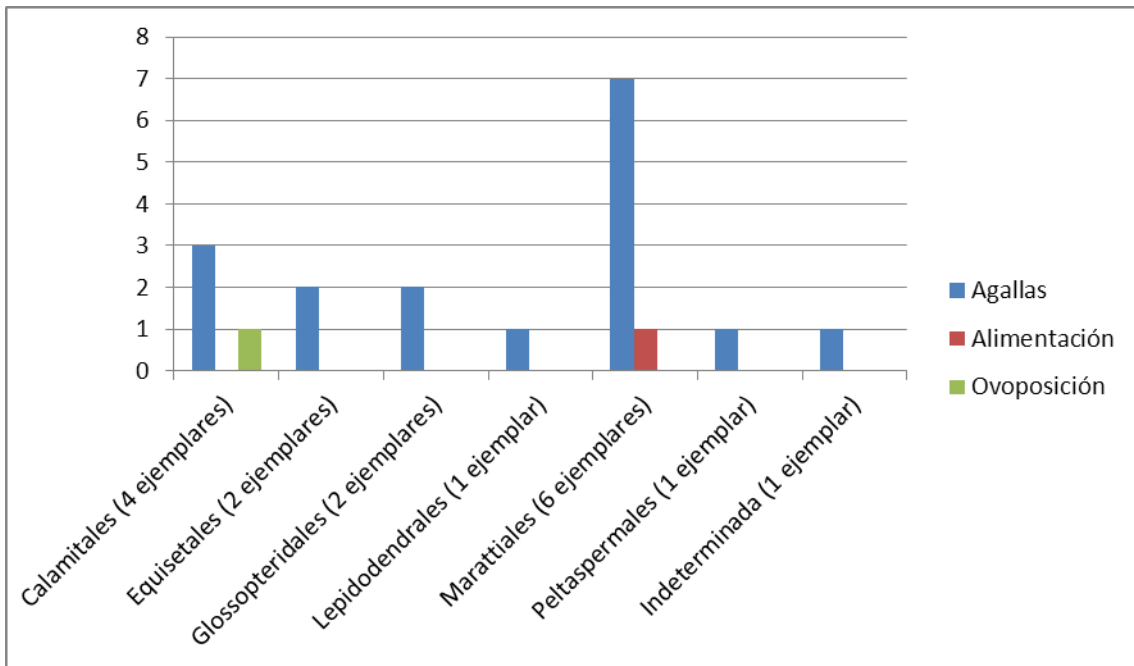


Figura 17. Frecuencia de interacción planta-insecto por orden.

La herbivoría hallada, se clasificó, de acuerdo al trabajo “Guide to insects (and other) Damage Types on Compressed plants fossil” (Labandeira et al., 2007).

7.1.- Agallas.

Se encontró que las agallas en Matzitzi están presentes en las tres localidades (Coatepec, Carretera y San Luis Atolotitlán) y son dos tipos de agallas diferentes: DT145 y DT117.

El primer tipo de agallas, se encuentran sobre ejemplares de Marattitales, se localizan sobre las pinas, o sobre la vena primaria como en el caso del ejemplar MTZ600 (figura 18), se observa que la cámara central está rodeada por una pared gruesa, y posee una forma esferoidal con un diámetro de 0.63 cm. Se compara con el tipo de daño DT145, descrito en la guía como esferoidal; con una cámara central rodeada por una pared gruesa y una segunda capa de tejido y la capa más externa fina. (Labandeira et al., 2007)

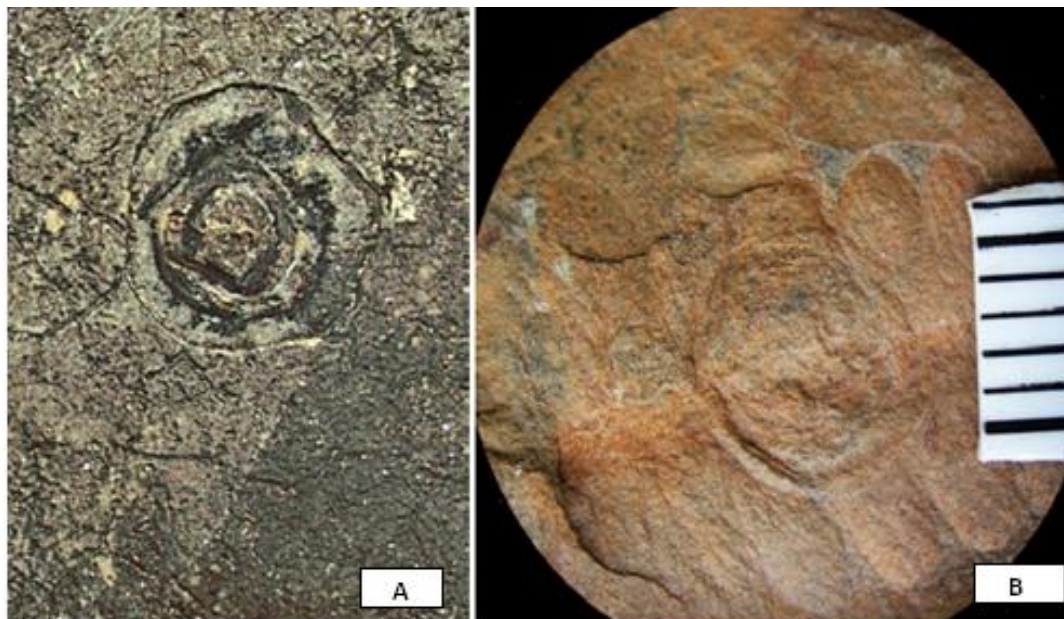


Figura 18. Comparación de herbivoría. A) DT145 a la izquierda (Labandeira et al 2007). B) Agallas halladas en ejemplar MTZ600 a la derecha (escala de 0.5 cm).

El segundo tipo de agalla se encuentra sobre ejemplares de Calamitales y Equisetales principalmente, son agallas esferoidales, pequeñas (no más de 0.67 mm de diámetro aprox.), como en el caso del ejemplar MTZ973, el cual presenta dos agallas sobre un tallo de Calamital (figura 19) y se compara con el daño tipo

DT117, descrita como estructuras pequeñas, esferoidales, habitualmente encontradas sobre venas paralelas; con marcas circulares más oscuras dentro y el borde exterior prominente (Labandeira et al., 2007).

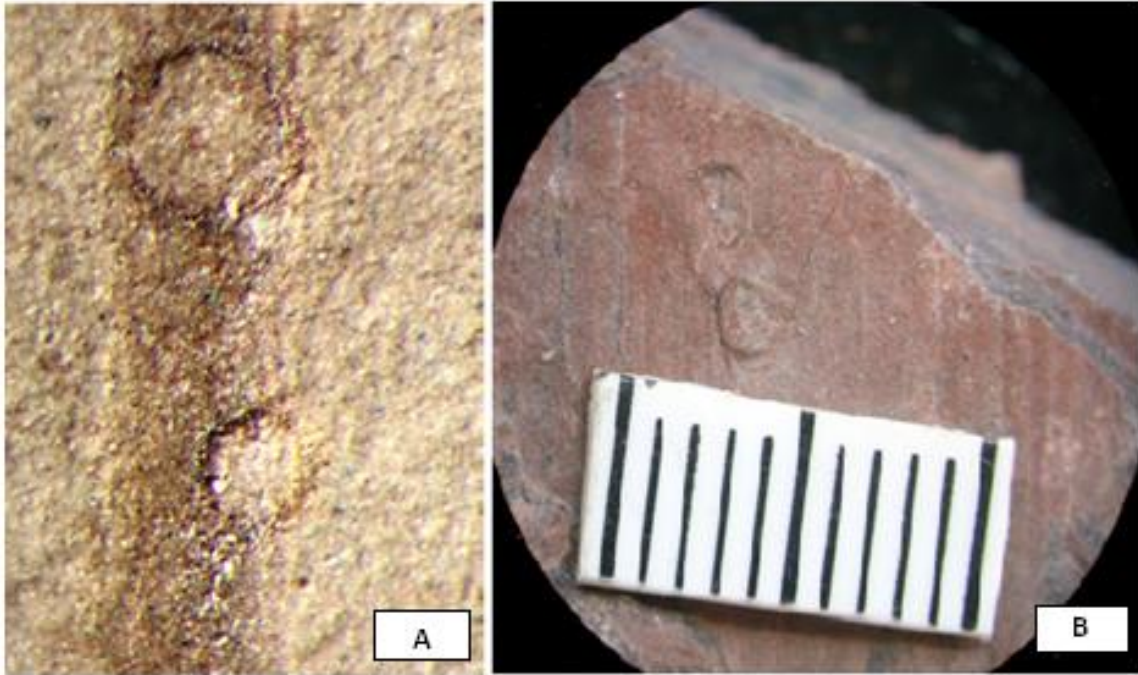


Figura 19. Comparación de herbivoría. A) daño tipo DT117 a la izquierda (Labandeira et al., 2007). B) Agallas halladas en ejemplar MTZ973 a la derecha (escala de 1cm).

7.2.- Alimentación superficial.

La alimentación se encontró en un solo ejemplar de Coatepec.

En dicho ejemplar (MTZ606) se puede observar la abrasión del tejido en forma casi circular de cuatro mordeduras, sobre la lámina de la pínula con el borde más grueso por la acción necrótica causada por el aparato bucal del insecto. Se compara con un solo tipo de daño, DT31, que en la guía se describe como: Eliminación o abrasión de tejidos superficiales con un borde de reacción circular a elipsoidal (Labandeira et al., 2007) (figura 20).

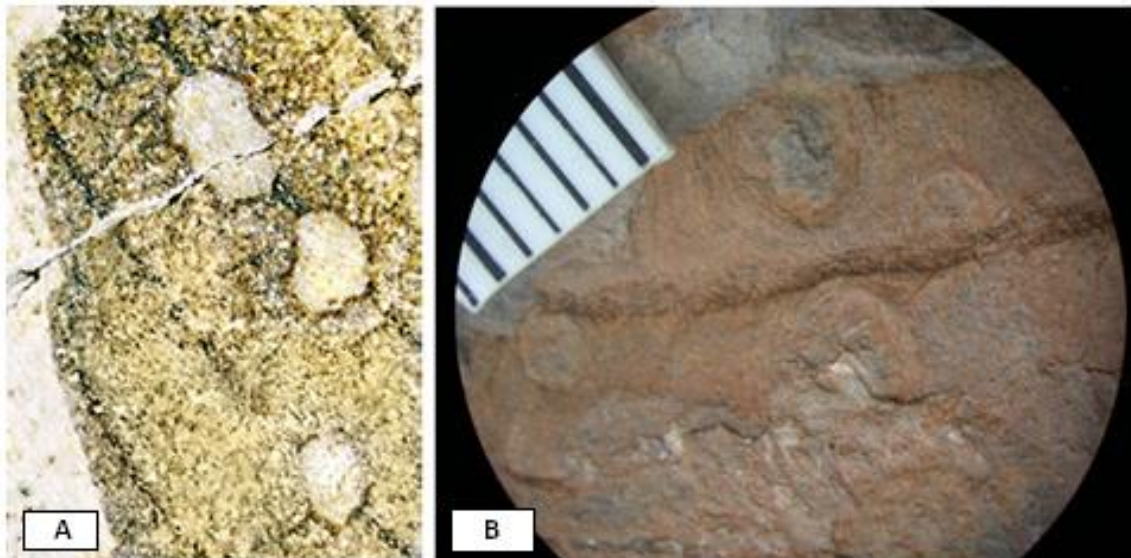


Figura 20. Comparación de herbivoría. A) daño tipo DT31 a la izquierda (Labandeira et al., 2007). B) Alimentación hallada en ejemplar MTZ606 (4) a la derecha (escala 0.5 cm).

7.3.- Ovoposición.

Se encontró un solo ejemplar con ovoposición en la localidad Carretera de Matzitzi, (MTZ971) y corresponde al tallo de un Calamital. En la figura 21 se observan cicatrices en el tejido en forma casi circular u ovalada, con un diámetro máximo de 0.23 cm, sin un patrón definido; depositadas sobre las venas que presentan deformación. Se compara con DT108, que en la guía se describe como: Cicatrices de ovoposición elipsoidales u ovaladas; sobre venas deformadas (Labandeira et al., 2007) (figura 21).

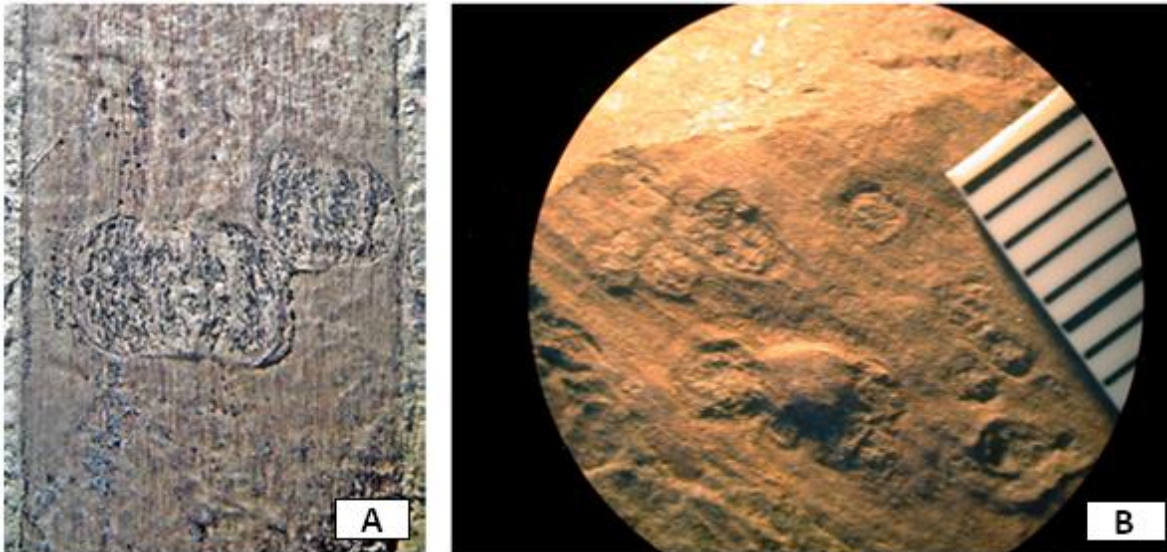


Figura 21. Comparación de herbivoría. A) daño tipo DT108 a la izquierda (Labandeira et al 2007). B) Ovoposición hallada en ejemplar MTZ971 a la derecha (escala 0.5 cm).

8.-Discusión

8.1.-Presencia de Herbivoría - Abundancia y palatabilidad.

Se encontró que de las tres localidades Coatepec tuvo mayor número de interacciones, sin embargo para la Formación en general se halló un 1.59% de hojas con herbivoría; esto es parecido al índice de interacción planta-insecto de la flora de Tregiovo del Kunguriano (Pérmico Temprano) con 3.6% y a la de Bletterbach del Wuchiapingiano (Pérmico Tardío), que presentó 1.95% de hojas con daño (Labandeira et al., 2016) y son equiparables a las del Pérmico Temprano, de localidades euroamericanas como las del norte de Texas (Mitchell Creek Falls) con 2.58% (Schachat et al., 2015), por lo que se puede comentar que el porcentaje de interacciones para Matzitzi en este periodo se encuentra cercano a estos rangos.

Sin embargo hay que considerar que la distribución de órdenes de plantas es diferente, esto dio como resultado el reconocimiento de provincias florísticas. Las floras europeas pertenecen a otras latitudes donde el grupo de las Glossopteridales presentaron una dominancia monotípica y un alto índice de herbivoría de agallas, muy diferente de las localidades del norte de Texas, donde el grupo dominante fueron las Cicadofitas y las Gigantopteridales, con tipos más variados de herbivoría como: Alimentación del follaje, perforaciones, succiones, ovoposición y depredación de semillas (Schachat et al., 2015). Valdés-Vergara et al. (2017) reportan herbivoria en la Formación Matzitzi, en la zona de Carretera las cuales fueron: alimentación en el margen, agujeros, perforaciones, ovoposición y agallas, en hojas de los géneros *Comia*, *Gigantonoclea*, *Calamites* y *Gigantopteridales*; se puede observar que la flora de Matzitzi es más parecida a las floras del norte de Texas.

En Matzitzi, se presenta una mayor diversidad de órdenes, como se muestra en la tabla 3. Donde los grupos más abundante son las Marattiales y Lepidodendrales. Y en menor medida las Calamitales, Equisetales, Glossopteridales y Peltaspermales. Por lo que se presenta la siguiente pregunta: ¿qué provocó la interacción; la abundancia o la palatabilidad?

Tabla 3. Ordenes más abundantes en Matzitzi, donde se aprecian aquellos que presentaron herbivoría.

Ordenes más abundantes	Número de ejemplares	Porcentaje	Con herbivoría
Marattiales	377	35.2%	6
Lepidodendrales	192	17.9%	1
Ginkgoales	106	9.9%	-
Pteridospermales	69	6.4%	-
Cicadales	56	5.2%	-
Calamitales	51	4.7%	4
Stigmaria	41	3.8%	-
Glossopteridales	40	3.7%	2
Equisetales	29	2.7%	2
Peltaspermales	10	0.9%	1
otros	99	9.2%	1
Total	1070	100%	17

Autores como Pérez-Contreras (1999) y Wilf y Labandeira (1999) refieren que la variación en adaptaciones de parte de los insectos a ciertas plantas es, hasta cierto punto debido a factores químicos y nutricionales.

En las plantas hay sustancias que resultan atractivas o inhibitorias de la alimentación, por ejemplo a la alta o baja cantidad de nitrógeno o de silicio en las hojas; Sin embargo la palatabilidad también suele jugar un papel importante para que los insectos prefieran cierta planta sobre las demás (sin importar si son el grupo dominante en el área); las Marattiales por ejemplo, poseen hojas carnosas, con reservas de almidón en los tejidos parenquimáticos de los rizomas y estípites (Rolleri et al., 2003), la presencia de este almidón podría explicar la preferencia de este tipo de plantas como alimento para los insectos.

Por lo tanto se propone que la herbivoría hallada en Matzitzi, en el caso de las Marattiales es debida tanto a su abundancia como a su palatabilidad; y en el caso de los demás órdenes como las Calamitales y Equisetales es debida a su palatabilidad y no a su abundancia.

8.2.- Tipos de herbivoría: Agallas.

En cuanto a los tres tipos de herbivoría halladas, las agallas fueron las más abundantes, mientras que solo se encontró un ejemplar con alimentación externa, y uno con ovoposición, lo que nos indica una predominancia de insectos gallícolas.

Esto contrasta con lo encontrado en la literatura, Prevec et al. (2009) señala que la presencia de herbivoría para la Provincia Euramericana en el Pérmico Temprano está más dominada por la alimentación del follaje externo y, en menor medida por agallas; y en el Pérmico Tardío, sobre todo en la zona de Gondwana, es considerablemente más rica en daño por ovoposición.

El registro fósil de las agallas comienza en el Pensilvanico temprano (Carbonífero Tardío), donde se encontró una agalla en el estróbilo apical de la calamital *Paracalamostachys*; en el Pérmico Temprano, las agallas mejor documentadas aparecen como brotes anómalos en coníferas walchianas, sin embargo, para el Pérmico Medio y Tardío, las agallas exhiben un espectro más amplio de formas y son particularmente notorias en hojas de *Glossopteris* en la localidad de Mitchell Creek Flats del centro-norte de Texas (Schachat et al., 2015); en Matzitzi (Pérmico Temprano) las agallas se encuentran principalmente en las Marattiales (35%), que son el orden más abundante en la localidad, así como en las Calamitales (4.7%) que se encuentran en menor abundancia (Tabla 3), apoyando la teoría de que en el caso de las Calamitales su palatabilidad tuviera un papel importante para la elección de estas como alimento, y probablemente para las Marattiales tanto la palatabilidad y la abundancia fueran dos factores importantes para que los insectos que producen agallas los prefirieran; un ejemplo de esto es la alta interacción en el ejemplar MTZ501 perteneciente al orden de las equisetales, con 11 agallas el cual puede ser un fenómeno de híper herbivoría; en comparación con el ejemplar MTZ186 del orden *Glossopteris*, que solo presenta una agalla (fig. 22).

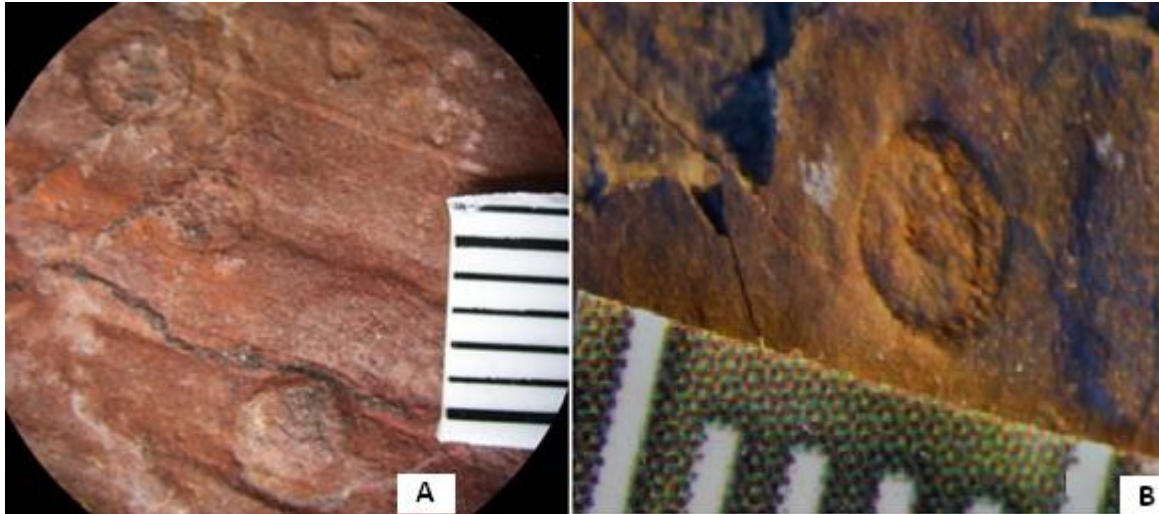


Figura 22. Comparación de agallas. A) Equisetal con una gran cantidad de agallas (MTZ501). B) *Glossopteris* con una sola agalla (MTZ186). (Escala 0.5 cm).

Dentro de las agallas encontramos una gran variedad de formaciones diferenciadas por su estructura y complejidad, producidas también por organismos muy diferentes. Se conocen unas 13000 especies de insectos gallícolas, las cuales se agrupan en dos grandes grupos: el primero son los insectos picadores (tisanópteros, hemípteros y sobre todo homópteros) y otro, a los representantes de los órdenes superiores de insectos (coleópteros, lepidópteros y sobre todo dípteros e himenópteros). Para los primeros, la formación de una agalla está esencialmente en relación con la alimentación; para los insectos del otro conjunto, la agalla es consecutiva a la puesta y al desarrollo de las larvas (Nieves-Aldrey y Fontal Cazalla, 1998).

Las agallas de Matzitzí se encuentran presentes en los cinco órdenes hallados en el área, sin embargo se clasificaron en dos diferentes tipos de daños: DT117 y DT145 de acuerdo con Labandeira et al. (2007), los cuales son los más parecidos, por lo que probablemente fueron por lo menos dos diferentes tipos de insectos los responsables de esta interacción.

Las agallas clasificadas con daños DT145 y DT117, tienen dimensiones similares (0.09-0.78 mm), esferoidales, algunas ovaladas, se puede observar un borde grueso y un orificio de salida (figura 23) consecuencia de la puesta y el desarrollo de larvas.

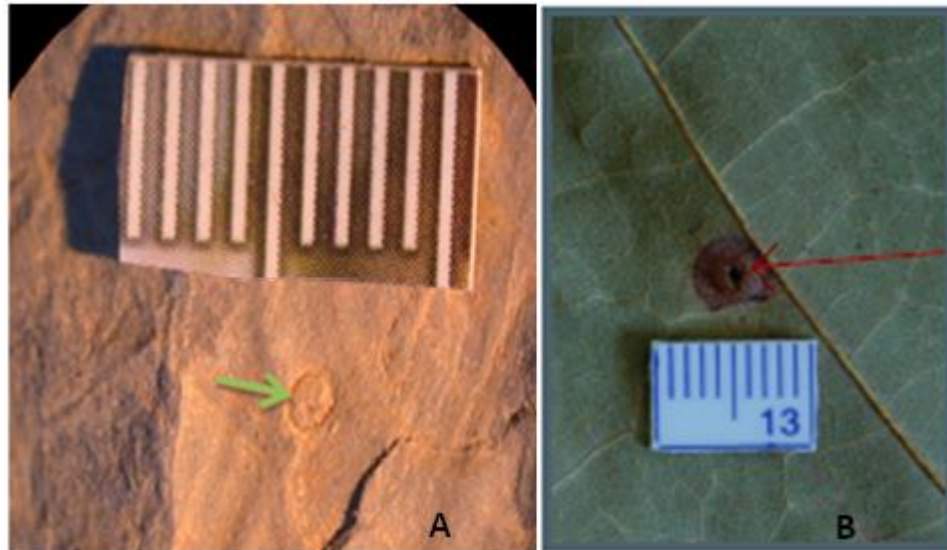
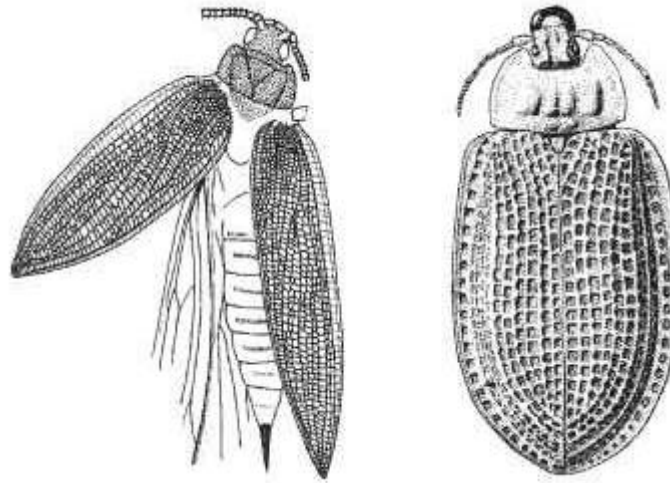


Figura 23. Orificios de salida. A) Agalla tipo DT117 en ejemplar MTZ591; donde se alcanza a distinguir el orificio de salida del insecto (escala 0.5-1.0 cm). B) Agalla en hoja de *Persea*. Tomada de: Galdámez, 2006.

De acuerdo con el registro fósil, los órdenes Lepidoptera y Diptera aparecieron en el periodo Triásico Tardío - principios del Jurásico Temprano y el Orden Himenoptera apareció en el periodo Triásico (Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla, 1999); a diferencia del orden Coleoptera; el fósil de coleóptero más antiguo data del Pérmico Temprano (hace unos 280 millones de años) y ha sido adscrito a la familia Tshekardocoleidae (figura 24), insectos parecidos a las especies actuales de las familias Ommatidae y Cupedidae, encontrados en Moravia, República Checa y los montes Urales de Rusia (Martínez-Delclós, 1996)

De acuerdo con su ciclo biológico, después del acoplamiento, las hembras hacen una primera puesta en el envés de las hojas, saliendo las larvas a los pocos días, ocasionando agallas. Desde su nacimiento los coleópteros fitófagos se muestran muy activos, alimentándose de parénquima de las hojas, dejándolas, a veces, reducidas a los nervios. Posteriormente estos insectos pasan por un período de pupación, al que sucederá el estado adulto (Gutiérrez Cotro y Estirado Gómez, 1978; What-when-how, 2017).



**Figura 24. Primer Coleóptero encontrado en el Pérmico, perteneciente a la familia Tshekardocoleidae
(tomado de: what-when-how, 2017)**

Se propone que un insecto del orden Coleoptera fue el causante de este tipo de agallas. Sin embargo debido a la zona se estaría hablando de familias y especies agalleras diferentes para cada tipo.

8.3.- Tipos de herbivoría: Alimentación en el margen.

La alimentación en el margen fue una de las interacciones por insectos más común durante el Pérmico, presentándose principalmente sobre hojas de Cicadofitas, Gigantopteridos y Pteridospermas (Schachat et al., 2015); la hallada en Matzitzi en cambio se encontró en un solo ejemplar de Marattitales MTZ606 (4), esta se clasificó como DT31 (figura 25), la cual se caracteriza por tener una forma elipsoidal casi circular, con diámetro variable (Labandeira, 2007); las escisiones muestran el clásico tejido de reacción en el borde de cada corte (hechas por la mandíbula del insecto), los cuales son poco profundos (Johnson y Lyon, 1991; Schachat et al., 2015).



Figura 25. A) Alimentación en el margen de la hoja, ejemplar MTZ606 (4) (escala 0.5 cm). B) Alimentación en el margen (Tomado de: Schachat et al., 2015).

La alimentación en el margen es muy difícil de atribuir a algún orden de insectos en particular, esto debido a que existen diversos grupos que poseen aparatos bucales especializados para este tipo de herbivoría (Galdámez, 2006).

Tanto en los ecosistemas actuales como en los del Pérmico se pueden encontrar escisiones en hojas de diferentes órdenes de insectos, un ejemplo son las trazas dejadas por insectos Coleópteros, Ortópteros y Phasmidos (Strong et al., 1984), los cuales de acuerdo al registro fósil aparecieron antes o durante el periodo Pérmico. Estos órdenes tienen patrones claros de alimentación, por ejemplo los ortópteros

hacen agujeros en los bordes de la hoja y los coleópteros son conocidos por recoger los bordes de la hoja en intervalos (figura 26).



Figura 26. A) Ortóptero alimentándose (Tomado de: Relatos de la naturaleza, 2017). B) Coleóptero alimentándose (Tomado de: Entomología, 2017).

En el caso de este tipo de herbivoría, al tener un sólo ejemplar con estos trazos, la información es insuficiente, por lo que no se podría proponer un orden definitivo de insectos que haya dejado este tipo de interacción en Matzitzi.

8.4.- Tipos de herbivoría: Ovoposición.

En todo el mundo, la evidencia de ovoposición fósil, es relativamente abundante, en el 2009, Prevec et al., señalan que la presencia de herbivoría, particularmente en localidades del Pérmico Tardío de Sudáfrica como Clouston Farm, es considerablemente más rica en herbivoría por ovoposición, sobre el margen de hojas de *Glossopteris*, por el contrario, algunos datos en localidades Euroamericanas, revelan diferencias significativas a las de localidades de Gondwana. Localidades del Pérmico Temprano del norte-centro de Texas como Coprolite Bone, indican ausencia de ovoposición, aunque algunas localidades Euroamericanas orientales de Alemania, reportan ovoposición principalmente endofítica en tallos de Equisetales y en Calamitales, específicamente en el género *Calamites* (Roselt, 1954; Bethouxs et al., 2004).

En Matzitzi, se encontró un solo ejemplar con ovoposición exofítica (MTZ971) (figura 27), en la guía de Labandeira et al., 2007 coincide con el daño DT108, en nuestro ejemplar se puede observar las cicatrices en el tejido con una forma circular u ovalada, depositadas sobre las venas que presentan deformación, y al contrario de localidades del Pérmico Tardío de Sudáfrica donde se reportó ovoposición en hojas de *Glossopteris*, la ovoposición en Matzitzi se puede observar en un ejemplar de Calamital, coincidiendo con lo reportado para las localidades anteriores.



Figura 27. Ovoposición en ejemplar de Matzitzi. (Ampliación: escala 0.5 cm)

En la actualidad los insectos con ovoposición exofítica o externa, suelen encontrarse dentro de los órdenes Odonata, Ortoptera, Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera e Himenoptera (Zeh et al., 1989); sin embargo las trazas de ovopositores de puesta externa entre los periodos Carbonífero-Triásico, habitualmente suelen atribuirse a los órdenes Protodonata, Dictiópteros, Archaeorthoptera y Hemiptera (Labandeira, 2006; Sarzetti et al., 2009).

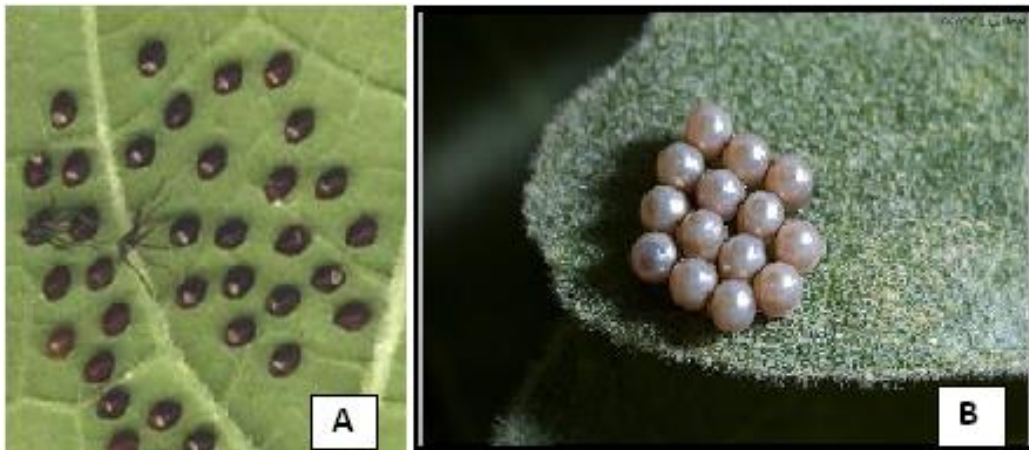


Figura 28. Ovoposición de Hemípteros. A) Puesta de *Anasa tristis* (Hemiptera) (Tomado de: Backyard Nature, 2017). B) Puesta de Hemiptera, organismo desconocido (Tomado de: Macroinstantes, 2017).

En la zona de estudio, únicamente se obtuvo un ejemplar con este tipo de interacción, por lo que los datos son insuficientes para proponer a un organismo inductor en específico; por lo tanto, al igual que en el caso de la alimentación, no se podría llegar a un orden definitivo que haya dejado este tipo de trazas en Matzitzi.

9.-Conclusiones

- El porcentaje de interacción planta-insecto encontrado en la Formación Matzitzi (1.59%) del Pérmico Temprano, es equiparable al porcentaje de herbivoría encontrado en otras localidades del mismo período, en lugares como Italia (Tregiovo 3.6%) y el Norte de Texas (Mitchell Creek Falls 2.5%).
- Los ejemplares de la localidad Matzitzi en el estado de Puebla, perteneciente al periodo Pérmico, presentaron tres diferentes tipos de herbivoría: Agallas, Alimentación en el margen y Ovoposición.
- La herbivoría dominante en Matzitzi fueron las agallas, presentes en seis ordenes diferentes: Marattiales y Calamitales principalmente y en menor medida en Equisetales, Glossopteridales, Lepidodendrales y Peltaspermales.
- Las Marattiales y Calamitales fueron los órdenes con mayor tipo de interacciones: agallas, alimentación en el margen y ovoposición.
- En el caso de las agallas, hay posibilidad de que fueran insectos del orden de los Coleópteros los causantes de dicho daño, aunque se estaría hablando de familias y especies agalleras diferentes para cada tipo de agalla.
- Se propone que la herbivoría hallada en Matzitzi, en el caso de las Marattiales es debida tanto a su abundancia como a su palatabilidad; y en el caso de los demás órdenes como las Calamitales y Equisetales es debida a su palatabilidad y no a su abundancia.

- La alimentación en el margen y la ovoposición, no pudieron atribuirse a un orden de insectos en específico, ya que para el periodo Pérmico existieron muchos órdenes de insectos fitófagos y de ovoposición externa; además solo se cuenta con un ejemplar para cada caso, por lo que los datos son insuficientes. Se considera necesario continuar con el estudio de este tipo de interacción no solo en Matzitzi, sino también en otras zonas del Pérmico con interacciones similares, para obtener más información y poder atribuirse a un orden en concreto.

De acuerdo con lo anterior, se considera que es necesario continuar con el estudio en otras localidades del periodo Pérmico, no solo en México, para poder tener una mayor y mejor comprensión de este tipo de interacciones para este periodo.

10.- Anexo

A continuación se puede ver una serie de fotografías de los ejemplares estudiados en este trabajo.



Figura 29. Agalla en ejemplar de Glossopteridal. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)

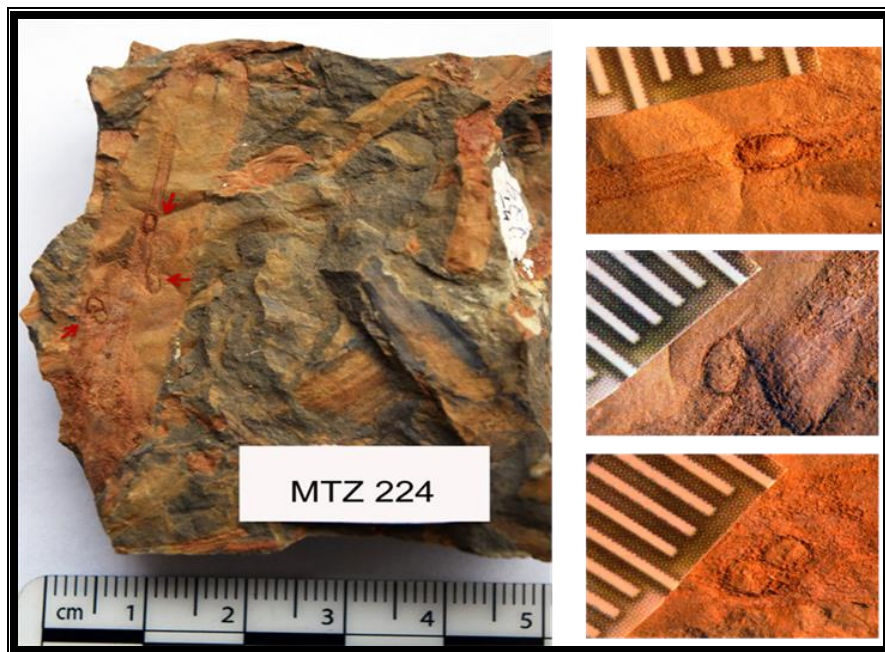


Figura 30. Agallas en ejemplar de Glossopteridal. Ejemplar completo y acercamientos (escala 0.5 cm)



Figura 31. Agalla en ejemplar de Lepidodendral. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)

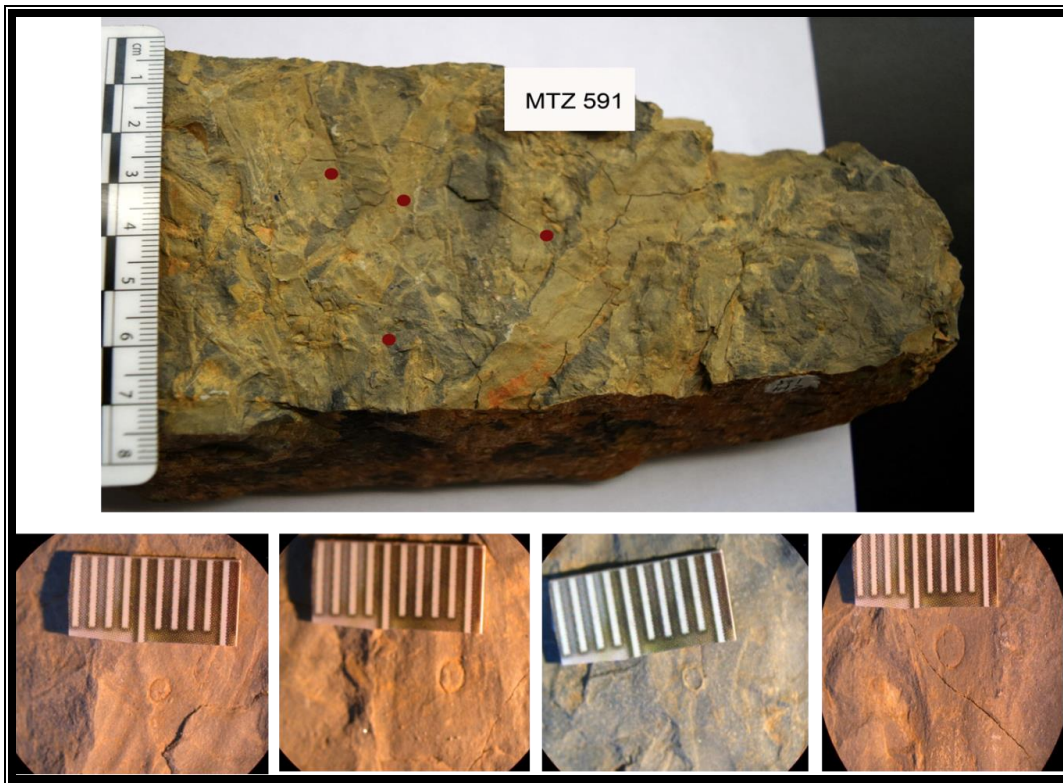


Figura 32. Agallas en Marattiales. Ejemplar completo y acercamiento (escala 1 cm)



Figura 33. Agalla en ejemplar de Marattial. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 34. Agallas en Marattiales. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 35. Agalla en ejemplar de Marattial. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)

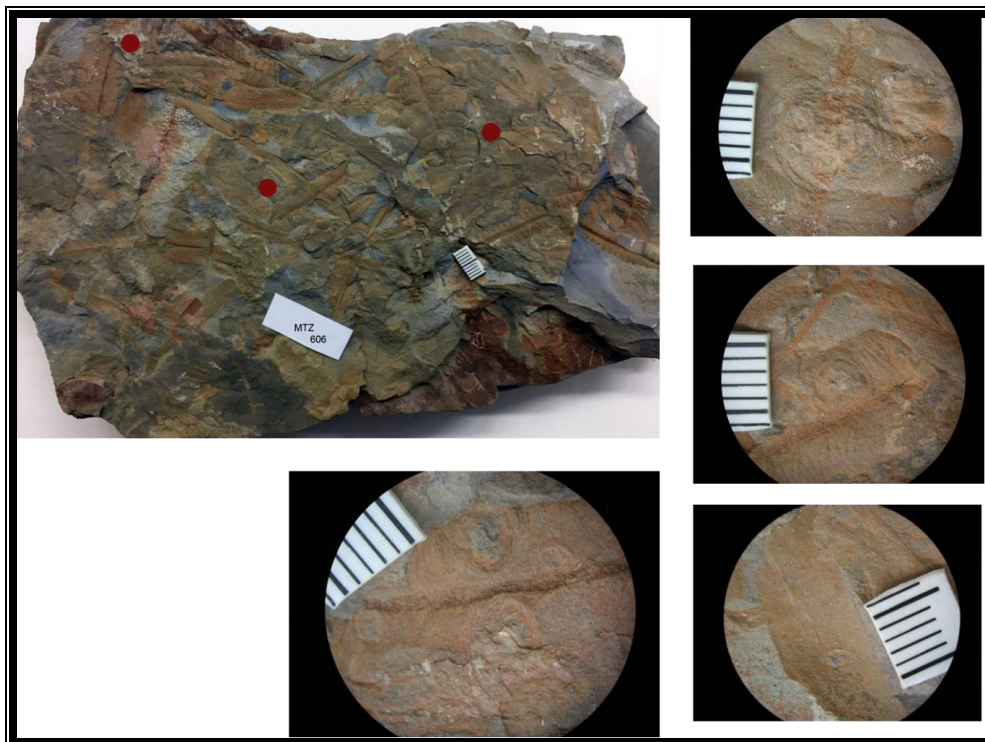


Figura 36. Agallas y alimentación en el margen en Marattiales. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)

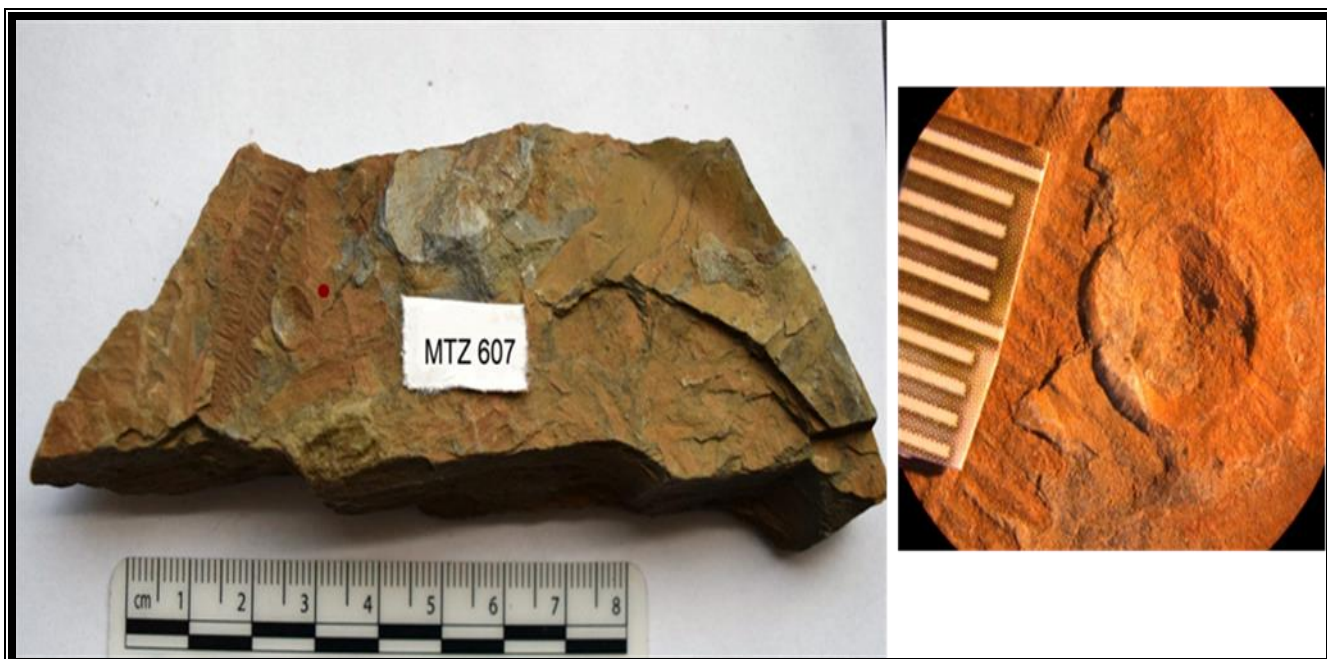


Figura 37. Agalla en ejemplar de Marattial. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 38. Agalla en ejemplar de Peltaspermal. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 39. Oviposición en ejemplar de Calamital. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)

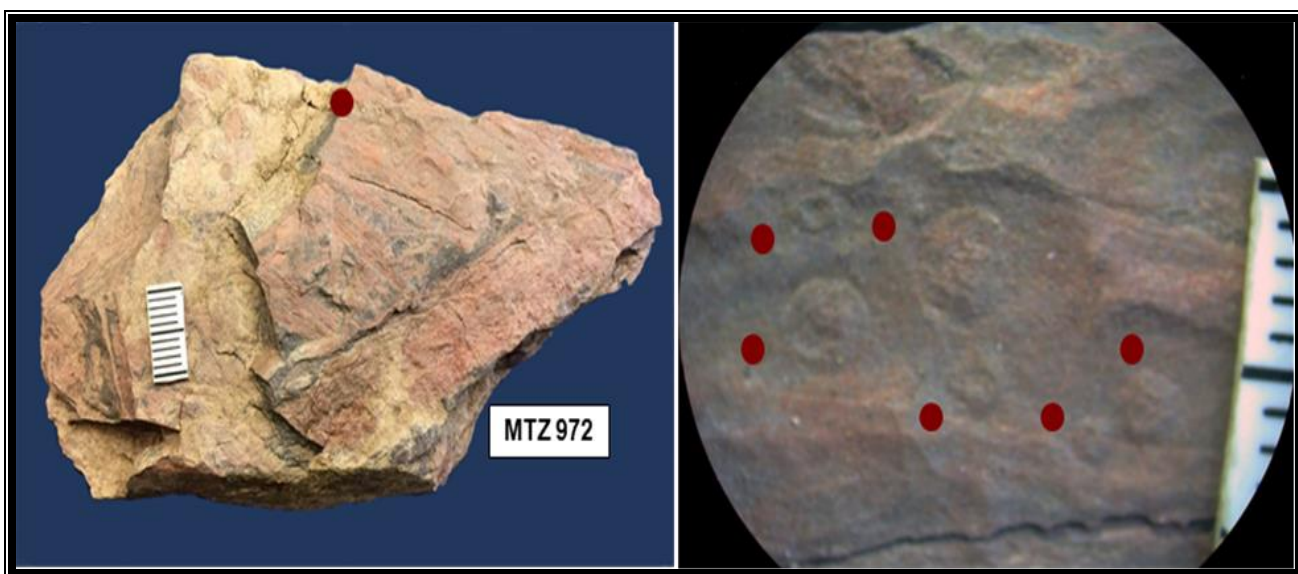


Figura 40. Agallas en ejemplar de Equisetal. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 41. Agallas en ejemplar de Calamital. Ejemplar completo y acercamiento (escala 0.5 cm)



Figura 42. Agallas en ejemplar de Calamital. Ejemplar completo y acercamiento (escala 1 cm)



Figura 43. Agallas en ejemplar de Calamital. Ejemplar completo y acercamiento (escala 1 cm)

11.- Bibliografía

- Adami-Rodríguez, K., Alves De Souza, P., Iannuzzi, R. y Damiani Pinto, I. 2004. Herbivoría em floras Gonduânicas do Neopaleózoico do Rio Grande do Sul: análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontología* 7 (2): 93-102.
- Aguilera, J. G. 1896. Bosquejo geológico de México. Instituto Geológico de México. Boletín 4. 270 pp.
- Arguedas, M. 2006. Clasificación de tipos de daños producidos por insectos forestales. Segunda parte. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú* 3 (9): 1-7.
- Banks, H. P. y Colthart B. J. 1993. "Plant–animal–fungal interactions in Early Devonian trimerophytes from the Gaspé, Canada". *American Journal of Botany* 80: 992–1001.
- Beck, A. L. y Labandeira, C. C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopteroid dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142: 139-173.
- Béthoux, O., Galtier, J., Nel, A. 2004. Earliest evidence of Insect endophytic oviposition. *Palaios*. 19: 408-318.
- Cadena González D., Velasco de León M. P., y Luna Reyes M. 2017. "Evidencias de las interacciones planta-insecto en las formaciones Zorrillo-Taberna indiferenciadas y Rosario del Terreno Mixteco, Oaxaca, México". XV Congreso Nacional de Paleontología. San Luis Potosí, México.
- Calderón-García, A. 1956. Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla. XX Congreso Geológico Internacional, Excursión, A-11, 7-91.
- Centeno-García, E., Silva-Romo, G., Mendoza-Rosales, C. 2009. Sedimentología de la Formación Matzitzí (Paleozoico superior) y significado de sus componentes volcánicos, región de Los Reyes

Metzontla-San Luis Atolotitlán, Estado de Puebla. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26 (1): 18-36.

- De La Cruz Lozano J. 2005. Entomología morfología y fisiología de los insectos. Universidad nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agro
- Díaz Leyva R. K., Velasco de León M. P. 2017. Interacción planta-insecto en hojas del Jurásico Medio de las localidades Ayuquila y Chilixtlahuaca, Oaxaca. XV Congreso Nacional de Paleontología. San Luis Potosí, México.
- DiMichele, W.A., Chaney, D.S., Dixon, W.H., Nelson, W.J., Hook, R.W. 2000. An Early Permian Coastal flora from the Central Basin Platform of Gaines County, West Texas. *Palaios* 15, 524-534.
- Douglas H. E. 1993. The Great Paleozoic Crisis: Life and death in the Permian. Columbia University Press. Nueva York. 323 pp.
- Galdámez Escutia, E. I. 2006. Herbivoría en angiospermas fósiles de la Formación Atotonilco el Grande, Hidalgo. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. Tesis de licenciatura. 42 pp.
- Galván-Mendoza, E. 2000. Contribución al conocimiento paleoecológico de la taoflora Matzitzí, paleozoico tardío, sur del estado de Puebla. Facultad de Ciencias. UNAM. Tesis de licenciatura. 82 pp.
- Gío Argáez F., Rodríguez Arévalo E. 2003. Panorama general de la paleontología mexicana. *Revista científica de la Universidad Autónoma del Estado de México Toluca*. 10 (1): 85-95.
- Gonzales-Akre E., Sánchez Villagrà M. 2012. Venezuela Paleontológica: evolución de la biodiversidad en el pasado geológico. Universidad de Zúrich. 157-173 pp.
- Gould R. E. 1975. A preliminary report on petrified axes of vertebraría from Permian of Eastern Australia. Australian National University. Australia. 115 pp.
- Gutiérrez Cotro A., Estirado Gómez F. 1978. Principales plagas del Chopo. *Hojas Divulgadoras*. 9 (23): 20.

- Hernández-Láscares, D. 2000. Contribución al conocimiento de la estratigrafía de la Formación Matzitzi, Área; Los Reyes Metzontla-Santiago Coatepec, Extremo Suroriental del Estado de Puebla. Instituto de Geología. UNAM. Tesis de Postgrado en Ciencias de la Tierra. 117 pp.
- Hernández L., Salazar V., Galván M. 2006. Memoria X congreso Nal. De paleontología y libreto guía excursión a Tepéxi de Rodríguez, Puebla. Instituto de geología. UNAM. 46 pp.
- Horn, Y. 2011. Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el neógeno del noroeste de la argentina. *Revista brasileña de Paleontología*. 14 (1): 87-92.
- Iannuzzi, R., Labandeira, C.C. 2008. The oldest record of external foliage feeding and the expansion of insect folivory on land. *Annals of the Entomological Society of America*. 101 (1): 79-94.
- Johnson W T. y Lyon H. 1991. *Insects that Feed on Trees and Shrubs*. Second ed. Cornell University Press, Ithaca, N.Y. 465 pp.
- Kukalová-Peck J. 1991. Fossil history and evolution of hexapod structures. *The insects of Australia*. Melbourne University Press, Carlton. 1: 141-179.
- Labandeira, C. C. y Sepkoski, J. J. 1993. Insect diversity in the fossil record. *Science* 261: 310–315.
- Labandeira, C. C., Dilcher, D. R., Davis, D. L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: paleobiological insights into the meaning of coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences. U.S.A.* 91 (25): 12-82.
- Labandeira, C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant associations. *Earth Planet. Science*. 26: 329–377.
- Labandeira, C. C., Johnson, K. R., Wilf, P. 2002. Impact of the terminal Cretaceous event on plant-Insect associations, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99: 2061-2066.

- Labandeira, C. C. 2006. Silurian to Triassic plant and hexapod clades and their associations: New data, a Review, and interpretations. *Arthropod Systematics and Phylogeny*. 64 (1): 53-94.
- Labandeira, C.C., Wilf, P., Johnson, K.R., Marsh, F. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 25 pp.
- Labandeira, C. C., Tremblay, S. L., Bartowski, K. E., Van Aller H., Linda. 2014. Middle Devonian liverwort herbivory and antiherbivore defence. *New Phytologist*., 202 (1): 247-258.
- Labandeira C; Kustatcher E; Wappler T. 2016. "Floral Assemblages and Patterns of Insect Herbivory during the Permian to Triassic of Northeastern Italy". *PLOS one*. 11 (11): 49.
- Lindley, J., Hutton, W. 1832. *The Fossil Flora of Great Britain; or figures and descriptions of the vegetable remains found in a fossil state in this country. Part I.* Ridgeway, London. 150 pp.
- Lozano-Carmona, D. E. 2012. Paleoclima y flora fósil de Rio Ñumi, formación zorrillo-taberna indiferenciada, Oaxaca: México. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. UNAM. Tesis de licenciatura. 170 pp.
- Magallón, P. S. 1991. Estudio sistemático y biométrico de helechos del tipo Pecopteris (Marattiales, Pteridophyta), de la Formación Matzitzi (Permo-Carbonífero), del estado de Puebla. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología, UNAM. 141 pp.
- Martínez-Delclós, X. 1996. El registro fósil de los insectos. *Asociación de entomología de España*. 20 (1-2): 9-30
- Martínez, N. M. 1994. Relación planta-animal: efecto de herbivoría de insectos, considerando calidad de las hojas y auto-selección de alimento. Unidad Iztapalapa. UAM. Reporte final de seminario de investigación. 8 pp.
- Meyer, W. H. 2003. *The fossils of Florissant*. Smithsonian books. Washington. 258 pp.

- Mickoleit, G. 1973. Sobre el ovopositor de Neuropteroidea y Coleóptera y su significado filogenético (Insecta, Holometábola). *Morphol. Tiere* 74: 37–64.
- McLaughlin, S., Martin, S., Beattie, C. 2015. The Record of Australian Jurassic plant–arthropod interactions. *Gondwana Research*. 27 (3): 940–953.
- Na, Y., Sun, C., Li, T., Li, Y. 2014. The Insect Oviposition Firstly Discovered on the Middle Jurassic Ginkgoales Leaf from Inner Mongolia, China. *Acta Geológica SINICA (English Edition)*. 88 (1): 18–28.
- Nieves-Aldrey. 1998. Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. *Boletín SEA*. 23: 3 -12.
- Nieves-Aldrey y Fontal-Cazalla. 1999. Filogenia y Evolución del Orden Hymenoptera. Sociedad Entomológica Aragonesa, Dpto. de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales. (26): 459-474.
- Pérez-Contreras, T. 1999. La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción. *Evolución y filogenia de Arthropoda*. (26): 759-776.
- Pinheiro, R. S., Lannuzzi, R., Duarte, D. S. 2016. “Insect Herbivory fluctuations through geological time”. *Ecological Society of America*. 97 (9): 2177–2528.
- Prevec, R., Labandeira, C. C., Neveling, J., Gastaldo R. A., Looy, C. V., Bamford, M. 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: a new late Permian fossil locality from KwaZulu-Natal, South África. *Review of Palaeobotanical and Palynology*. 156: 454–493.
- Rincón, P. A. 2010. Listado paleoflorístico de las plantas fósiles del Pérmico, perteneciente a la Fm. Matzitzi, ubicadas entre los Km 90 al 95 de la carretera Cuacnopalan-Oaxaca. Facultad de estudios superiores Iztacala. UNAM. Tesis de licenciatura. 64 pp.

- Rolleri, M. C., Lavalle, A., Mengascini, M., Rodríguez. 2003. Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae). Universidad nacional de la plata, facultad de ciencias naturales y museo. Revista del Museo de La Plata, Botánica, 16 (117): 1-21.
- Roselt, G. 1954. Ein neuer Schachtelhalm aus dem Keuper und Beiträge zur Kenntnis von Neocalamites meriani Brongn. Geologie 3: 617–643.
- Sarzetti, C., Labandeira, C. C., Muzón, P., Cúneo, R. 2009. Odonata endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus paleoovoidus and implications for behavioral stasis. J. Paleont. 83 (3): 431-447.
- Silva-Pineda, A. 1970. Plantas del Pensilvanico de la región de Tehuacán. UNAM, Instituto de Geología, Paleontología Mexicana. (29): 108.
- Schachat, S. R., Labandeira, C. C., Chaney, D. 2015. Insect Herbivory from early Permian MCF or North Central Texas. Journal for the Geoscience. 440: 830–847.
- Scott, A.C., Taylor, T.N. 1983. Plant-animal interactions during the Upper Carboniferous. Botanical Review. 49: 259–307.
- Strong, D. R., Lawton, J. H., Southwood, R. 1984. Insects on plants: community patterns and mechanisms. Harvard University. Cambridge. Massachusetts. USA. 313 pp.
- Valdés-Vergara., Flores-Barragán., Prado-Escamilla., Fernández-Barajas. 2017. Primera evidencia de interacción planta-insecto en la formación Matzitzi (Paleozoico superior), México. XV Congreso Nacional de Paleontología. Conferencia llevada a cabo en el congreso de la SOMEXPAL. San Luis Potosí, México.
- Valdés-Vergara., Fernández-Barajas. 2017. Matzitzi: una selva de hace 280 millones de años. Saber más. Revista de divulgación. 31: 11-14.
- Vasilenko, D. V. 2005. Damages on Mesozoic Plants from the Transbaikalian Locality Chernovskie Kop”. Russian Academy of Sciences. Paleontological Journal. 39 (5): 628–633.

- Velasco de León, M. P., Flores Barragán, M. A., Lozano Carmona, D.E. 2015^a. An Analysis of a New Foliar Architecture of the Permian Period in Mexico and Its Ecological Interactions. 6 (5): 612-619.
- Velasco de León, M. P., Flores Barragán, M. A., Cadena González, D. 2015^b. Interacción planta-insecto sobre hojas de Bennettitales en la localidad Cerro el Matador del Jurásico medio, Formación Otlaltepec (Puebla). Paleontología mexicana. 4 (2): 6.
- Velasco de León, M. P., Lozano Carmona., Flores Barragán. 2017. Caracteres morfológicos de plantas del Pérmico al Mesozoico. XV Congreso Nacional de Paleontología. San Luis Potosí, México.
- Weber, R., Centeno-García E., Magallón-Puebla S. A. 1987. La Formación Matzitzi tiene edad permocarbonífera (resumen). II Simposio sobre la Geología Regional de México. Instituto de Geología. UNAM. 57-59.
- Wicander, R., Monroe, J. S. 1993. Historical Geology. Evolution of the earth and life through time. West publishing company. Second edition. Nueva York. 640 pp.
- Wilf, P., Labandeira, C. C. 1999. Response of plant insect associations to Paleocene-Eocene warming. Science. 284 (5423): 2153-2156.
- Winkler, S., Labandeira, C. C., Wappler, T., Wilf, P. 2010. Distinguishing Agromyzidae (Diptera) leaf mines in the fossil record: new Taxa from the Paleogene of North America and Germany and their evolutionary implications. Journal of Paleontology. 84 (5): 19.
- Zeh, D. W., Zeh, J. A., Smith, R. I. 1989. Ovipositors, amnions and eggshell architecture in the diversification of terrestrial arthropods. Quarterly Review of Biology. 64 (2): 147-168.

Sitios web:

- British leafminers. 2016. A guide to leaf mines made by Lepidoptera. Colín Plant Associates (UK). Sitio web: <http://.leafmines.co.uk>

- Backyard Nature. 2017. Oviposición. Sitio web: <http://www.backyardnature.net>
- Entomología. 2017. Coleóptero alimentándose. Sitio web: <https://entomologiajalapa.wordpress.com/coleopteros/>
- Los insectos. 2013. Aparato bucal de los insectos. Sitio web: <http://insectosbio.blogspot.mx/2013/05/aparato-bucal-de-los-insectos.html>
- Macroinstantes. 2017. Puesta de hemíptero. Sitio web: <https://macroinstantes.blogspot.mx>
- Relatos de la naturaleza. 2017. Ortóptero alimentándose. Sitio web: <https://relatosdelanaturaleza.org>
- Taringa. 2017. Ilustración del Pérmico. Sitio web: <https://www.taringa.net/posts/cienciaeducacion/16756677/Permico.html>
- The Fossil Fórum. 2017. Pecopteris or other tree fern. Sitio web: <http://www.thefossilforum.com/index.php?/topic/71387-pecopteris-or-other-tree-fern/>
- UniversObservado. 2017. Paleogeografía del Pérmico. Sitio web: <http://universobservado.blogspot.mx/2012/06/pangea.html>
- What-when-how. 2017. Coleóptera: (Beetles, Weevils, Fireflies) (Insects). Sitio web: <http://what-when-how.com/insects/coleoptera-beetles-weevils-fireflies-insects/>