



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
BIOLOGÍA SISTEMÁTICA

**EVIDENCIAS DE LAS INTERACCIONES PLANTA-INSECTO EN EL JURÁSICO DEL  
TERRENO MIXTECO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**DAVID CADENA GONZÁLEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARIA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: M. EN C. MARÍA DE LAS MERCEDES LUNA REYES**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM  
**Dr. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**CD. MX. JULIO, 2019**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA  
BIOLOGÍA SISTEMÁTICA

**EVIDENCIAS DE LAS INTERACCIONES PLANTA-INSECTO EN EL JURÁSICO DEL  
TERRENO MIXTECO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**DAVID CADENA GONZÁLEZ**

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARIA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: M. EN C. MARÍA DE LAS MERCEDES LUNA REYES**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM  
**Dr. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

**MÉXICO, CD. MX. JULIO, 2019**

OFICIO CPCB/619/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que el subcomité de Ecología y manejo Integral de Ecosistemas, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 15 de octubre de 2018, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **CADENA GONZÁLEZ DAVID** con número de cuenta **306259566**, con la tesis titulada **"EVIDENCIAS DE LAS INTERACCIONES PLANTA-INSECTO EN EL JURÁSICO DEL TERRENO MIXTECO"**, realizada bajo la dirección de la **DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN**:

Presidente: DR. HARRY BRAILOVSKY ALPEROWITZ  
Vocal: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR  
Secretario: M EN C. MARÍA DE LAS MERCEDES LUNA REYES  
Suplente: DR. ALEJANDRO ZALDÍVAR RIVERÓN  
Suplente: DRA. SARA ALICIA QUIROZ BARROSO

Sin otro particular, me es grado enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 29 de mayo del 2019.



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**  
**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

## AGRADECIMIENTOS

Al **Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM**, por la oportunidad y el apoyo brindado para la realización de este estudio.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)**, por la beca otorgada para poder realizar este estudio (CVU/Becario: 774893).

A mi Tutora Principal **Dra. María Patricia Velasco de León** y a los miembros del Comité Tutor **M. en C. María de las Mercedes Luna Reyes** y al **Dr. Santiago Zaragoza Caballero**, por sus certeros comentarios y apoyo brindado durante la realización de este trabajo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el aprendizaje y apoyo en mi formación personal y profesional.

A mi familia, por el apoyo incondicional que me han brindado.

A la Dra. Patricia Velasco de León, por su guía, enseñanzas y la paciencia que me ha brindado.

A la maestra Erika y el profesor Rigoberto, por inculcarme el gusto por la paleontología.

A mis sinodales, por mostrarme y ayudarme a corregir errores.

A mis profesores de las materias que curse durante la realización de la Maestría, por las enseñanzas que me brindaro.

A mis compañeros de laboratorio, que me han aconsejado y respondido mis dudas.

## INDICE

RESUMEN .....	1
INTRODUCCIÓN.....	3
2.-Plantas del Mesozoico.....	8
3.- Interacciones planta-insecto .....	9
4.-Registro fósil de los insectos .....	11
5.-Clasificación de las interacciones planta-insecto .....	13
6.- Especialización alimenticia de insectos fitófagos .....	19
7.- Estrés hídrico.....	20
ANTECEDENTES.....	24
OBJETIVOS.....	25
ZONA DE ESTUDIO.....	25
MÉTODO .....	35
RESULTADOS .....	35
1.-Localidad Rosario Nuevo Formación Rosario (Jurásico Inferior) .....	35
2.- Localidad Rosario Nuevo, formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior) .....	43
3.- Localidad Encinar de Castro, formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior) .....	48
4.-Localidad Cañada Alejandro, formación Zorrillo Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio)....	49
5.-Localidad Rio Ñumi, formación Zorrillo Taberna indiferenciada (Jurásico Medio) .....	70
6.- Localidad camino a Rosario Nuevo, formación Zorrillo (Jurásico Medio) .....	75
7.-Localidad Rosario Nuevo, formación Zorrillo (Jurásico Medio) .....	77
8.- Localidades de Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio) .....	80
Estrés hídrico.....	90
DISCUSIÓN: .....	94
CONCLUSIONES: .....	110
BIBLIOGRAFIA.....	111

## RESUMEN

Este trabajo muestra las interacciones planta-insecto encontradas en ocho localidades, en los estados de Puebla, Oaxaca y Guerrero; pertenecientes al denominado Terreno Mixteco de las épocas, Jurásico Inferior y Jurásico Medio. De las localidades estudiadas, tres pertenecen al Jurásico Inferior y cinco al Jurásico Medio.

Para el Jurásico Inferior se revisaron tres localidades: Una de ellas, fue Rosario Nuevo formación Rosario (208 ejemplares fósiles), en donde se encontraron cinco interacciones, lo cual representa que un 2.4% de los fósiles estudiados tuvieron algún tipo de interacción. De estos, dos se encontraron en plantas del género *Zamites*, dos en *Otozamites* y una en una Bennettital indeterminada. Otra fue la localidad Rosario Nuevo formación Cuarcítica Cualac (425 ejemplares), presentó tres interacciones (0.7 %), una en *Mexiglosa v.* y dos en *Zamites*. En la tercera localidad, Encinar de Castro formación Cuarcítica Cualac (42 ejemplares revisados), no se encontraron interacciones.

Para el Jurásico Medio se revisaron cinco localidades. Una es: Cañada Alejandro (326 ejemplares), en donde se encontraron 19 interacciones (6%), seis en *Zamites*, dos en *Otozamites* y *Anomozamites*, una en una Ginkgoaceae indeterminada y ocho en Bennettitales indeterminadas. En la segunda localidad, Río Ñumi (304 ejemplares), se encontraron cinco interacciones (1.6%), una en *Zamites*, una en *Otozamites* y tres en Bennettitales indeterminadas. Ambas localidades pertenecen a la formación Zorrillo Taberna indiferenciadas. En la tercera localidad, Camino a Rosario Nuevo (73 ejemplares), hubo una interacción (1.3%), en una Bennettital indeterminada. Para la cuarta localidad, Rosario Nuevo (67 ejemplares), hubo una interacción (1.5%), en *Otozamites*. Las dos últimas localidades pertenecen a la formación Zorrillo. El Grupo Tecocoyunca (649 ejemplares), presentó siete interacciones, dos en *Zamites*, tres en *Otozamites*, una en *Ptilophyllum* y una en *Sphenobaiera*.

El tipo de interacción más abundante fueron las agallas, las cuales tuvieron un incremento en el Jurásico Medio. La localidad Cañada Alejandro y el Grupo Tecocoyunca presentaron además oviposiciones; en la primera localidad se piensa que la mayoría fueron depositados por algún organismo perteneciente al orden de los odonatos. Estos resultados ayudarán a

comprender mejor las relaciones de los organismos durante el Jurásico, ya que a nivel mundial los datos relacionados a interacciones planta-insecto son bajos durante esta era.

## ABSTRACT

The present work shows the plant-insect interactions found in eight localities, in the states of Puebla, Oaxaca and Guerrero; belonging to the so-called Mixtec land of the eras, Lower Jurassic and Middle Jurassic. Of the localities studied, three belong to the Lower Jurassic and five to the Middle Jurassic.

For the Lower Jurassic three locations were reviewed: One of them was Rosario Nuevo, Rosario formation (208 fossil specimens), where five interactions were found, which represents that 2.4% of the fossils studied had some type of interaction. Of these, two were found in plants of the genus *Zamites*, two in *Otozamites* and one in an indeterminate Bennettit. Another was the Rosario Nuevo, Cuarcítica Cualac formation (425 specimens), presented three interactions (0.7%), one in *Mexiglosa* v. and two in *Zamites*. In the third locality Encinar de Castro, Cuarcítica Cualac formation (42 specimens revised), no interactions were found.

For the Middle Jurassic five locations were reviewed. One is: Cañada Alejandro (326 specimens), where 19 interactions were found (6%), six in *Zamites*, two in *Otozamites* and *Anomozamites*, one in an indeterminate Ginkgoaceae and eight in indeterminate Bennettitales. In the second location, Rio Ñumi (304 specimens), five interactions were found (1.6%), one in *Zamites*, one in *Otozamites* and three in indeterminate Bennettitales. Both locations belong to the undifferentiated Zorrillo Taberna formation. In the third location, Camino a Rosario Nuevo (73 specimens), there was an interaction (1.3%), in an indeterminate Bennettit. For the fourth location, Rosario Nuevo (67 specimens), there was an interaction (1.5%), in *Otozamites*. The last two locations belong to the Zorrillo formation. The Tecocoyunca Group (649 specimens), presented seven interactions, two in *Zamites*, three in *Otozamites*, one in *Ptilophyllum* and one in *Sphenobaiera*.

The most abundant type of interaction were the galls, which had an increase in the Middle Jurassic. The town Cañada Alejandro and the Tecocoyunca Group also presented ovipositions; in the first locality it is thought that the majority were deposited by some organism belonging to the order of the odonates. These results will help to better understand the relationships of organisms during the Jurassic, since worldwide data related to plant-insect interactions are low during this era.

## INTRODUCCIÓN

La paleontología es la ciencia que estudia e interpreta la vida sobre la tierra en el pasado geológico a través de los fósiles (Gio-Argáez, 2003). El término paleontología se le atribuye al zoólogo francés Henri Marie de Blainville, el cual utilizó los vocablos griegos *palaio* (antiguo), *onto* (ser) y *logia* (tratado). La palabra fósil proviene del verbo en latín *fodere* (excavar), originalmente era utilizada para referirse a todo lo que se desenterraba del suelo (Dozo, 1997). Actualmente entendemos que los fósiles son los vestigios de organismos, así como las muestras de su actividad en vida y los cuales deben tener una edad de al menos 10,000 años de antigüedad (González-Rodríguez y Castillo Cerón, 2009).

Dentro de los fósiles se encuentra un grupo denominado icnofósiles o icnitas, cuyo término proviene del griego *ikhnos* (huella), y corresponde a las señales dejadas por los organismos en vida y que son resultado de su actividad biológica: alimentación, forraje, vivienda, etc. (Frey, 1973). Las icnitas generalmente no se encuentran asociadas al organismo de las cuales proceden (Gámez y Liñán, 1996) y no solo reflejan rasgos de la anatomía de los organismos sino también su interacción con el ambiente (Perea *et al.*, 2008). La icnología es la ciencia que estudia, describe, clasifica e interpreta las impresiones o huellas del pasado (Moratalla, 2008). Gámez y Liñán (1996) definen a la icnología como la disciplina geológica que estudia las estructuras etológicas, es decir, el registro de comportamiento de los seres vivos en soportes naturales. Los icnofósiles se registran en diferentes edades geológicas, Labandeira (1998) hace una recopilación de la relación planta insecto del Paleozoico al Cenozoico (Fig. 1).

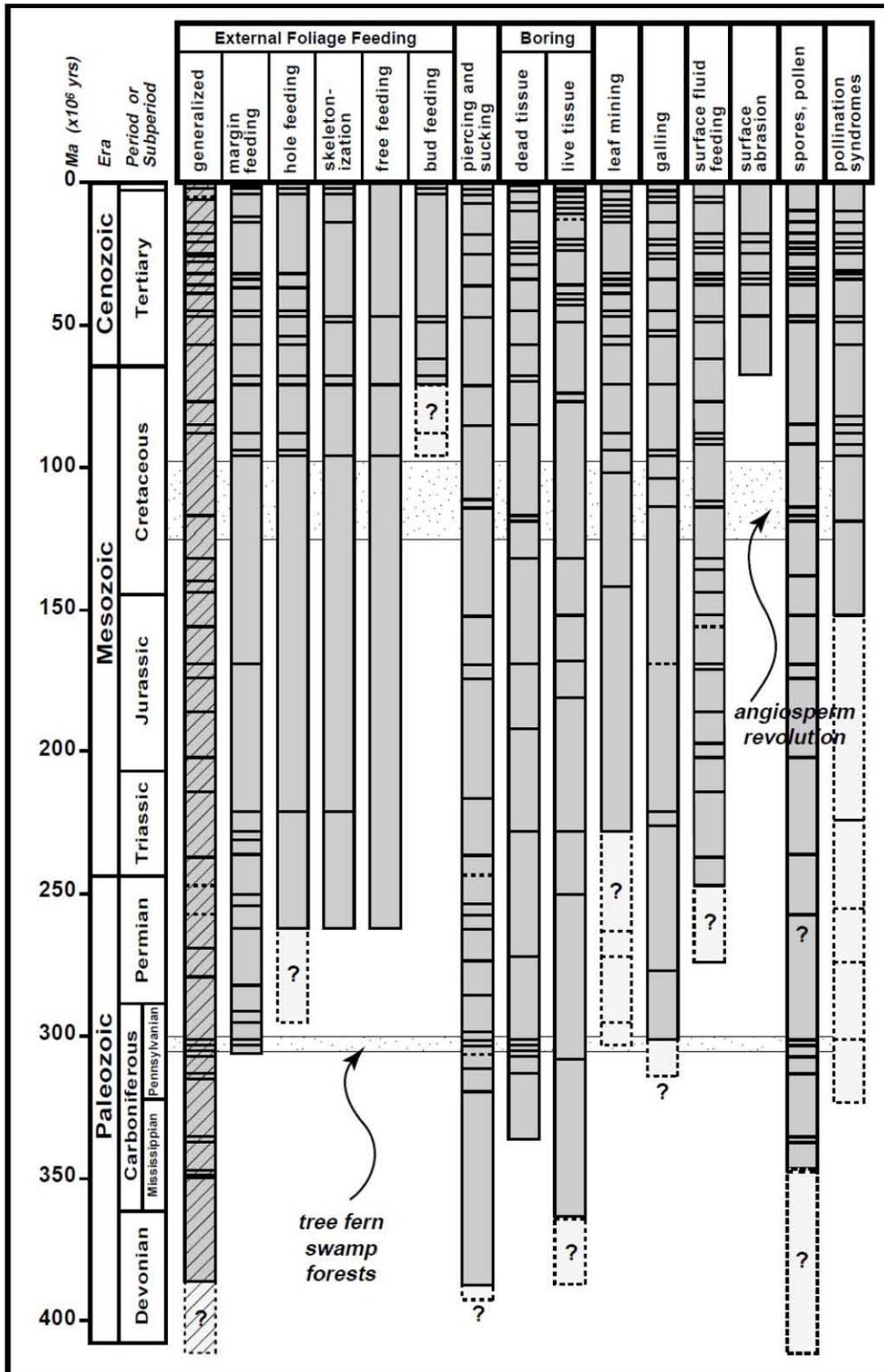


Fig. 1 Relación planta insecto. Tomado de Labandeira, 1998.

El presente trabajo tiene como objetivo mostrar la relación planta-insecto durante el Jurásico. Al ser una unidad Geo cronológica, este periodo se puede emplear como escala que sirva de referencia para ubicar en el tiempo los procesos geológicos, así como establecer su duración y correlacionarlo con diversos factores como regiones, continentes o el mundo (Ferrusquía, 2013).

De acuerdo con la Tabla Cronoestratigráfica Internacional del año 2016 el Jurásico comienza aproximadamente hace 201.3 Ma (millones de años) y tiene una duración aproximada de 56.3 Ma. Este periodo se divide en tres épocas (Jurásico Inferior, Jurásico Medio y Jurásico Superior) (Fig. 2). Cada escala temporal se caracteriza por sus cambios en clima y por tanto de flora y fauna.

Era / Etapa	Etapa / Serie / Epoca	Piso / Edad	Edad (Ma)		
Fanerozoico	Mesozoico	Jurásico Superior	Titoniano	~145.0	
			Kimmeridgiano	152.1 ± 0.9	
		Jurásico Medio	Oxfordiano	157.3 ± 1.0	
			Calloviano	163.5 ± 1.0	
			Bathoniano	166.1 ± 1.2	
			Bajociano	168.3 ± 1.3	
			Aaleniano	170.3 ± 1.4	
		Jurásico Inferior	Toarciano	174.1 ± 1.0	
			Pliensbachiano	182.7 ± 0.7	
			Sinemuriano	188.7 ± 1.0	
	Hettangiano		199.3 ± 0.3		
	Rhaetiano		201.3 ± 0.2		
	Triásico	Superior	Noriano	~208.5	
			Carniano	~227	
		Medio	Ladiniano	~237	
			Anisiano	~242	
		Inferior	Olenekiano	247.2	
			Induiano	251.2	
		Paleozoico	Permiano	Changhsingiano	252.17 ± 0.06
				Lopingiano	254.14 ± 0.07
Wuchiapingiano				259.8 ± 0.4	
Capitaniano				259.8 ± 0.4	
Wordiano	265.1 ± 0.4				
Carbonífero	Roadiano		268.8 ± 0.5		
	Kunguriano		272.3 ± 0.5		
	Artinskiano		283.5 ± 0.6		
	Sakmario		283.5 ± 0.6		
	Asseliano		280.1 ± 0.26		
Carbonífero	Superior	Gzheliano	295.0 ± 0.18		
		Kasimoviano	298.9 ± 0.15		
	Medio	Moscoviano	303.7 ± 0.1		
		Bashkiriano	307.0 ± 0.1		
	Inferior	Serpukhoviano	315.2 ± 0.2		
		Viseano	323.2 ± 0.4		
	Carbonífero	Inferior	Tournaisiano	323.2 ± 0.4	
			Tournaisiano	330.9 ± 0.2	
Carbonífero	Inferior	Tournaisiano	346.7 ± 0.4		
		Tournaisiano	358.0 ± 0.4		

Fig. 2 Tabla Cronoestratigráfica Internacional modificada de www.stratigraphy.org v2016/04

## 1.- Procesos de fosilización

Durante el ciclo de vida de un organismo, este puede dejar varios restos que pueden tener un proceso de fosilización, por ejemplo: huevos, heces, mudas de exoesqueletos, etc., así como también restos de sus interacciones con el medio; como son, las huellas de locomoción, predación, o vivienda (icnofósiles) (Fernández López, 2000). En el caso de las plantas, los órganos que tienen un proceso de fosilización son: troncos, ramas, estructuras reproductivas, y sobre todo hojas (Rueda, 1975). Sin embargo, no todos los seres vivos se fosilizan, ya que se requiere de ciertas circunstancias que lo hagan posible. El primer paso para la fosilización es el rápido enterramiento de los organismos, y debido a que la vida tiende a reciclar los elementos que forman a los organismos, también se necesitan condiciones anoxicas que lo separen del medio ambiente (Pardo, 1996). Esto es posible gracias a una tasa alta de sedimentación; también favorece la fosilización la mínima energía que evite la desarticulación de los organismos (Pardo, 1996). Una vez que se han alcanzado estas condiciones, la propia compactación del sedimento evitará las futuras desarticulaciones (Pardo, 1996).

De acuerdo a Pardo (1996), existen dos diferentes tipos de fosilización:

1. Fósiles inalterados: Este tipo de fósiles suelen ser casos excepcionales, ya que tienen un mínimo de alteraciones o ninguna en su estructura y composición orgánica; sin embargo, aún hay condiciones que los separan de un medio que permita su degradación (Ej. insectos en ámbar, preservación en brea, saponificación, momificación, congelación). Aunque estos tipos de fosilización pueden tener una preservación de miles de años, son tiempos relativamente cortos en comparación a otros procesos.
2. Fósiles alterados: En este caso hay reemplazamiento de minerales o del sedimento alrededor del fósil, los cuales reemplazan la materia orgánica original (Fig. 3). En estos podemos encontrar: compresión, impresiones, moldes y contra moldes, petrificaciones, carbonizaciones. Estos son ejemplos de cómo pueden quedar conservadas las plantas. En los tres primeros casos los vegetales pierden su estructura interna y solo se conserva la forma externa. En el caso de los moldes es posible determinar el volumen. En la petrificación, la estructura del vegetal suele ser

conservada debido a que se produce lentamente un intercambio de moléculas de materia mineral por orgánica (Rueda, 1975).

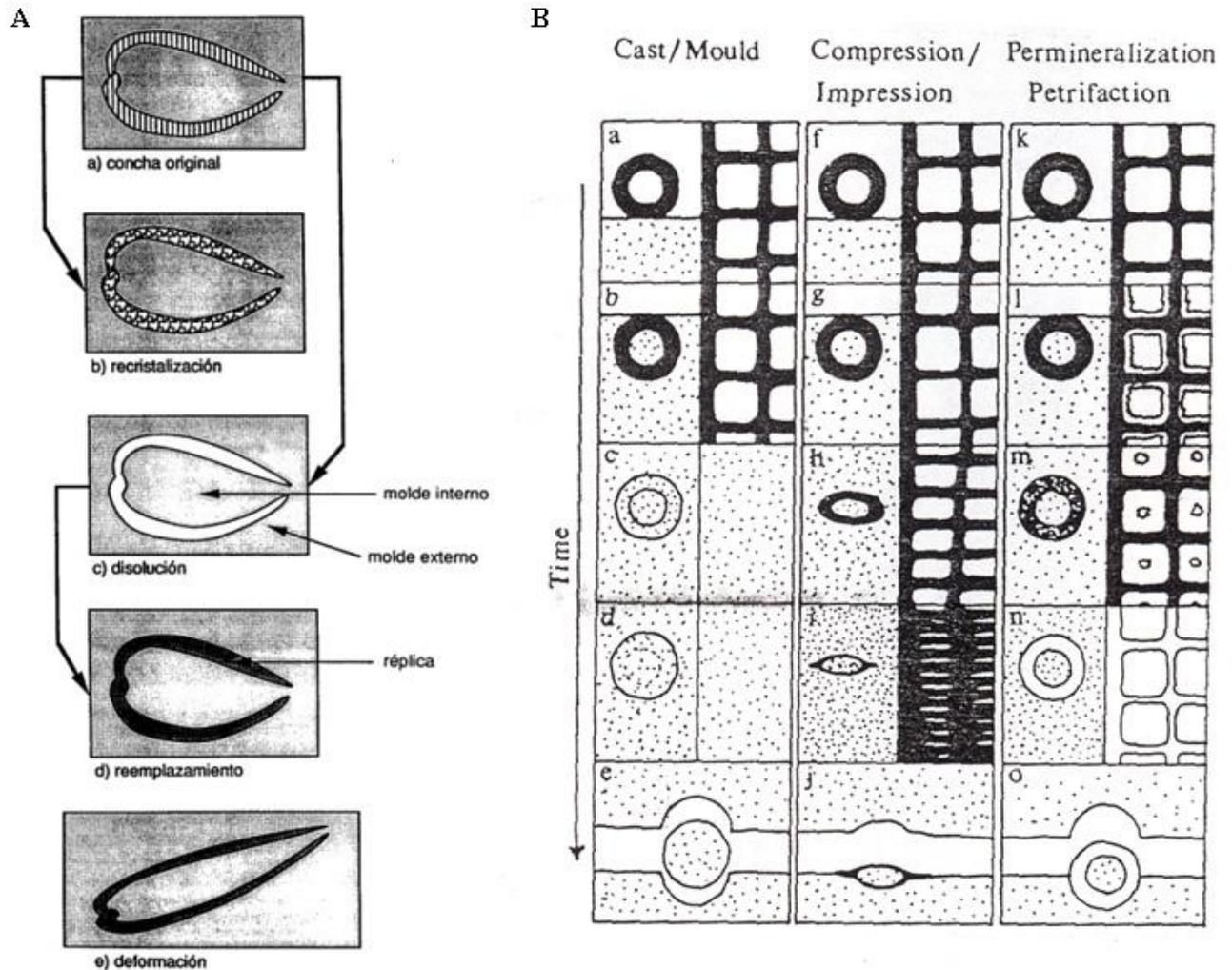


Fig. 3 Posibles procesos de fosilización que puede experimentar un fósil dentro del sedimento. A.- Ejemplo de concha. Tomado de Pardo, 1996. B.- Procesos en plantas a, b) Tejido orgánico original sufriendo un proceso de enterramiento. c, d) El tejido orgánico ha desaparecido dejando únicamente un molde. e) El hueco dejado por la materia orgánica es rellenado formando el contra molde. f, g) Tejido orgánico original sufriendo un proceso de enterramiento. h, i) El tejido orgánico es compactado sufriendo un proceso de deformación. j) El tejido orgánico ha dejado su huella, en ocasiones dejando algunos rastros como la cutícula. K, l) Tejido orgánico original sufriendo un proceso de enterramiento. m, n) Minerales impregnando y sustituyendo al material orgánico. o) Fósil en el cual han sido reemplazadas totalmente sus partes orgánicas por minerales.

## 2.-Plantas del Mesozoico

El Periodo Jurásico pertenece a la Era Mesozoica. Durante esta era fueron muy abundantes las Bennettitales y las Cycadales y es por esto que los botánicos la denominan como “Era de las Cycas” (Martínez y Artabe, 2017). Las Cycadales aparecen durante el Carbonífero y se caracterizan por poseer en muchos casos leños manoxílicos (troncos cortos y gruesos que asemejan a palmeras, pero, de menor tamaño); mientras que las Bennettitales aparecen en el Triásico y se extinguen hasta finales del Cretácico (Diéguez, 2003). Las hojas de las Bennettitales son casi idénticas morfológicamente a la de las Cycadales, su principal diferencia radica en que las Bennettitales poseen estomas sindetoquéricos (estoma en el que las células subsidiarias y guardas se originan de la misma célula inicial) (Taylor *et al.*, 2009). En México este último orden se encuentra representado por diferentes géneros, los que se diferencian y se clasifican a partir de la base de las pinnas, y por la forma que se inserta al raquis (Person y Delevoryas, 1982).

Algunos géneros importantes de Bennettitales son:

- a) *Zamites*: Tienen una base simétrica y se unen al raquis en la parte media de la base (Silva Pineda, 1984).
- b) *Otozamites*: Tienen una base foliar asimétrica en sus pinnas, generalmente con margen acroscópico (parte orgánica orientados hacia el ápice del eje, hacia el extremo superior de un miembro) más desarrollado que el basiscópico (parte orgánica orientado hacia la base del eje, hacia la parte inferior de un miembro), las venas que irradian desde un solo punto tienden a curvarse en el lado acroscópico. (Person y Delevoryas, 1982).
- c) *Ptilophyllum*: La pina es decurrente en su parte basiscópica de la misma, a diferencia de los otros dos se une por toda la base al raquis (Fig. 4) (Pearson y Delevoryas, 1982).

Estas plantas fueron parte de cadenas tróficas las cuales interactuaban con otros organismos como lo hacen en la actualidad.

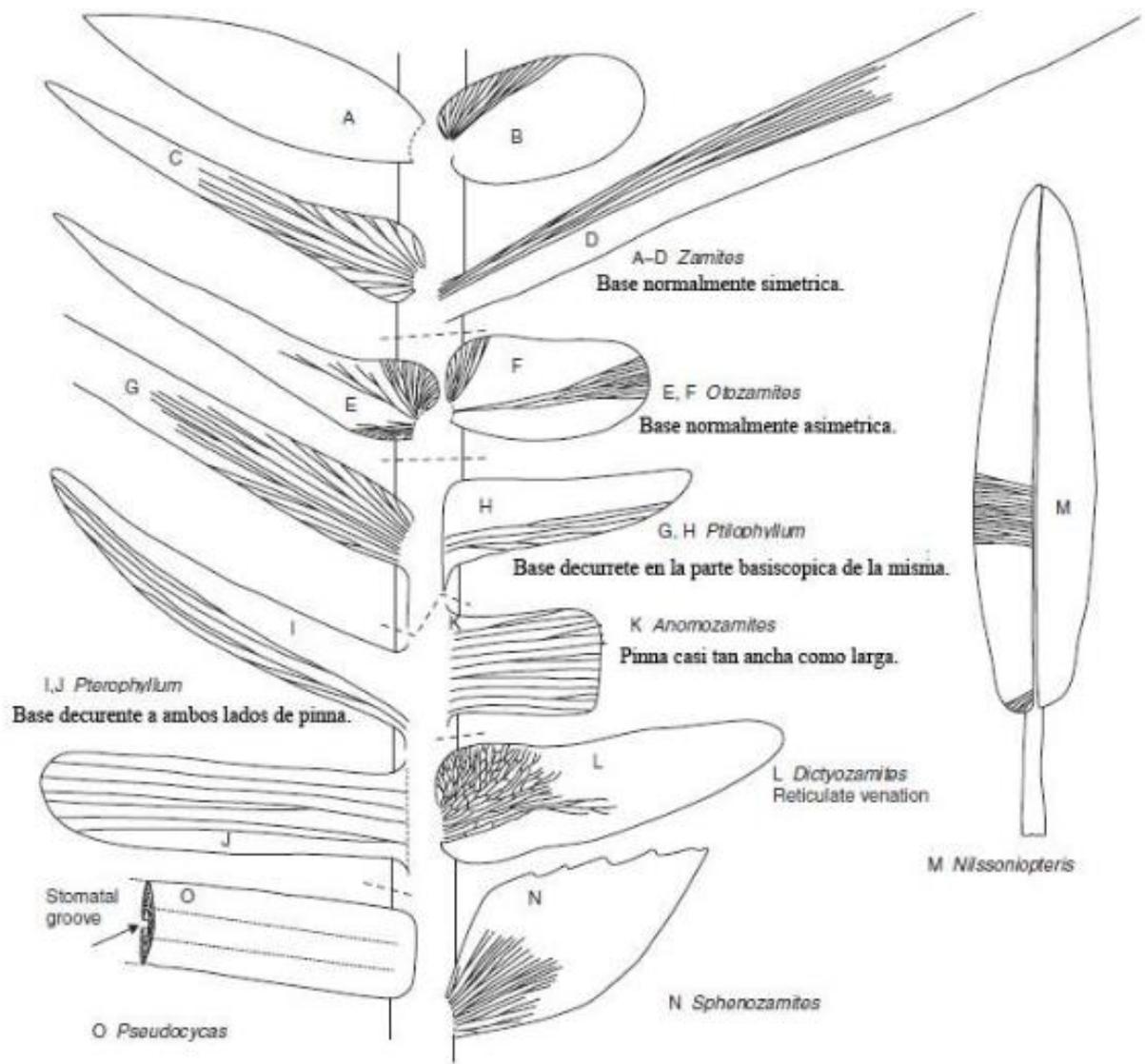


Fig. 4 Imagen que muestra los tipos de bases de la familia Cycadeoidaceae, modificado de Watson y Sincock, 1992

### 3.- Interacciones planta-insecto

Las plantas han evolucionado y se han diversificado hasta ser un grupo de organismos de los cuales dependen una gran cantidad de especies. La vida como la conocemos existe gracias a que las plantas, utilizando la luz del sol, transforman el bióxido de carbono y agua en moléculas orgánicas que los animales consumen (Granados-Sánchez *et al.*, 2008). Las relaciones entre las plantas e insectos son tan antiguas como variadas. Los insectos

herbívoros explotan partes diversas de las plantas, dando lugar a comunidades ricas en interacciones biológicas (Strong y Levin, 1979). Una de las relaciones más importantes es la fitofagia: *phyton* (vegetal) *phagein* (comer) que significa ingestión de vegetales (Camarena, 2009). Los insectos fitófagos se alimentan únicamente de tejidos vegetales y de los materiales biológicos producidos por las plantas como el polen, las esporas o la madera (Pérez-Contreras, 1999). Más de un millón de especies de insectos se alimentan de plantas (Camarena, 2009); sin embargo, autores como Viejo (1996) comentan que esta importancia es exagerada pues de los 29 órdenes de insectos solo nueve tienen una cantidad apreciable de especies fitófagas (tabla 1).

Al ser comida la planta esta genera un proceso de cicatrización, aunque aún no es tan conocido el proceso de cómo logra distinguir entre un daño mecánico y uno por herbivoría (Camarena, 2009). No obstante, se han planteado algunas hipótesis. La primera menciona que insectos y plantas envían señales químicas que determinan el éxito de la interacción, en el que los quimiorreceptores en el cuerpo del insecto miden la disponibilidad de la planta como fuente de alimento, mientras que las células de la planta reconocen y responden al movimiento del insecto, las heridas que produce durante la alimentación y sus secreciones orales (Baldwin *et al.*, 2001). Otra hipótesis menciona que las plantas pueden diferenciar entre heridas mecánicas y herbívora a través de mecanismos desconocidos que evalúan la cantidad y la calidad de los tejidos dañados (Camarena, 2009).

Taxón	Número de Especies	Porcentaje de fitófagos
Coleópteros	387100	35
Himenópteros	116861	11
Lepidópteros	157424	99
Dípteros	159294	29
Hemípteros	103590	90
Ortópteros	24276	99
Tisanópteros	6019	90
Fásmidos	3029	99
Colémbolos	8130	50

Tabla 1. Se muestran los principales órdenes de hexápodos herbívoros y el porcentaje de fitófagos que tiene. Número de especies tomado de Zhang, 2011. Porcentaje aproximado Tomado de Viejo, 1996

#### 4.-Registro fósil de los insectos

El registro fósil ubica a los primeros artrópodos en el Carbonífero Superior, pero es en el Silúrico-Devónico donde pasan al medio continental (Hasiotis y Dubiel, 1995). Los insectos se diversificaron durante el Ordovícico siendo el fósil más antiguo un Archeognatha encontrado en el Emsiense; mientras que los primeros árboles se registran en el Devónico Tardío. Los primeros insectos posiblemente se alimentaron de cianofíceas, algas eucariotas y hongos (Martínez-Delclòs, 1996).

Los hallazgos fósiles de ortópteros y dípteros indican su aparición en el periodo Carbonífero; mientras que los coleópteros, hemípteros, tisanópteros y fásmidos aparecen en el Pérmico; himenópteros durante el Triásico y lepidópteros durante el Jurásico (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018). Viejo (1996) incluye a los colémbolos dentro de los insectos; sin embargo, análisis filogenéticos más recientes los incluyen dentro de Miracrustacea (Regier *et al.*, 2010). El registro fósil de colémbolos indica su origen durante el Devónico (Bellinger *et al.*, 1996-2015). Los colémbolos tienen un hábitat principalmente edáfico y una alimentación de tipo detritívora (García, 2015). Esto indica que para el Jurásico Medio ya se encontraban presentes todos los órdenes actuales de insectos consumidores de plantas, exceptuando en parte a los lepidópteros ya que ellos hacen su aparición en el Jurásico Inferior. La cantidad de familias para los principales órdenes

fitófagos actuales varía durante el Jurásico dependiendo del Orden, pero todos cuentan con representantes: Tisanópteros con una familia; hemípteros, 51 familias; ortópteros, 15 familias; himenópteros, 27 familias; coleópteros, 62 familias; dípteros, 64 familias y lepidópteros, cinco familias (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

A través de la historia encontramos puntos en los cuales las plantas han afectado la radiación de los insectos, un ejemplo claro es la aparición de las angiospermas durante el Cretácico, también se observan puntos muy marcados de extinción como en el Triásico Jurásico (Anderson *et al.*, 1999); sin embargo, esta disminución aparente de insectos en el Jurásico más que deberse a una extinción puede interpretarse como *gaps* producto de la escasez de yacimientos de esta época a nivel mundial (Martínez-Delclòs, 1996). Otra explicación posible podría deberse también a las repercusiones de la extinción entre los periodos Triásico y Jurásico.

En el registro fósil la evidencia de interacción o asociación de insectos herbívoros queda expuesta por las marcas dejadas en las plantas (Horn, 2011). Estas marcas o evidencias son estructuras de diversa forma en diferentes órganos de las plantas, que no están vinculados a los procesos de actividad vital de las mismas plantas o parecido como resultado de actividad externa (Vasilenko, 2005); y se reconocen por la reacción necrótica del tejido en vida, alrededor del sitio dañado. Labandeira *et al.*, (2016), mencionan cuatro criterios explícitos para identificar la herbívora, y distinguir el consumo de tejidos muertos:

- 1) La presencia de callos u otro tejido de reacción que típicamente se expresa como materia oscura encima de los bordes elevados a lo largo de los márgenes cortados de la hoja
- 2) Ocurrencia de características micro morfológicas distintivas de las interacciones que revelarían la presencia de actividad de la boca. Los ejemplos incluirían evidencia de vainas de estilete por un cráter circundante de tejido de reacción, común en la perforación y la succión modernas, o despliegue sucesivo de marcas de masticación parecidas a las cúspides que indican actividad de masticación por un insecto mandibulado.
- 3) Existe la presencia de estereotipias recurrentes en los patrones de daño, tanto en la estructura de cada unidad de daño, como en muchas agallas

- 4) Enfoque preferencial de determinadas especies de plantas, órganos o tejidos, en lugar del típico consumo no selectivo de plantas consideradas atribuibles a daño físico

## 5.-Clasificación de las interacciones planta-insecto

Vialov (1975) propuso una clasificación formal para las interacciones planta-insecto, las cuales incluyó en el Grupo Phagophytichnidea con las siguientes familias:

Phagophytichnidae (escisiones en el tejido de las hojas), Paleominidae (minas en tejidos de hojas), Paleogallidae (agallas) y Paleoovoididae (“huevos” en hojas y otros órganos).

Labandeira *et al.*, (2007), publican una guía de identificación de daños observables en material fósil en la cual incluye daños por hongos y algunos posiblemente causados por bacterias. Esta guía cuenta con 11 clasificaciones diferentes, como agujeros de alimentación, alimentación en el margen, esqueletización, alimentación superficial, perforación y succión, ovoposición, minas, agallas, predación de semillas, daños fúngicos y un grupo *incertae sedis*. En el presente trabajo se utilizarán ambas clasificaciones, a continuación, se explicarán mejor los grupos principales, aclarando que estos grupos principales se subdividen, incluyendo los que Labandeira *et al.*, (2007), clasifican de manera independiente.

### Agallas:

Las agallas pueden ser definidas como formaciones anormales de tejidos u órganos de las plantas causadas por la presencia o actividad de un organismo inductor. Las formas de las agallas pueden presentar una gran variedad que dependen del organismo que las produce; pueden ser alargadas, esféricas, semiesféricas, en forma de clavo, etc. (Fig. 5) “El carácter fundamental de una agalla, que lo distingue de otras numerosas anormalidades que usualmente presentan las plantas, es que la reacción de la planta ante el ataque del organismo extraño incluye sin excepción fenómenos de hipertrofia (crecimiento anormal de las células) e hiperplaxia (multiplicación anormal de las células), asociados al proceso de crecimiento anormal” (Nieves-Aldrey, 1998).

De acuerdo con Kraus (1994) la morfología es muy variada y está relacionada con el inductor:

- 1) Diferentes inductores que actúen sobre un mismo organismo de una especie determinada pueden generar agallas diferentes
- 2) Diferentes tipos de inductores pueden formar agallas estructuralmente similares en un mismo órgano, pero en diferentes plantas
- 3) Las agallas inducidas por un mismo inductor en diferentes generaciones pueden ser diferentes. Así como las agallas del mismo inductor, pero de diferentes sexos pueden tener aspectos morfológicos diversos.

La Cecidología es la disciplina que se ocupa del estudio de las agallas o cecidias, es de ámbito interdisciplinar ya que el estudio de la relación entre la planta-insecto requiere de estudios de muy diversos tipos (Nieves-Aldrey, 1998). Los insectos gallícolas se agrupan en dos grandes grupos, uno que comprende los insectos picadores (tisanópteros, hemípteros y sobre todo homópteros) y otro, 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, 1998).

La agalla más antigua de la cual existe información anatómica y tridimensional más detallada procede del Pensilvánico Superior de Illinois y se encuentra preservada sobre tejido vegetal permineralizado de un helecho arborescente (Labandeira y Philips, 1996).

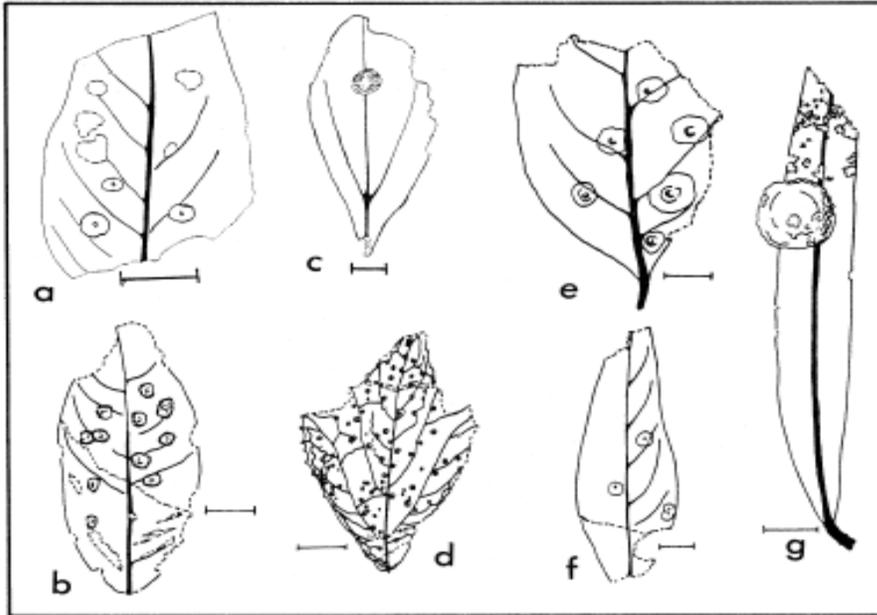


Fig. 5 Modificado de Scott, 1992. Ejemplos de agallas cretáceas en hojas de angiospermas (escala 1 cm). A. Pequeñas cono-agallas en la hoja de angiosperma, Formación Tuscaloosa, EE.UU., Turoniano, B. Pequeñas y medianas agallas en la hoja de angiosperma de la Formación Ripley, Maastrichtiano, Cretácico, EE.UU. C. Grandes agallas en hoja de angiosperma de la Formación Ripley, Maastrichtlano, Cretácico, EE.UU. D. Hoja del angiosperma del Cenomaniano, cretáceo de Vyserovice, Checoslovaquia con pequeñas como-agallas, cada uno con un agujero central de salida. E. Agallas medio-grandes en la hoja de la angiosperma, Formación de Tuscaloosa, E.U.A., Turoniana. F. Hoja de angiosperma con hendidura con orificio de salida central de la Formación Dakota, Cenomaniano, Cretácico. Hoja de angiosperma con largas agallas en bola de la formación de Ripley, Maastrichtiano, cretáceo.

### Minas:

Se les conoce como minas a las excavaciones lineales realizadas por larvas sobre distintos tejidos. Las minas son producidas por insectos que salen de los huevos dentro del tejido de la hoja y en el curso de su desarrollo pasan por etapas de larva, pupa y adulto, donde los huevos generalmente son depositados sobre la superficie o insertados en la hoja (Castro, 1997) (Fig. 6).

Crane y Jarzembowski (1980), mencionan algunos criterios que pueden ser de utilidad para la identificación de minas fósiles.

- a) Huellas de penetración en la hoja, incluyendo marcas de mordedura
- b) Existencia de excretas, a menudo mostrando un aumento de cantidad y tamaño 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
- e) Cámara de pupa o expansión terminal libre de excretas con signos de emersión

“El hábito de minar hojas se ha desarrollado en un grupo de más de 10,000 especies de insectos holometábolos, concentradas en cuatro órdenes: Diptera, Coleoptera, Himenoptera y Lepidoptera (Salvo y Valladares, 2007).

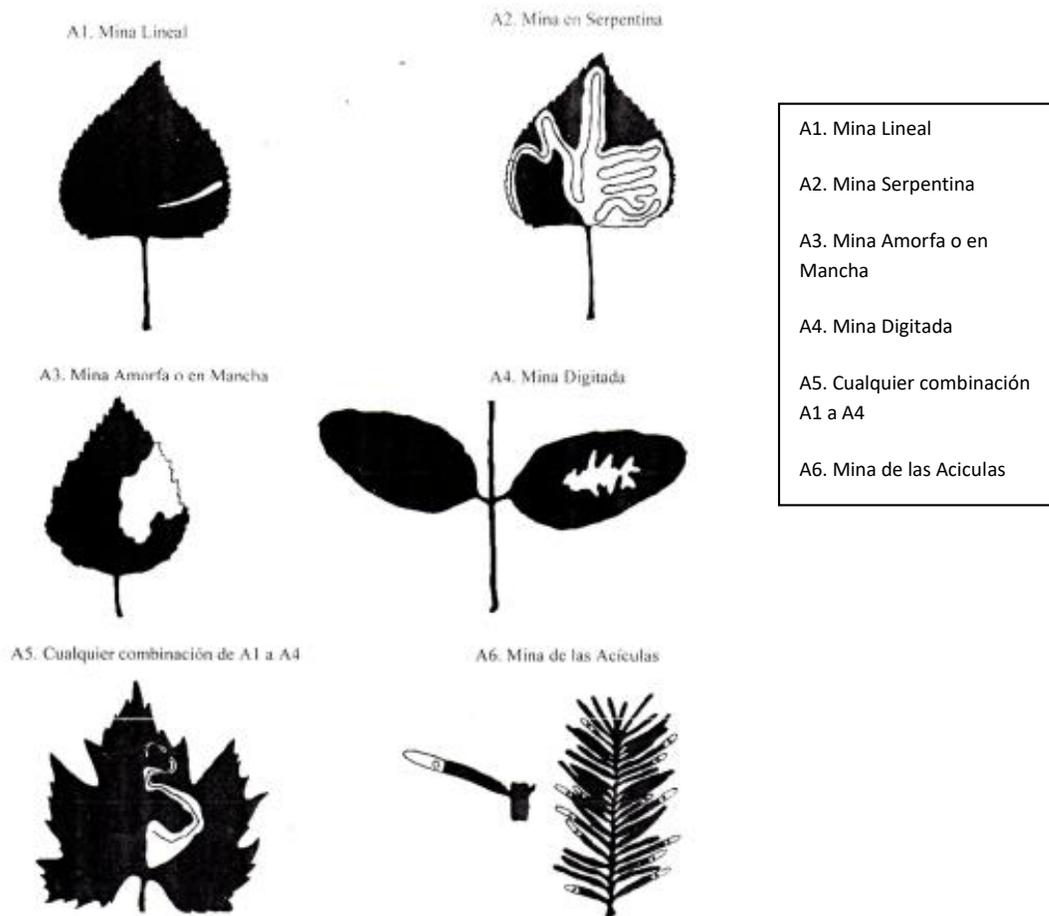


Fig. 6 Diferentes tipos de minas. Tomado de. Galdámez, 2006

### **Escisiones en el tejido de las hojas:**

Para dar una mejor explicación de este tipo de interacción planta-insecto, se ha subdividido e incluido dentro de este grupo a:

- 1) Masticadores expuestos: Se comen los tejidos de las hojas desde fuera, por ejemplo, hojas, flores yemas y brotes. A menudo se pueden ver los daños causados en los márgenes foliares rotos o desiguales. En este grupo se pueden encontrar causantes como coleópteros, larvas de lepidópteros, ortópteros, entre otros.
- 2) Cortadores de la lámina foliar: Generalmente cortan trozos de hojas relativamente grandes o producen pequeñas perforaciones en la lámina foliar. Estos suelen ser los daños más comunes en plantaciones forestales, generalmente son causados por hormigas.
- 3) Esqueletizadores: Esto ocurre cuando los insectos comen selectivamente la lámina foliar dejando la nervadura.

Cabe destacar, que Labandeira, (2007), si hace una separación independiente de estos tres grupos.

Los órdenes tienen patrones claros de alimentación, por ejemplo, los ortópteros hacen agujeros en los bordes de la hoja y los coleópteros son conocidos por masticar los bordes de las hojas en intervalos. La figura 7 muestra la evolución en cuanto a la complejidad de los daños producidos en diversos periodos.

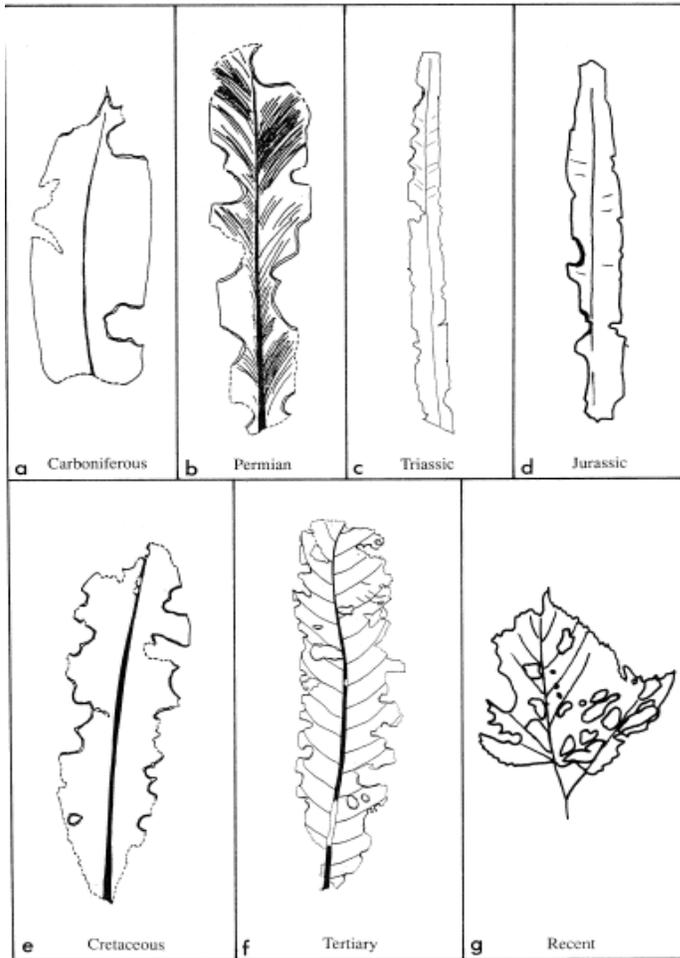


Fig.7. El registro geológico de los tipos de alimentación de hojas. A. Pteridosperma pinnula, *Aleuropteris heuchzerish* daños marginales de alimentación, Carbonífero Superior. X 4. B. *Glossopteris* hoja con trazas de alimentación marginales continuas. X 1. C. Rastro de alimentación marginal en *Taeniopteris angustifolia*, Triásico de Alemania. x. D. Rastro continuo de alimentación marginal, hoja de ciprés, Jurásico Medio. E. Marginal y trazas no marginales de alimentación en la hoja de angiospermas, Maastrichtiano. X 1a. F. Hoja de angiosperma con trazas de alimentación marginales, no marginales e interrumpidas. Eoceno Medio. X 1. G. Follaje de un árbol de cal (*Tilia* sp.) Comido por larvas de la polilla del invierno. Magn.x. T. Modificado de Scott, 1992.

### Oviposición:

La oviposición se puede distinguir de las otras interacciones, ya que típicamente se muestran cicatrices lineales a lenticulares con orientaciones y distribuciones estrechamente relacionados con el patrón de venación de la planta huésped (Labandeira *et al.*, 2007).

Existen dos tipos de oviposición la endofítica y la exofítica. En el caso de la exofítica el insecto al poner los huevecillos agrega una sustancia conocida como mucus la cual los

recubre y puede preservarse durante la fosilización. La oviposición endofítica está representada por huevos solitarios dentro de los tejidos de la planta depositados por animales con ovopositor, si se conduce a un proceso de creación biliar, estas deben de considerarse dentro del grupo Paleogallidae (Vasilenko, 2005). La evidencia de oviposición en los fósiles, se reconoce externamente por la presencia de cicatrices en las hojas debido a la reacción del tejido en respuesta al estímulo, y/o por los daños que producen las estructuras que conforman el ovipositor, del cual también pueden hallarse algunas partes sueltas (Labandeira, 2002); (Horn, 2011). La oviposición se ha registrado en algunos grupos vegetales del Mesozoico como los descritos por Van Konijnenburg-van Cittert y Schmeiner (1999) en *Podozamites* y en algunos Ginkgoales.

## **6.- Especialización alimenticia de insectos fitófagos**

La diversidad de los insectos fitófagos se encuentra influenciada por la arquitectura de la planta: su tamaño, su forma de crecer y la variedad de recursos presentes en la misma (Lawton y Schroder, 1977). Es por esto que los árboles cuentan con una mayor cantidad de insectos herbívoros que los arbustos, los cuales a su vez tienen más que las herbáceas (Strong y Levin, 1979).

Los insectos también muestran especialización a los sitios de alimentación, los insectos minadores viven y se alimentan en su estado larvario entre la epidermis superior y la inferior, devorando tejidos del parénquima. Además, las especies minadoras a menudo muestran predilección por determinadas partes de las hojas (Pérez-Contreras, 1999). El “principio de elección de hospedador de Hopkins”, sugiere que la experiencia larvaria obtenida en una especie de planta hospedadora incrementa la preferencia por esa planta como alimento y/o sustrato de oviposición en el adulto (Hopkins, 1917).

Es sabido que los herbívoros con rangos de hospedador estrechos normalmente muestran una preferencia por hojas jóvenes. Las hojas jóvenes son generalmente más nutritivas (Slansky, 1985), pero a la vez más tóxicas, que las maduras (Cates, 1980).

Los insectos también pueden cambiar sus patrones alimenticios a lo largo de su desarrollo, sus necesidades nutricionales no permanecen constantes durante su ontogenia (Pérez-Contreras, 1999).

El clima juega un papel fundamental en el crecimiento y desarrollo de las plantas, que a su vez interfiere directamente con el tipo de insecto que se puede encontrar, así como en su tamaño; la longitud media del cuerpo de los insectos es de 4 mm y el total de recursos requeridos obviamente varía con el tamaño del herbívoro (Pérez-Contreras, 1999).

## **7.- Estrés hídrico**

Diferentes factores ambientales entre ellos el clima, son los encargados de controlar la distribución de especies de plantas y animales en el planeta, quienes sufren alteraciones para poder adaptarse a las diferentes condiciones de su entorno. En el presente tenemos una gran diversidad de climas a nivel mundial; sin embargo, en el pasado esto era diferente, debido a que los continentes actuales se encontraban unidos formando un sólo supercontinente, la Pangea. Durante el Jurásico, y debido en parte a esta unión de continentes, el clima tenía condiciones de invernadero lo cual se interpreta como temperaturas de 10° C más altas que las de la actualidad, esto y debido a la ausencia de masas de hielo provocaban un clima generalizado como cálido y húmedo (Diéguez, 2003; Pinheiro *et al.*, 2016). Además, no se contaba con un gradiente latitudinal que afectara la distribución de plantas e insectos. Sin embargo, como en la actualidad, se podrían haber formado zonas de microclimas diferentes, es por esto que debemos considerar la zona en la cual se encontraba México durante el Jurásico, pues si bien actualmente existen afloramientos fósiles en ocho estados, hay que recordar que la geografía ha cambiado de manera contundente (Silva-Pineda, 1978).

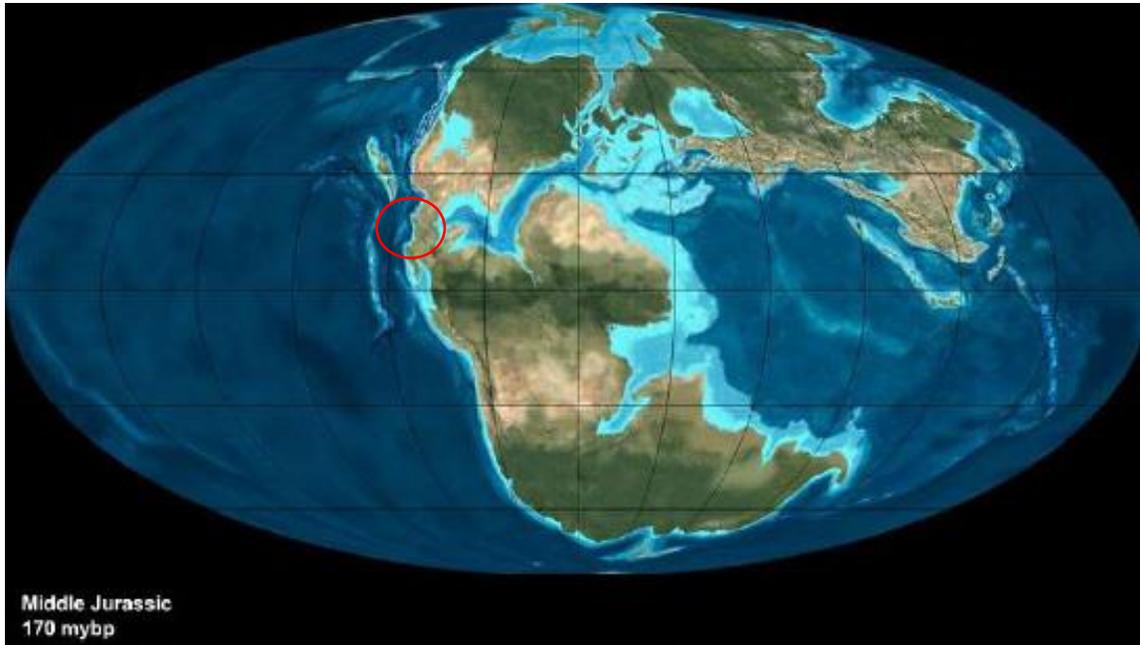


Fig. 8. Mapa en el Jurásico Medio. En el círculo se observa el área donde se encontraría México

Para este Periodo la disposición espacial en la que se encontraba México era diferente a la actual, ya que se encontraba ubicado en la Pangea ecuatorial occidental (Fig. 8). La figura 9 muestra una reconstrucción de México durante el Jurásico Medio, periodo en el cual ya se observa una mayor fragmentación de Pangea. Podemos observar como los bloques de tierra emergida han cambiado de posición, ejemplo de esto es que para el Jurásico Tardío el bloque de Yucatán rotaría en sentido anti horario hasta su posición actual (Martini y Ortega Gutiérrez, 2018). En este periodo México se encontraba bajo la influencia de dos procesos geodinámicos diferentes: 1) el Sistema Atlántico Mesozoico de México, que ocupa los dos tercios orientales del país y predominantemente influenciado por la ruptura de Pangea y la consecuente apertura del Océano Atlántico, y 2) el Sistema Mesozoico del Pacífico de México, que está expuesto a lo largo de su margen occidental y fue controlado por la subducción de la placa Farallón debajo del margen del Pacífico de América del Norte. Esta fragmentación y apertura del Golfo de México provocaría un sistema de cuencas hidrológicas durante el Jurásico (Martini y Ortega Gutiérrez, 2018).

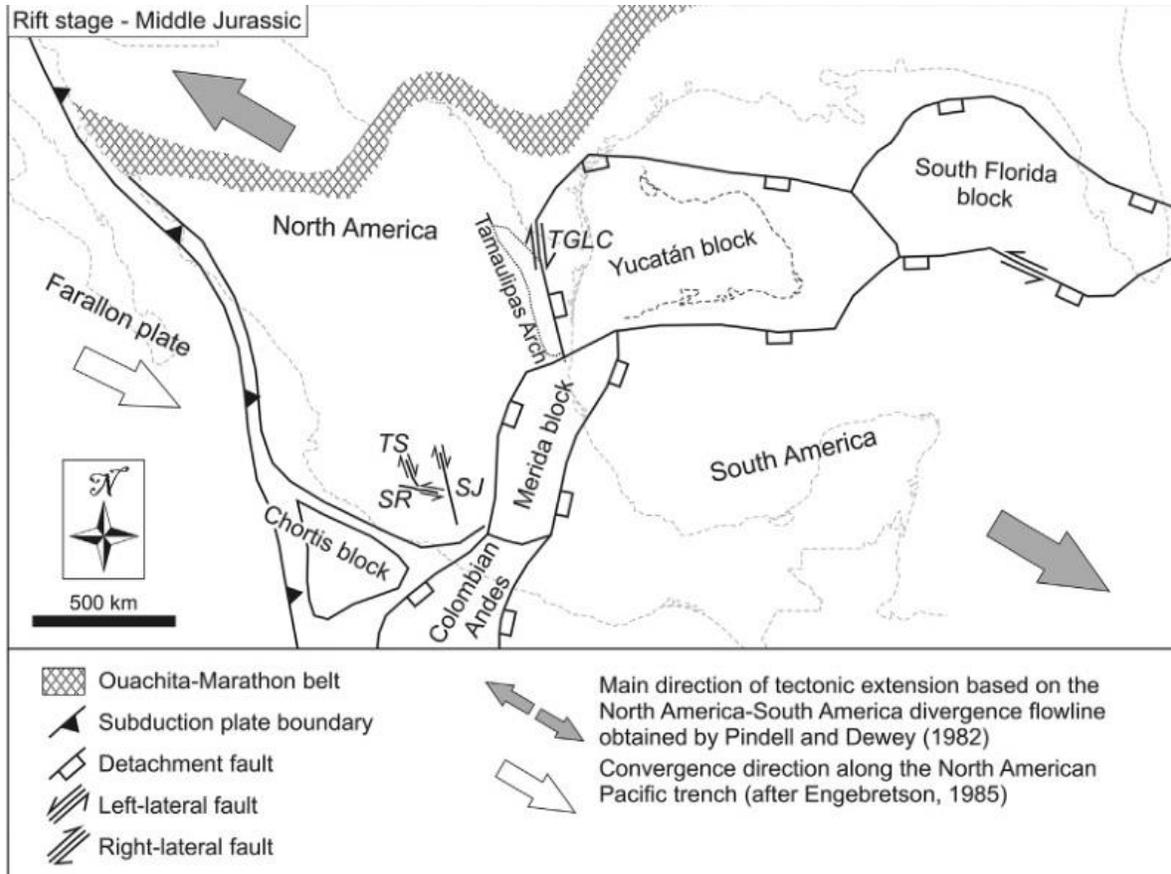


Fig. 9. México durante el Jurásico Medio. Tomado de Martini y Ortega-Gutiérrez, 2016

Estas cuencas hídricas, se piensa pudieron actuar como barreras y repercutir en el tipo de comunidades que se desarrollaron en el Jurásico, ya que pueden modificar factores como la temperatura y la precipitación. Estos a su vez, se relacionan con el área foliar, ya que la superficie de la lámina de las hojas, los tricomas, estomas, etc. son estrategias que les permiten controlar y disminuir la evapotranspiración (Ortiz *et al.*, 2013). Ortiz *et al.*, (2013), realizaron un estudio del área foliar en siete localidades y concluyeron que las plantas que predominaron durante el Jurásico en el Terreno Mixteco se habrían desarrollado en climas de secos a húmedos con escasas lluvias marcados por estrés hídrico durante algún tiempo en el año.

El estrés hídrico se da cuando la demanda de agua es más grande que la cantidad disponible durante un periodo determinado de tiempo o cuando su uso se ve restringido por su baja calidad. Para afrontar estas situaciones de estrés las plantas actuales tienen 3 posibles opciones: escapar, evitarlo o tolerarlo (Valladares *et al.*, 2004) (Fig. 10)

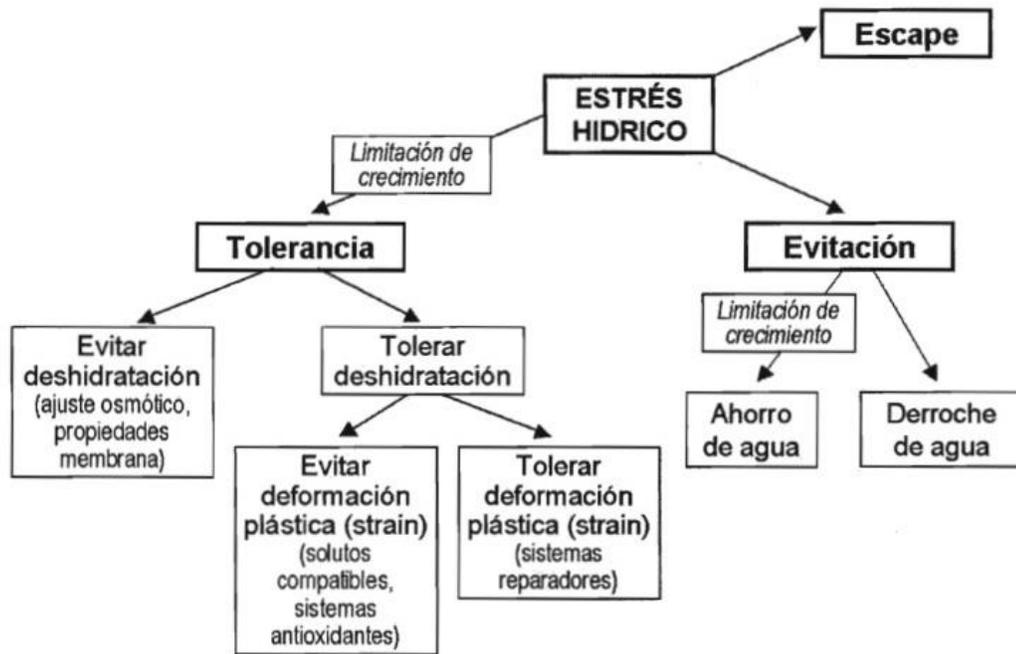


Fig. 10. Posibles repuestas para el estrés hídrico. Tomado de Valladares *et al.*, 2004

La demanda de agua afectará las interacciones planta-insecto, debido a los cambios que ocurren en los metabolitos primarios y secundarios de las plantas (Leimu *et al.*, 2012). Las concentraciones de compuestos basados en nitrógeno aumentan bajo condiciones de sequía moderada (Mattson y Haack, 1987; Gutbrodt *et al.*, 2011). Esto proporciona a los insectos una mayor calidad en los alimentos, mientras que se espera que los compuestos secundarios de defensa aumenten en condiciones moderadas de sequía y disminuyan bajo un fuerte estrés por sequía (Herms y Mattson, 1992). Los estudios que han examinado las interacciones planta-herbívoro bajo condiciones de limitación de agua han sido poco concluyentes ya que mientras algunos reportan el aumento de los herbívoros especializados (Haugen *et al.*, 2008; Gutbrodt *et al.*, 2011); otros no han encontrado algún tipo de efecto (Khan *et al.*, 2010).

## ANTECEDENTES

Debido a la baja mineralización del exoesqueleto de los artrópodos, hallarlos en el registro fósil es una tarea muy complicada. Sin embargo, se puede confirmar su existencia con restos indirectos dejados por ellos al alimentarse en hojas y troncos, permitiéndonos ampliar el conocimiento de las cadenas tróficas en aquel tiempo y a poder entender mejor su paleo ambiente.

Algunos trabajos elaborados a nivel mundial referentes a la interacción planta-insecto en el periodo Jurásico son:

- Van Konijnenburg-van Cittert y Schmeiner (1999), registraron marcas de huevos por endoposición en hojas de Ginkgoales y en *Podozamites* probablemente hechas por libélulas (Odonata) durante el Jurásico Inferior de Bavaria.
- En China (Pott *et al.*, 2012) hacen un análisis de los tricomas de *Anomozamites* como fuente de defensa ante la depredación en el Jurásico Medio.
- En Sri Lanka, existe evidencia de presencia de alimentación de hojas por insectos que habitaron el ecosistema del Jurásico (Edirisooriya y Dharmagunawardhane, 2013).
- Más recientemente Stephen (2015), revisó hojas fósiles de Australia encontrando diversos tipos de interacción.
- El presente trabajo se elaboró en localidades que corresponden a una edad jurásica, donde se ha observado este tipo de interacción con gimnospermas. Lozano-Carmona (2012), menciona la existencia de galerías de descortezadores en la Formación Zorrillo-Taberna.
- Velasco *et al.*, (2015) detectaron seis interacciones tres de alimentación en el margen y tres minas en algunos ejemplares de *Zamites* y *Otozamites* en la localidad Otlaltepec.
- Pinheiro *et al.*, (2016) hace un análisis a través del tiempo de cómo se relaciona la cantidad de dióxido de carbono y oxígeno, con la cantidad de herbivoría, aunque menciona la poca existencia de registros para el Mesozoico.

Los estudios en México que muestren las interacciones planta insecto en el Periodo Jurásico son casi nulos y en esto radica la importancia de este proyecto.

## OBJETIVOS

### General:

- Identificar las interacciones planta-insecto en hojas fósiles del Jurásico en el Terreno Mixteco de la Colección de la FES Zaragoza.

### Particulares:

- Determinar los tipos de interacción que se presentan en los diferentes géneros de gimnospermas.
- Analizar y explicar si se correlaciona la abundancia de plantas de un género y las interacciones presentadas.
- Identificar el orden de insecto que pudo ser el causante de la interacción y si presentó alguna especialización a la planta afectada.
- Seleccionar un género para intentar medir el estrés hídrico y analizar si esto influye en la interacción planta-insecto.

## ZONA DE ESTUDIO

En los estados de Puebla, Oaxaca, Guerrero se localizan formaciones del Jurásico con registro de gimnospermas (Bennettitales, coníferas, ginkgoales, etc.). Las formaciones del Jurásico Inferior: Rosario y Cuarcitica Cualac y del Jurásico Medio F. Tecomazuchil, Zorrillo-Taberna indiferenciadas y el Grupo Tecocoyunca son las estudiadas. Se trabajó con material existente en la Colección de Paleontología de la Carrera de Biología de la FES Zaragoza, además de material obtenido en nuevas recolectas (Fig. 9).

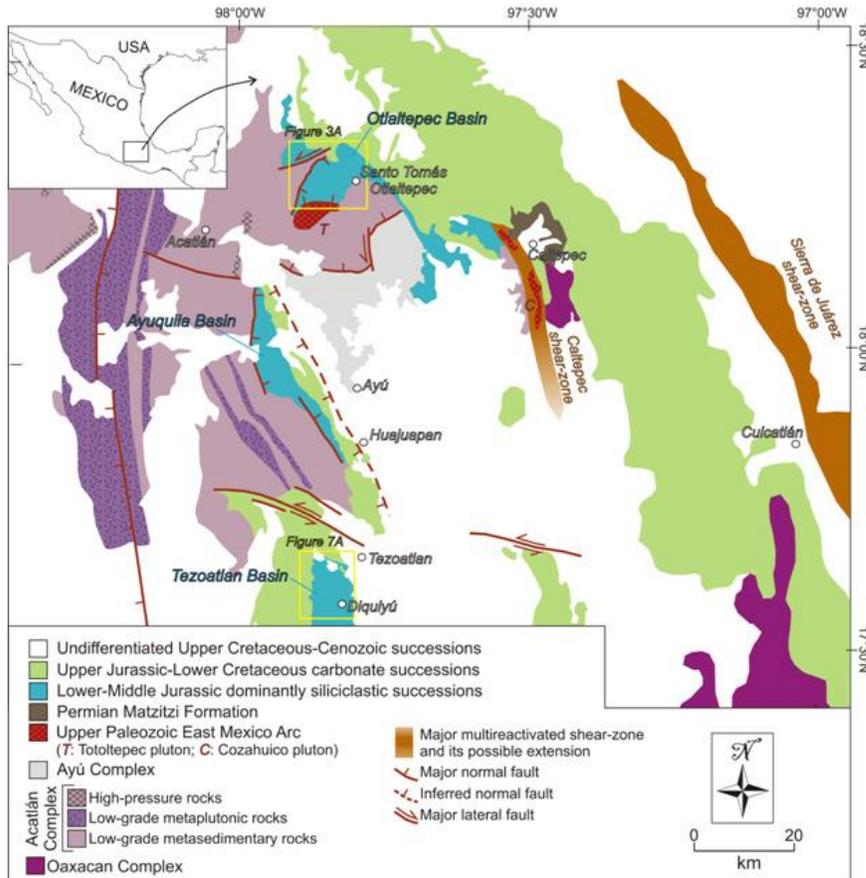


Fig. 9 Mapa geológico donde se muestran la localización y extensión de las cuencas sedimentarias del Jurásico en los estados de Guerrero, Puebla y Oaxaca. En la Cuenca de Ayuquila se localizan las formaciones Ayuquila y Tecamazuchil. Tomado de Zepeda, 2017

## Jurásico Inferior

La localidad Rosario Nuevo presenta las coordenadas geográficas  $17^{\circ} 36' 8.5''$  N;  $97^{\circ} 50' 41.4''$  O. En esta localidad afloran estratos de la formación Rosario asignada al Jurásico Inferior, se localiza en la parte central de la cuenca de Tlaxiaco. Erben (1956) la incluye dentro del grupo Consuelo y está formada por conglomerado grueso a fino interestratificado con arenisca conglomerática fina (Zepeda, 2017). Jiménez-Rentería (2004) la define como una facie carbonosa, diferente a la Formación Conglomerado Prieto; sin embargo, ambas descripciones son informales. La formación ha sido interpretada por Durán-Aguilar (2013) como un ambiente de alta energía donde predominan los flujos de detritos y dunas

fluviales. Las impresiones fósiles se encuentran mal preservadas en areniscas de grano medio y con mayores detalles en lutitas (Fig. 10).

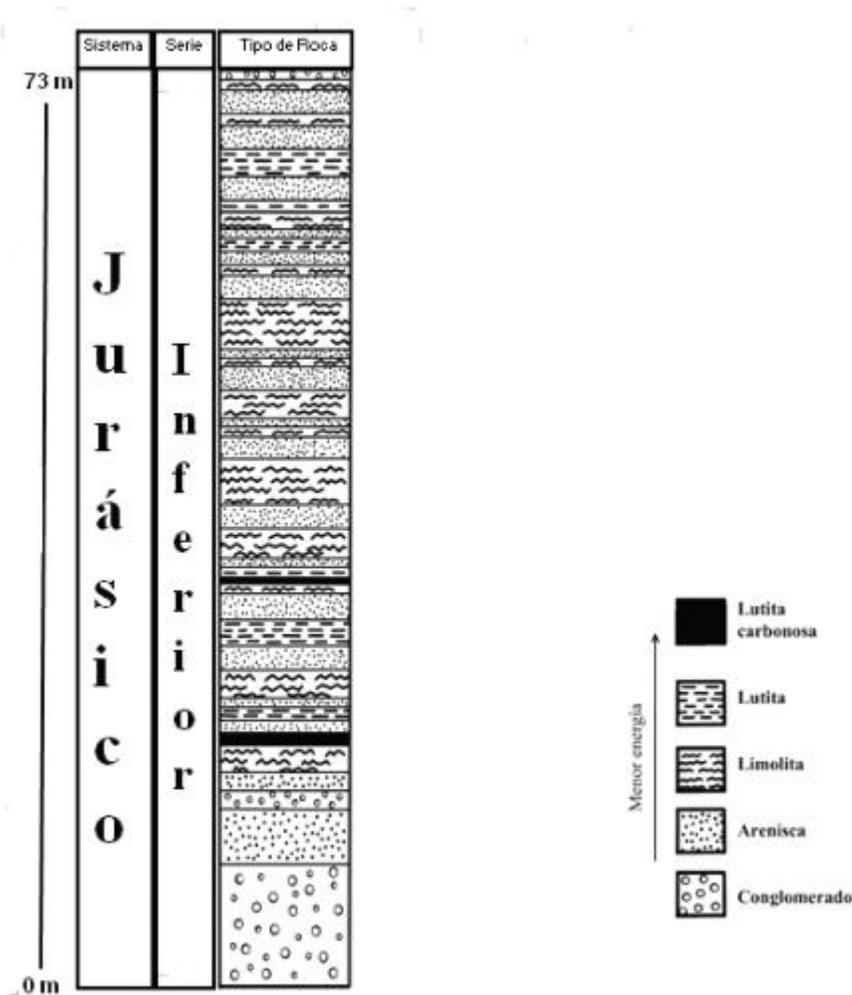


Fig. 10 Columna estratigráfica de la formación Rosario. Tomada de Aguilar, 2004.

La localidad Rosario Nuevo tiene las coordenadas  $17^{\circ} 36' 8.5''$  N;  $97^{\circ} 50' 41.4''$  O, y en ella se registra la formación Cuarcítica Cualac llamada así originalmente por Guzmán (1950). Posteriormente Erben (1956) la designó informalmente como Conglomerado Cualac y la incluyó dentro del grupo Consuelo; sin embargo, Jiménez-Rentería (2004) propone de manera informal nuevamente el cambio de nombre a Cuarcítica Cualac. Esta es una alternancia progradante de estratos masivos de 2.5 a 3m de espesor de conglomerado, brecha y arenisca cuarcítica, está formada por fragmentos de cuarzo blanco de forma subángulos a subredondeado de tamaño variable (1-5 cm), en ocasiones se intercalan

arenisca, limolita y lutita. Guzmán (1950) propone una edad de Triásico -Jurásico temprano, mientras que Jiménez-Rentería y Rueda-Gaxiola (2002) asignan una edad de Jurásico temprano (Pliensbachiano)-Jurásico Medio (Aaleniano) (Fig. 11).

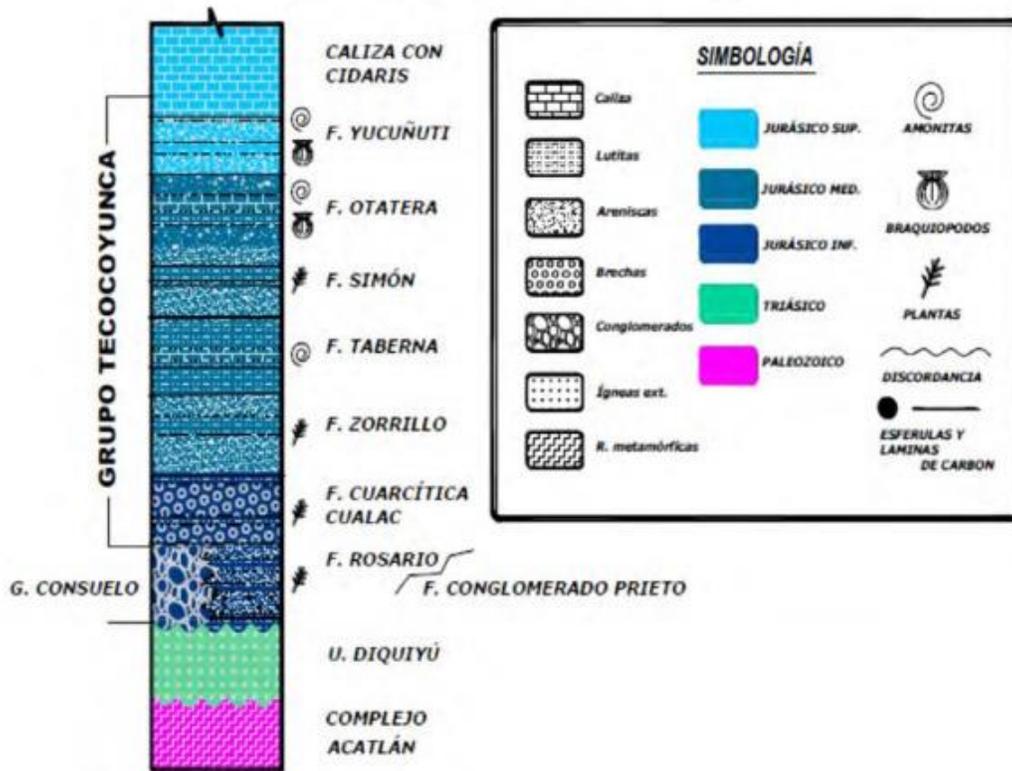


Fig. 11 Columna estratigráfica de área de Tezoatlán, la cual muestra la formación Cuarcítica Cualac. Tomado de De Anda, 2008.

La localidad Encinar de Castro se localiza al noroeste de Oaxaca cerca del poblado de Rosario Nuevo, pertenece también a la Formación Cuarcítica Cualac y se encuentra en las coordenadas geográficas  $17^{\circ} 36' 27.3''$  N;  $97^{\circ} 51' 0.1''$  O. Esta localidad no ha sido aún muy estudiada.

### Jurásico Medio

La localidad Cañada Alejandro (Fig. 12), pertenece a la formación Zorrillo Taberna indiferenciadas (Flores B.M.A., 2014), su localidad tipo se encuentra en la Loma del Zorrillo, en la Barranca del Carrizo al noreste de San Juan Diquiyú, Tezotlán Oaxaca. Erben en 1956 de manera informal también la incluye dentro del grupo Consuelo y

menciona que su litología está compuesta de areniscas de grano fino a mediano, limolita con estratificación cruzada y diagonal con estratificación delgada, en la parte superior se encuentra arenisca de grano fino con estratificación muy delgada, así como lodolita y limolita en concreciones calcáreas. Los fósiles se encuentran en el anticlinal con un espesor de 12 m, (Fig. 13), los estratos tienen una inclinación de  $20^{\circ}$  a  $30^{\circ}$ , en los cuales se observan pliegues en chevron debido a movimientos bruscos.



Fig. 12 Mapa de ubicación de la localidad. Tomado de Flores B.M.A., 2014.

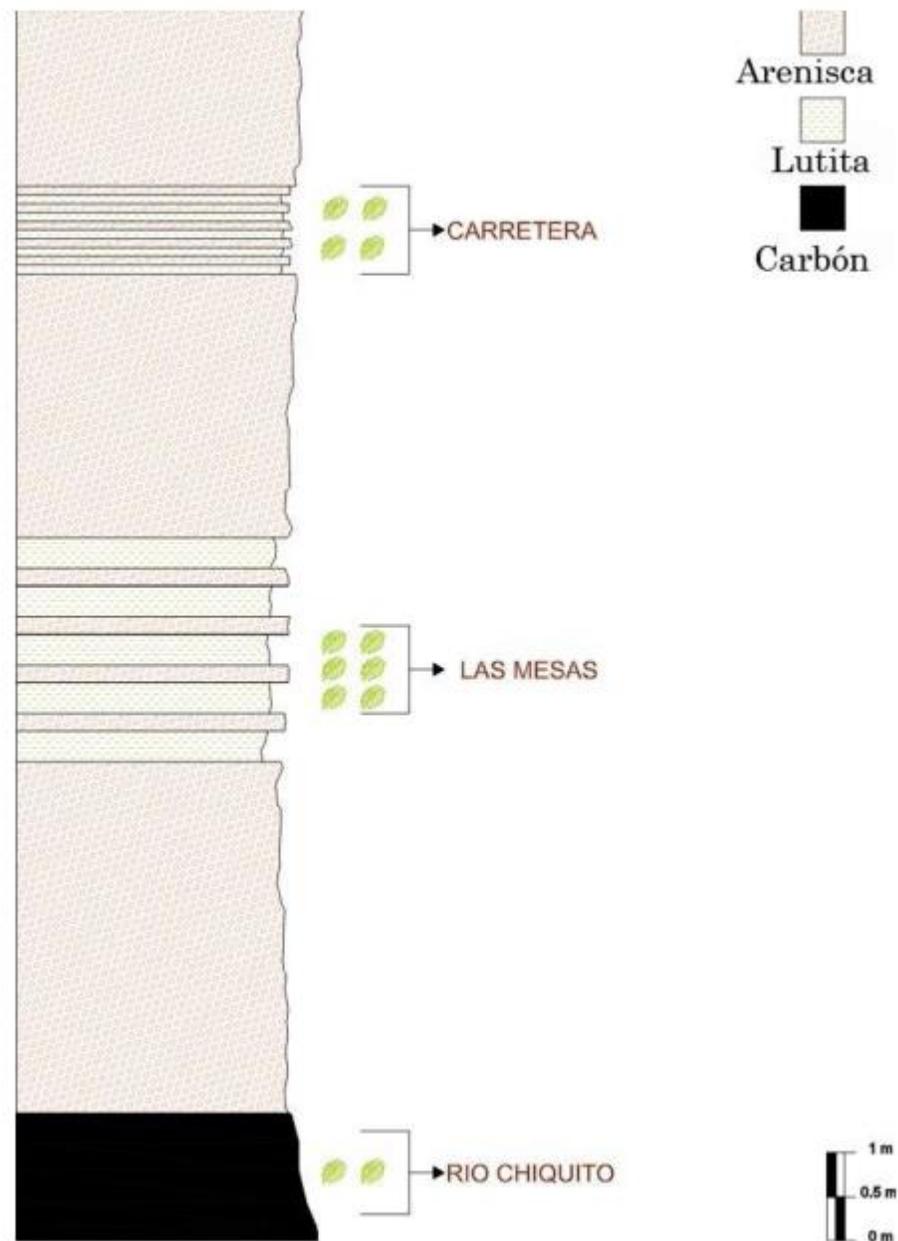


Fig. 13 Columna estratigráfica de la localidad Cañada Alejandro. Tomado de Flores B.M.A., 2014.

La localidad Río Ñumi pertenece a la formación Zorrillo Taberna indiferenciada, se localiza a 7.3 Km al Noroeste de la Heroica Ciudad de Tlaxiaco, en el estado de Oaxaca (Fig. 14). La columna estratigráfica tiene un espesor de 305 m a partir del contacto con el Conglomerado Ñumi, y está formada por areniscas intercaladas con lutitas. El tamaño de los clastos varía entre arenas finas y gruesas, con estructura subangular en su mayoría (Corro-Ortiz y Ruiz-González, 2011) (Fig. 15).

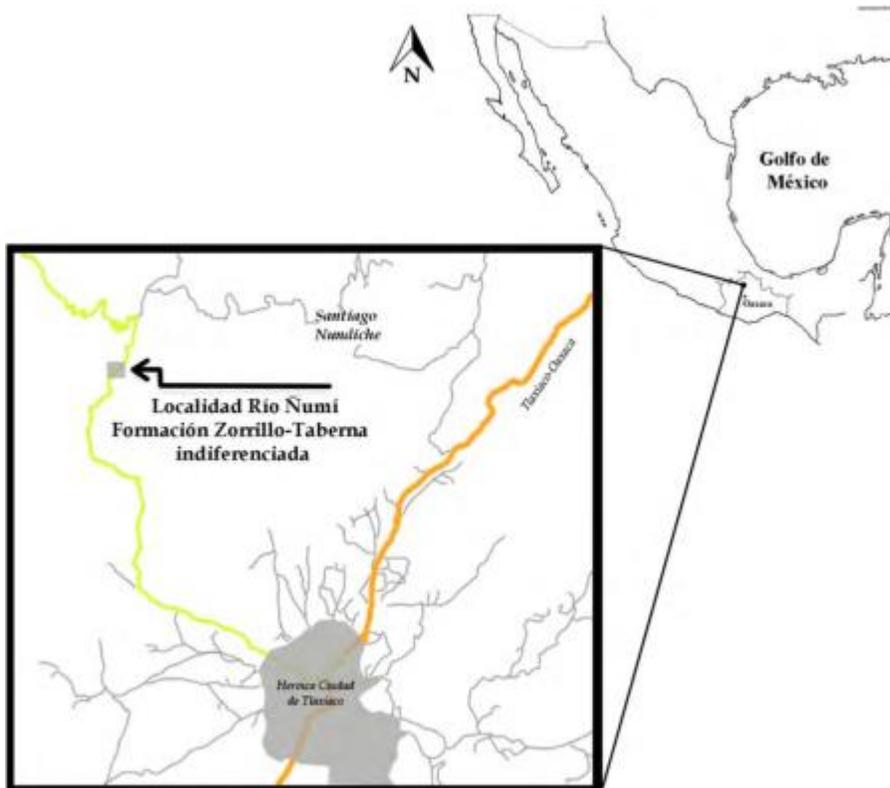


Fig. 14 Ubicación Río Ñumi. Tomado de Lozano-Carmona, 2012.

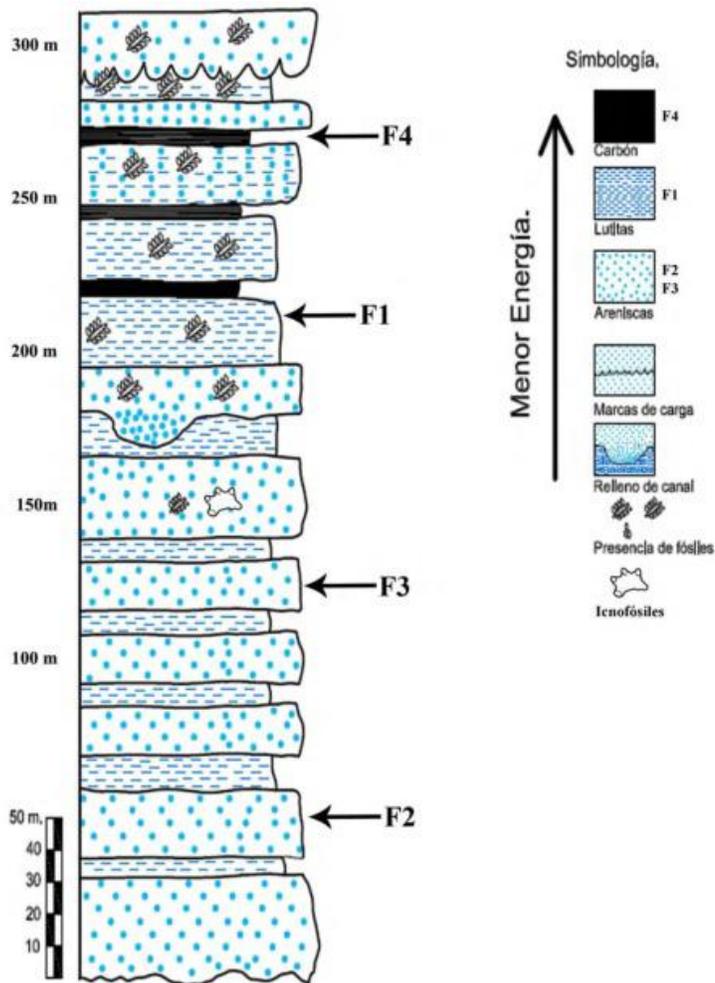


Fig. 15 Columna estratigráfica medida en las márgenes de Río Ñumi. Tomado de Lozano-Carmona, 2012.

En la localidad Rosario Nuevo aflora también la formación Zorrillo la cual constituye una unidad informal, sobryace concordantemente al Conglomerado Cualac y subyace concordantemente a la formación Taberna (Guzmán, 1950). De acuerdo con Erben (1956), el espesor varía entre 20-80 m y está constituida por arenisca de grano fino y mediano, limolita con estratificación cruzada y diagonal con estratificación delgada, así como lodolita y limolita con concreciones calcáreas. En la Figura 16 se muestra la secuencia de las formaciones en la barranca de Rosario Nuevo.

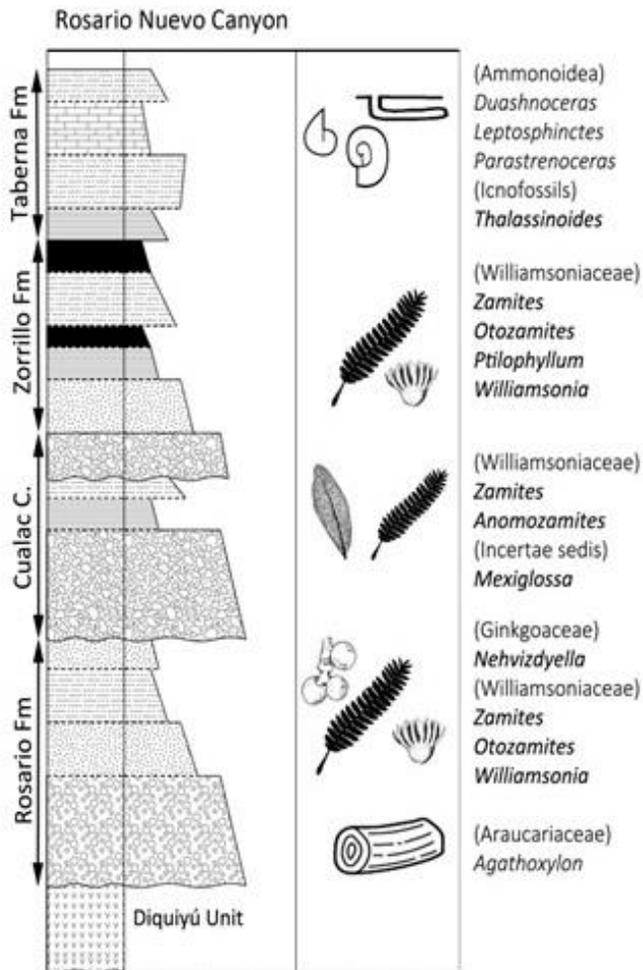


Fig. 16 Columna estratigráfica general de las Formaciones que se encuentran en la localidad Rosario Nuevo. Tomado de Martini *et al.*, 2017.

También se revisó material de tres localidades al noroeste de Guerrero, pertenecientes al Grupo Tecocoyunca. El afloramiento está formado por la estratificación de lutita intercalada con arenisca, con presencia de lentes de carbón interestratificados con la lutita; con granos de medio a fino. En la litología de la columna se encuentran cuarzoarenitas, ortoconglomerados de cuarzo y con menor cantidad arcosa con horizontes de lutita carbonosa y carbón, los clastos de la columna son subangulosos a subredondeados dominados por cuarzo dando un aspecto de madurez textural media. Los ejemplares fósiles estudiados en esta formación corresponden a tres localidades; sin embargo, en el presente

trabajo se realizarán los análisis correspondientes juntos, ya que se encontraron muy pocos ejemplares con interacción planta- insecto, así mismo debido a la situación informal en la que se encuentra esta formación. Las localidades estudiadas son tres: La Carretera con coordenadas 17° 35' 48" N, 98° 44' 35" O. La Barranca 17° 35' 10.8" N, 98°45' , 5,5" O. y Tres Caminos 17° 35' 54" N, 98° 44'35.9" O (Martínez, P. y Osvaldo, D., 2015) (Fig. 17).

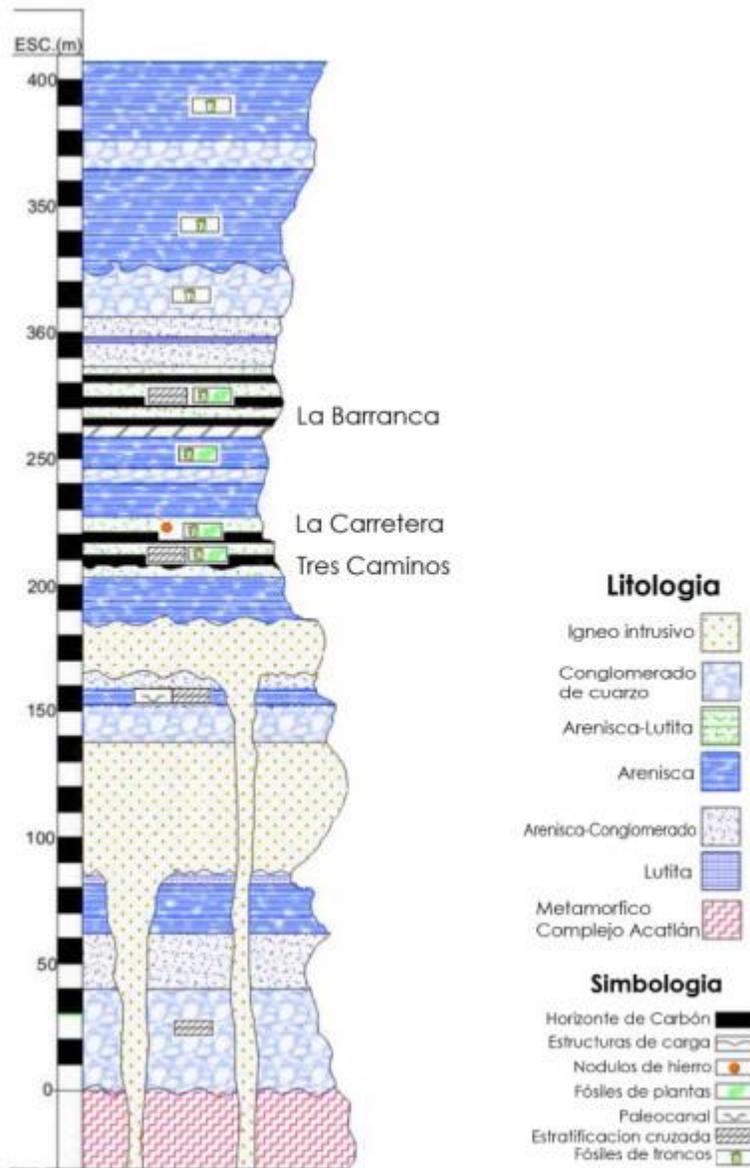


Fig. 17 Columna estratigráfica donde se ubican las localidades. Tomado de Martínez, P. y Osvaldo, D., 2015.

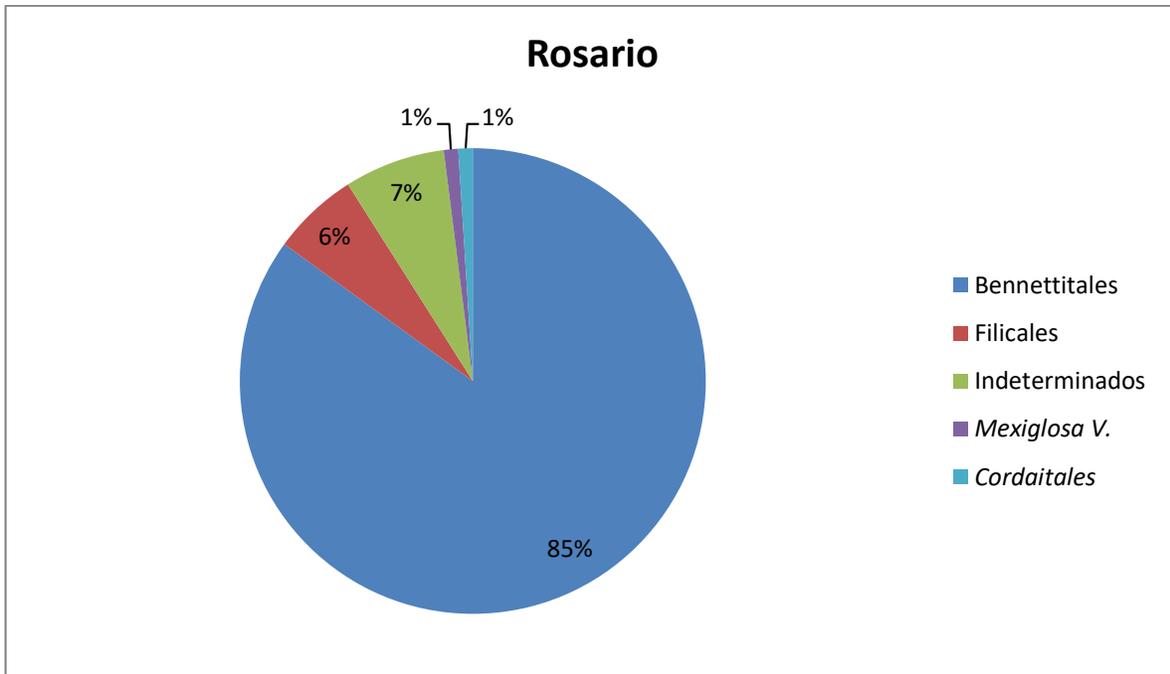
## MÉTODO

Se revisaron las hojas fósiles depositadas en la colección de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza (formaciones Rosario, Zorrillo Taberna indiferenciada, Zorrillo, Cuarcítica Cualac y Grupo Tecocoyunca). Se identificaron aquellas con muestras de interacción planta-insecto ayudándose con literatura especializada (Labandeira *et al.*, 2007; Vialov, 1975); posteriormente se determinó y agrupó el material de acuerdo con el tipo de interacción que presentaba. Se tomaron fotografías con una cámara de alta resolución de marca Nikon. Se elaboraron gráficas para medir la riqueza de plantas y géneros en las diversas localidades y en el caso de la localidad Rosario Nuevo perteneciente a la formación Zorrillo, se identificó y elaboró una base de datos, utilizando literatura especializada (Silva-Pineda, 1969). Los ejemplares con el acrónimo CFZ (colección FES Zaragoza) seguidos por la formación y número, quedaron resguardados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza UNAM. Para identificar si estaba relacionado el porcentaje de interacción con el estrés hídrico se utilizó el género *Otozamites hespera*, ya que se encuentra en todas las localidades. A las hojas se les midió las pinnas centrales de mayor tamaño, cinco ejemplares por localidad (dos localidades por edad), se sacó el área foliar utilizando la fórmula  $LxAx0.66$ , se obtuvo la media por localidad y se analizó y comparó entre ellas.

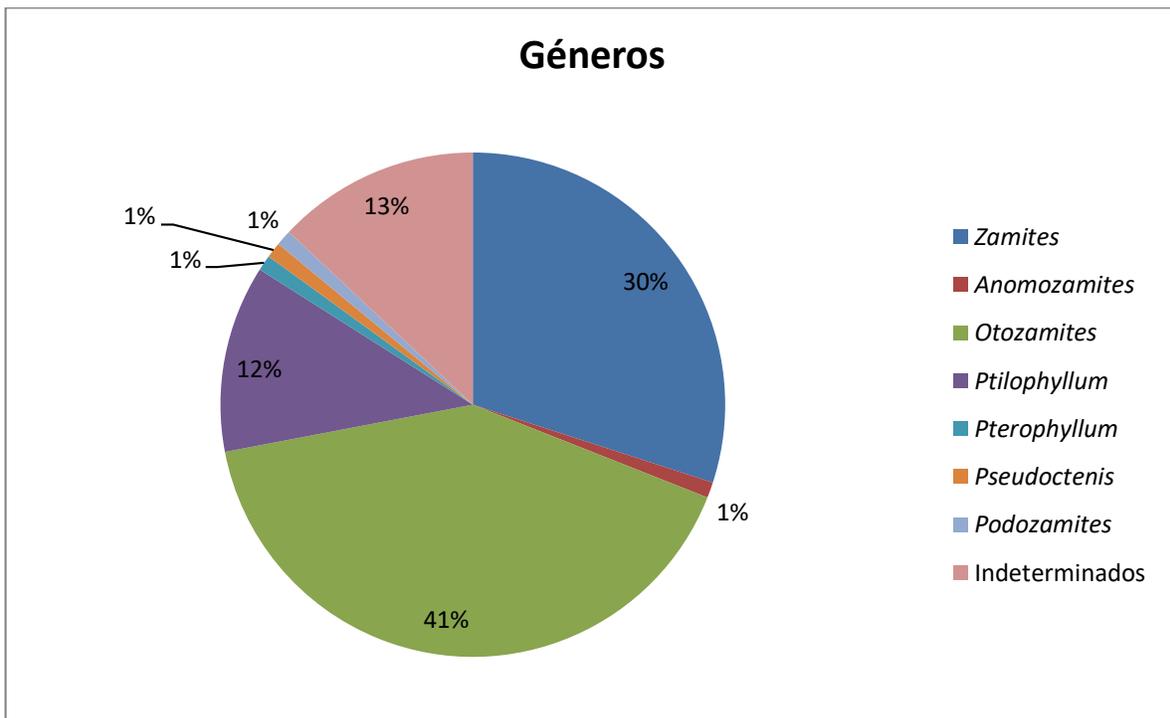
## RESULTADOS

### 1.-Localidad Rosario Nuevo Formación Rosario (Jurásico Inferior)

Se revisaron en su totalidad los fósiles de la colección de la FES Zaragoza que corresponden a la localidad Rosario, la cual cuenta con 208 rocas con fósiles, en las que se encontraron cinco interacciones lo cual representa que el 2.4% de los fósiles estudiados tuvieron algún tipo de interacción. De estos, dos se encontraron en hojas de *Zamites Brongniart*, dos en *Otozamites Braun* y una en un ejemplar indeterminado. De los tipos de interacción la más abundante fue la alimentación en el margen con tres ejemplares y dos en minas. La gráfica 1 muestra el porcentaje de órdenes presentes en la localidad. Las interacciones han sido encontradas en el orden de las Bennettitales que tiene una representatividad del 81% (gráfica 2).



Gráfica 1 Porcentaje de abundancia de los grupos presentes en la localidad



Gráfica 2 Porcentaje de abundancia de los géneros



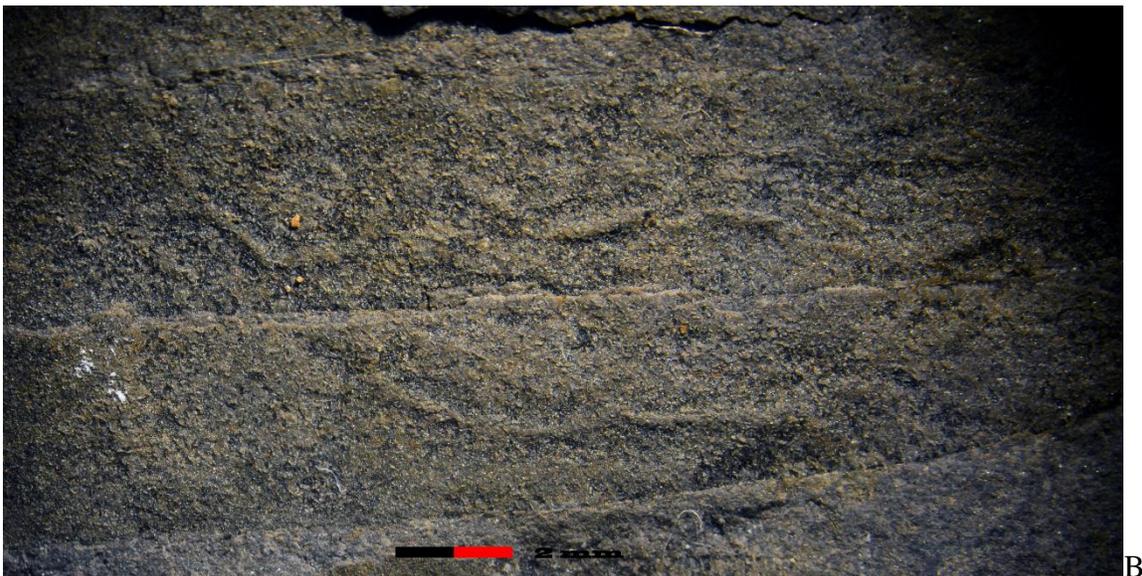
Ejemplos de *Otozamites* (género dominante)

**Localidad Rosario Nuevo, formación Rosario (Jurásico Inferior)**

## MINAS



CFZR 155.- *Zamites* sp. (A) Mina recta en pinna suelta, inicia a 7 mm del ápice y a 2 mm del margen inferior; después de 3 mm se divide para posteriormente subir y finalmente bajar, termina a 8 mm de la base y 3 mm del margen inferior en un abultamiento de 2mm de ancho y 1mm de largo. Su forma es de tipo lineal. (B) acercamiento de la mina. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



CFZR 197.- Ejemplar indeterminado. (A) Mina en serpentina, visible a simple vista en la segunda pinna del lado derecho, empieza a 7mm de la base 2 mm margen superior e inferior en un semicírculo de 2 mm de largo y 1mm de ancho, posteriormente se eleva y llega a tener 3 crestas a 1.0, 1.17 y 2.3 cm de la base; finalmente se observa otro semicírculo a 1.7 cm de la base, 3 mm de largo y 1mm de ancho; a 2 mm del margen superior y 1mm margen inferior. (B) acercamiento de la mina. La hoja presenta estructuras

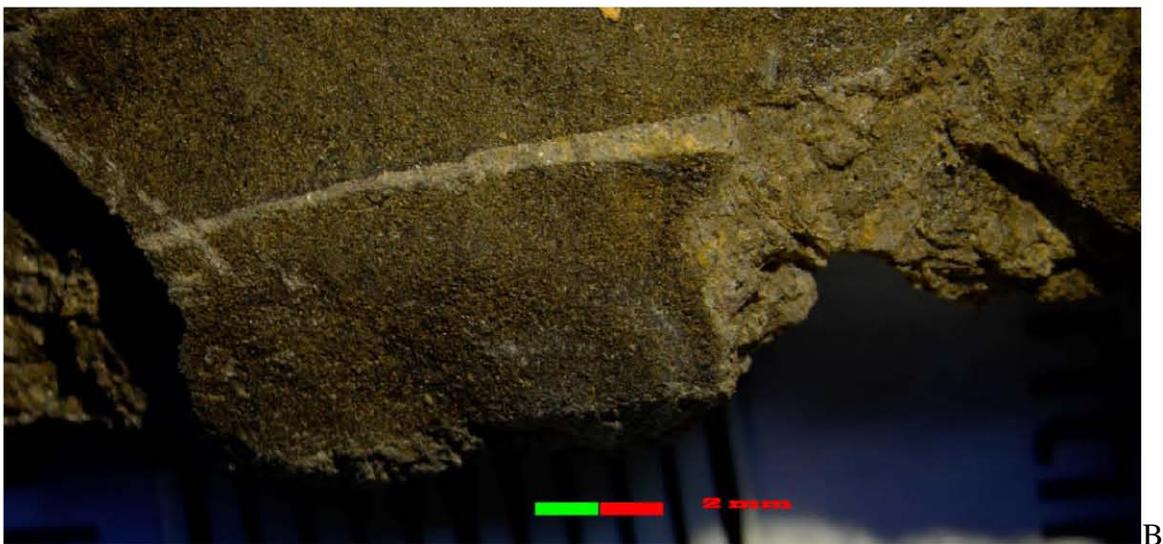
similares en la sexta pinna del lado izquierdo; sin embargo, estas no presentan marcas de entrada o salida y además se extienden fuera de las pinnas. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

#### ALIMENTACIÓN EN EL MARGEN



CFZR -160.- *Otozamites* sp. (A) Alimentación en el margen, se observa en la cuarta pinna lado derecho un obscurecimiento y ligero engrosamiento en el margen superior a partir de la base, llegando a tener hasta 2 mm de profundidad y 8 mm de largo, la mordedura no es

homogénea en profundidad; también se observa engrosamiento y obscurecimiento en la zona apical, faltando esta por completo. (B) acercamiento de la pinna dañada. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



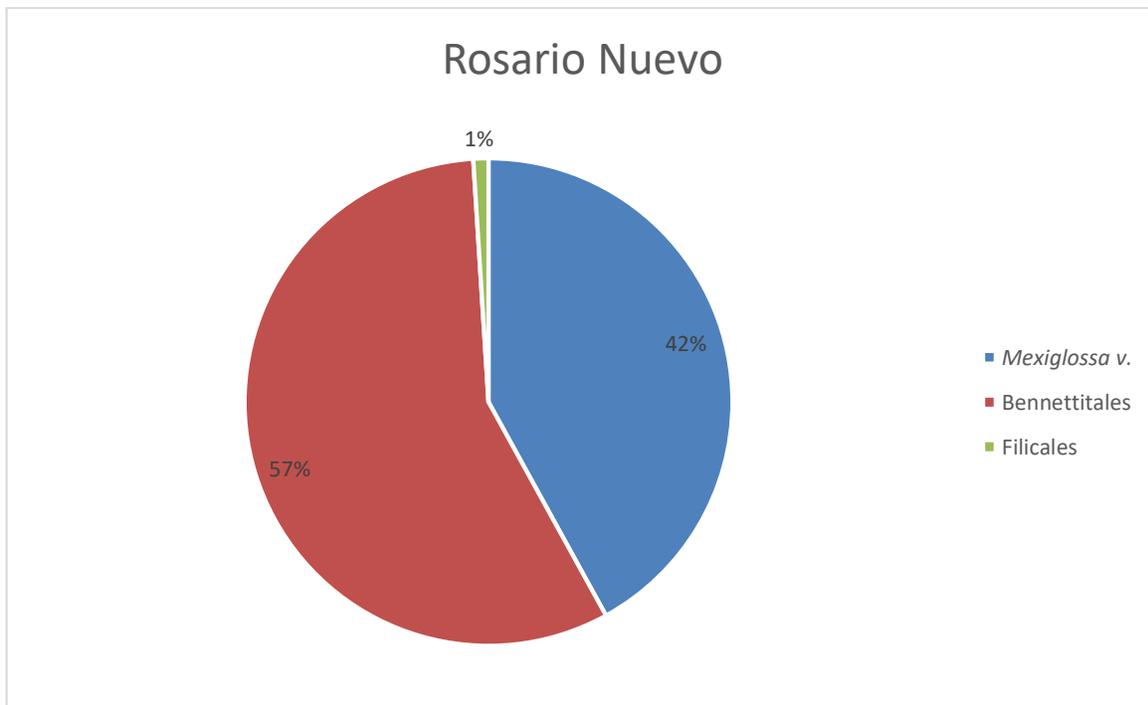
CFZR 189.-*Zamites* sp. (A) Primera pinna lado derecho, a 1.5 cm de la base se observa obscurecimiento en toda la zona apical faltando el ápice; se observa ligero engrosamiento en negativo (hundimiento) en la región. (B) acercamiento de la pinna dañada. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



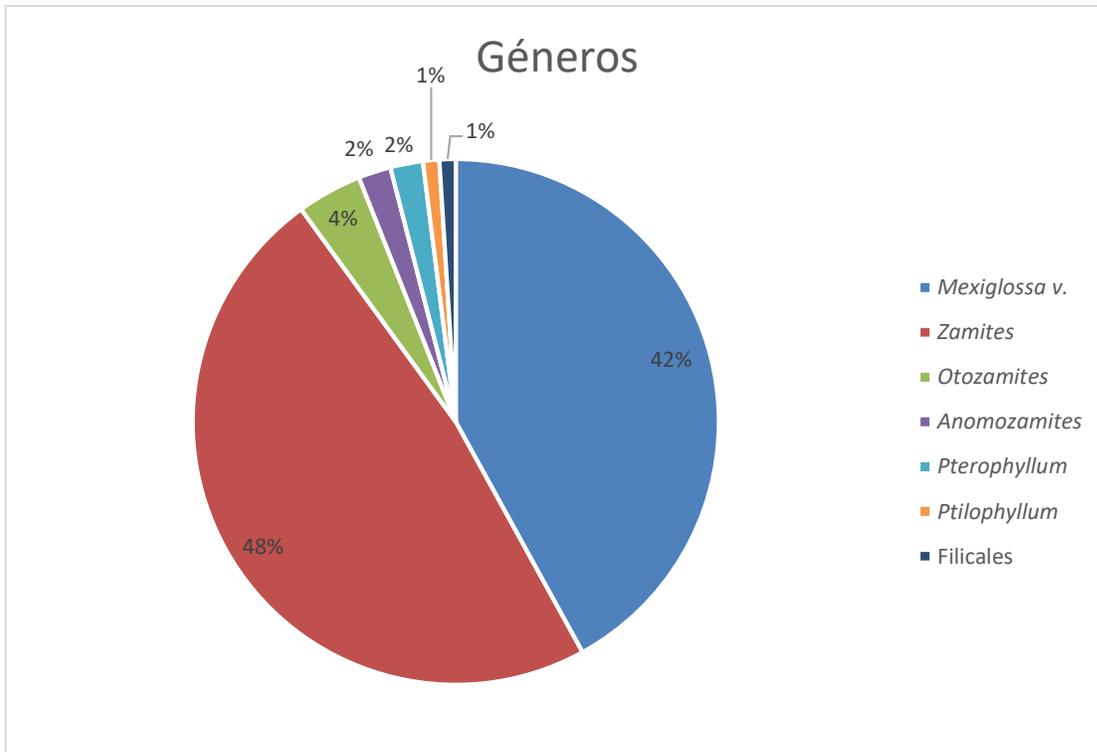
CFZR 190.- *Otozamites hespera*. (A) Tercer pinna lado izquierdo, a 2.7 cm de la base y 1 mm del margen superior y 1 mm del margen inferior; (B) se observa cambio de coloración y ligero engrosamiento en la región apical, la parte más externa se encuentra cubierta con sedimento haciendo imposible medir cuánto se extienden las marcas. El resto de la hoja cuenta con daños similares; sin embargo, se consideran de origen tafonómico. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

## 2.- Localidad Rosario Nuevo, formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior)

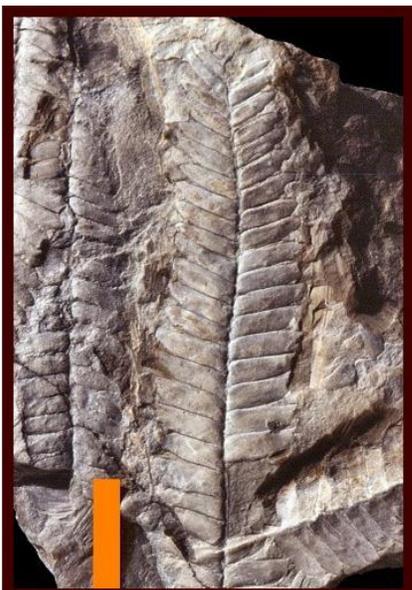
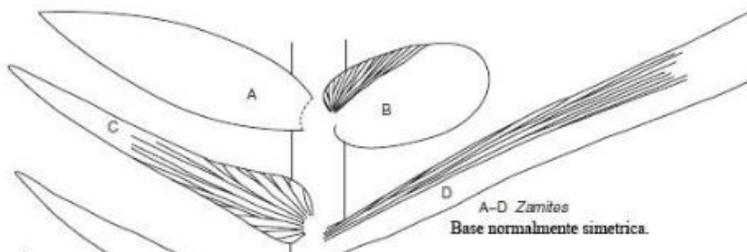
Se revisaron 425 ejemplares de la colección de la FES Zaragoza, en los que se encontraron tres ejemplares con algún tipo de interacción. Esto representa que el 0.7% de los fósiles estudiados, cuenta con algún tipo de interacción. El género que presentó una mayor cantidad de interacciones es *Zamites* con dos, la última interacción se encontró sobre un ejemplar de *Mexiglossa varia* Delevoryas y Person. No hay un tipo de interacción dominante ya que se encontró una mina, una agalla y una alimentación en el margen. La gráfica 3, muestra la abundancia de la localidad y la gráfica 4, muestra la abundancia de géneros.



Gráfica 3 Porcentaje de grupos presentes en la localidad



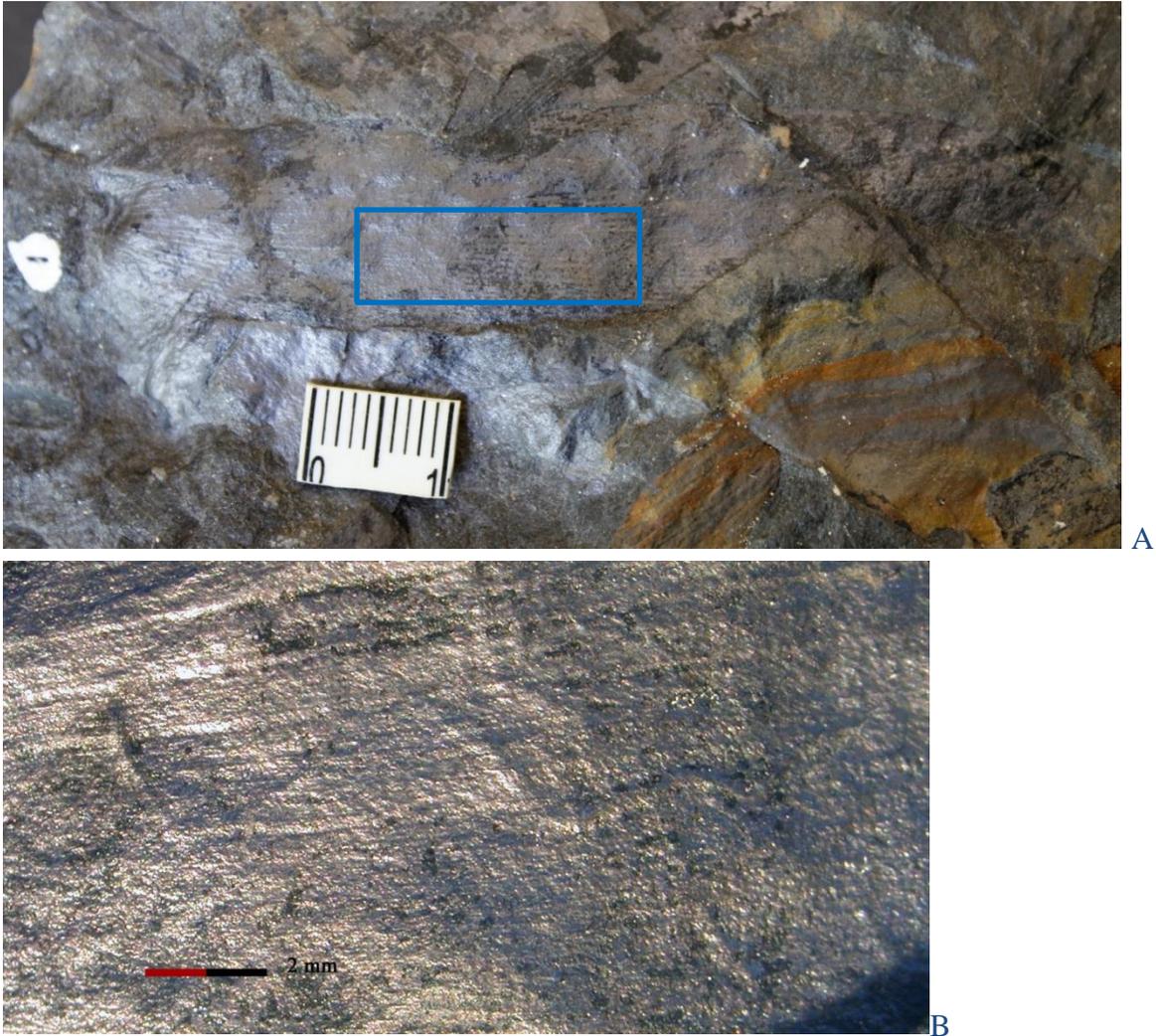
Gráfica 4 Porcentaje de abundancia de los géneros



Ejemplos del género *Zamites* (dominante)

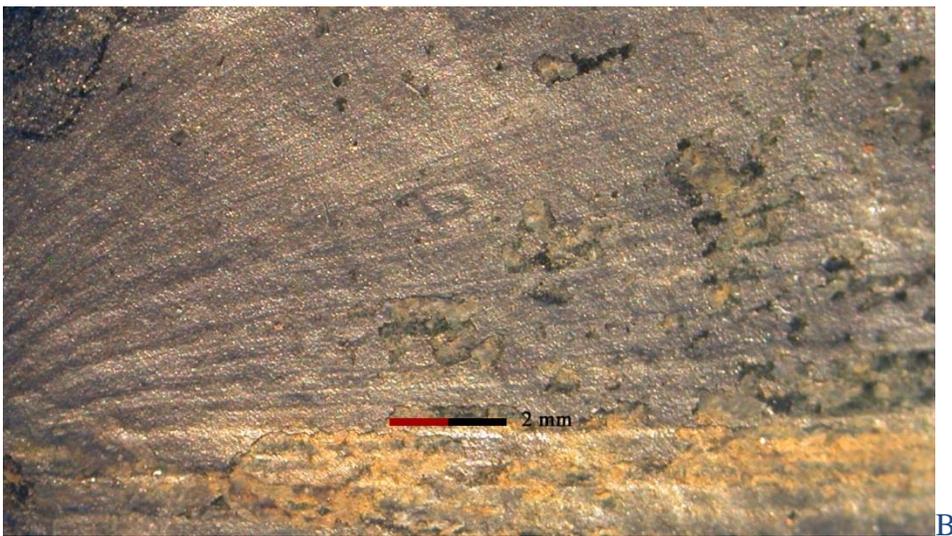
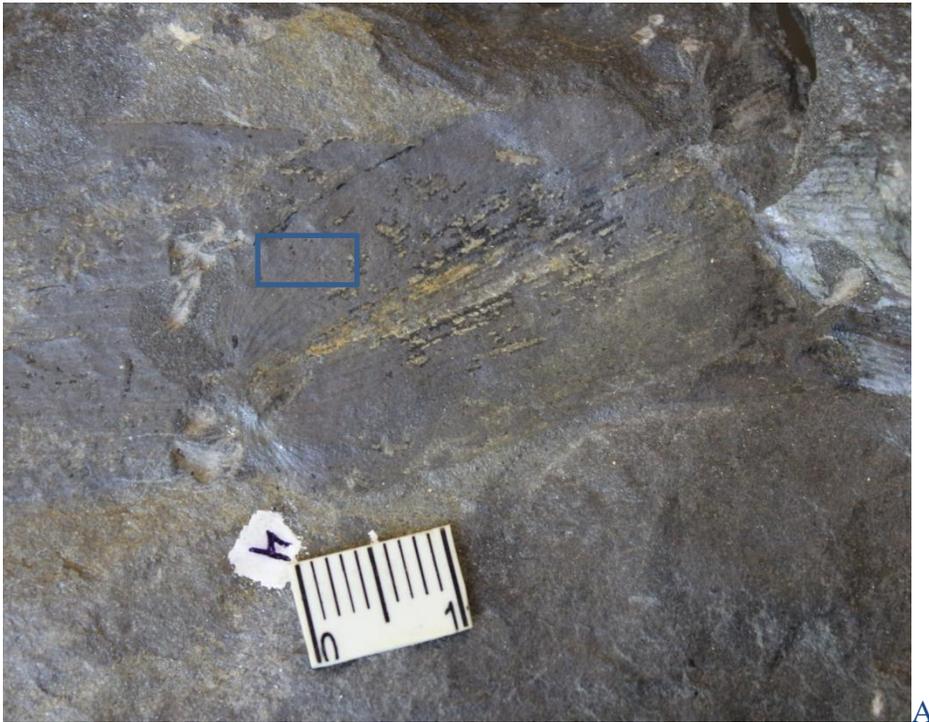
## Localidad Rosario Nuevo, formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior)

### MINAS



CFZCCr 19(1). - *Zamites oaxacensis*. (A) Posible mina en forma de serpentina de 12.6 mm de largo. Empieza con una protuberancia semicircular de 1.1 mm, posteriormente baja, sube y vuelve a bajar formando una cresta y dos nodos para finalmente terminar en una protuberancia de 1.5 mm de longitud. (B) Es apreciable un ligero engrosamiento en la mina. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

## AGALLAS



CFZCCr 33(4). - *Zamites oaxacensis*. (A) Agalla de forma ovoide, en el centro se nota un abultamiento rodeado de una depresión, la estructura se encuentra a 8.6 mm de la base, 3.2 mm del margen superior, 12.3 mm del margen inferior y a 22.6 mm del término de la región apical de la pina, ya que no cuenta con ápice. (B) acercamiento a estructura la cual mide 1mm de largo por 0.6mm de ancho. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

## ALIMENTACION EN EL MARGEN

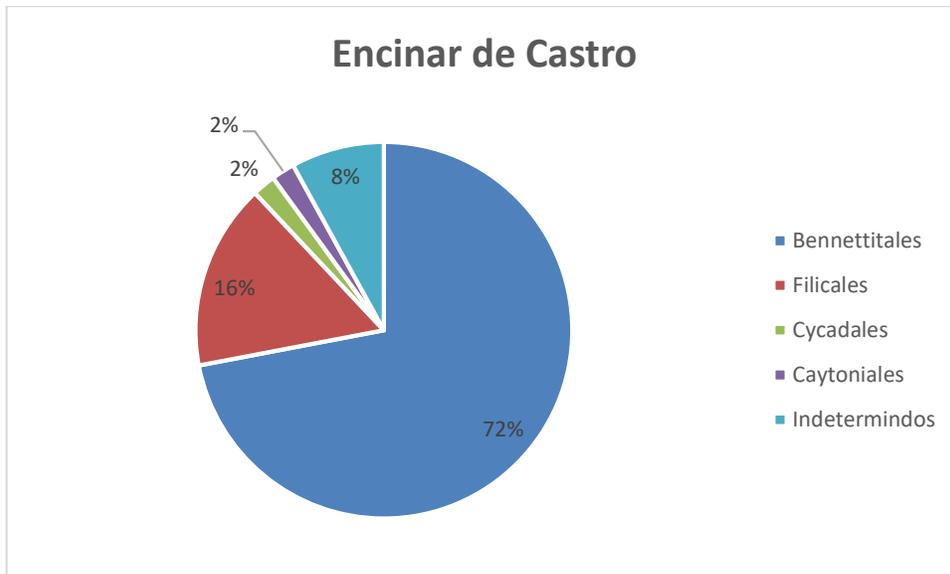


CFZCCr 54(1). - *Mexiglossa* v. (A) La hoja cuenta con dos zonas de daños, en el primero se observa un engrosamiento y un ligero cambio de coloración; sin embargo, la aparente falta de cambio de coloración puede ser debido principalmente al tipo de sedimento, (B) la primera mide 10.3 mm de largo y tiene una profundidad de 7.1 mm, la hoja es incompleta,

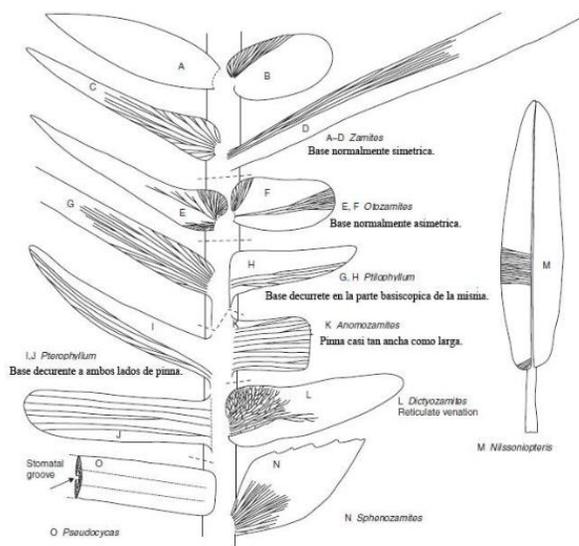
pero inicia a 9.3 mm del ápice, el segundo se encuentra a 8.26 mm del ápice y mide 6.1 mm de ancho y 8.7 mm de profundidad. Escala: 1 cm en A

### 3.- Localidad Encinar de Castro, formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior)

Se revisaron 42 ejemplares fósiles. Sin embargo, en esta localidad no se encontró ningún tipo de interacción. La gráfica 5 muestra la riqueza de la localidad.



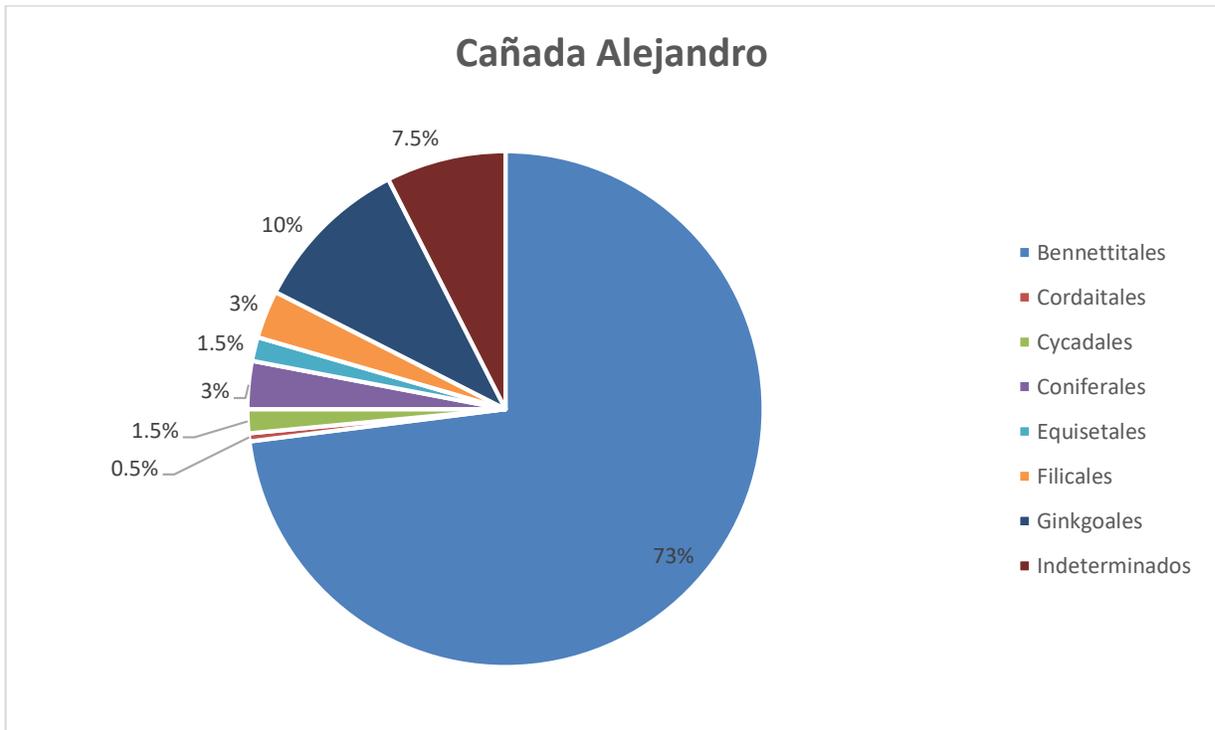
Gráfica 5 Abundancia de grupos en la localidad



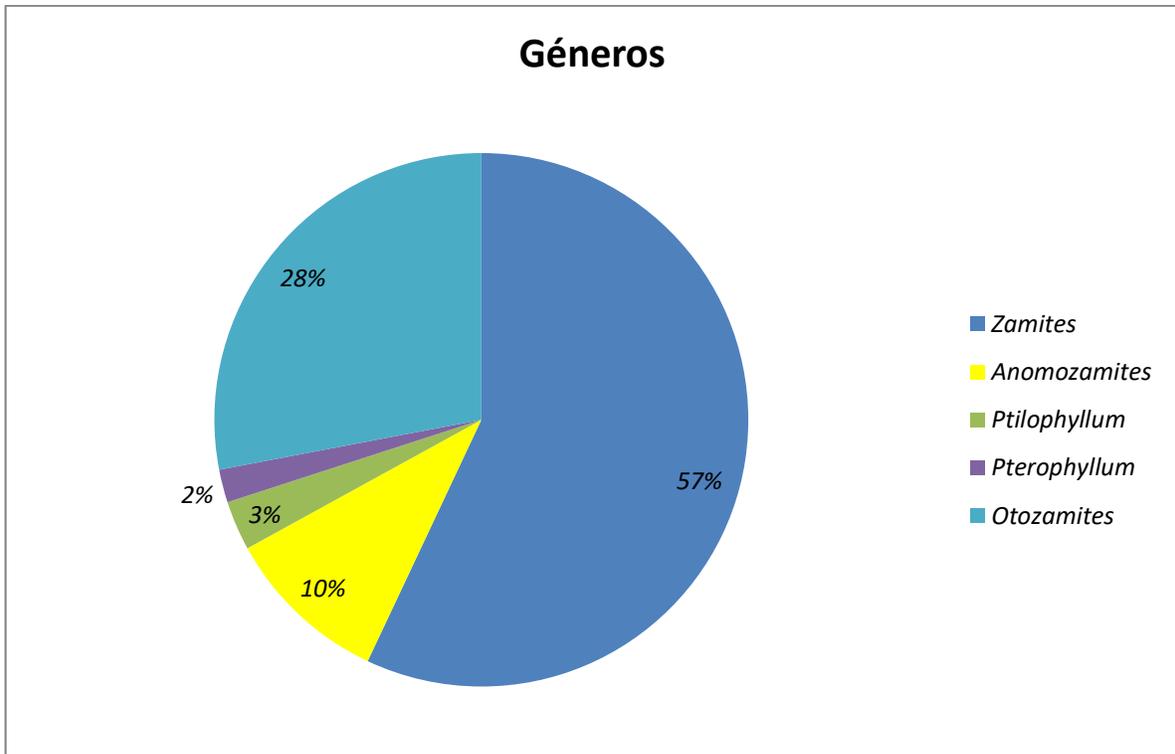
Morfología de las pinnas de diferentes géneros de Bennettiales. Tomado de Watson y Sincock, 1992.

#### 4.-Localidad Cañada Alejandro, formación Zorrillo Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio)

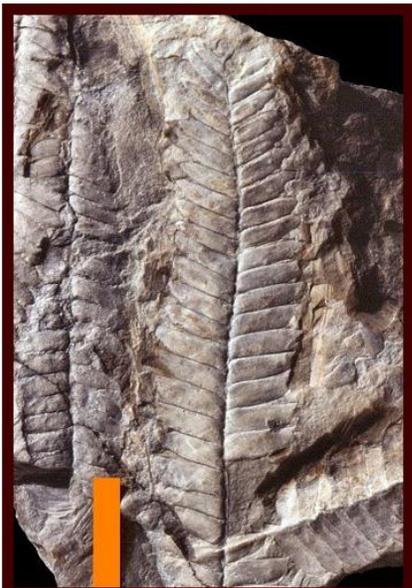
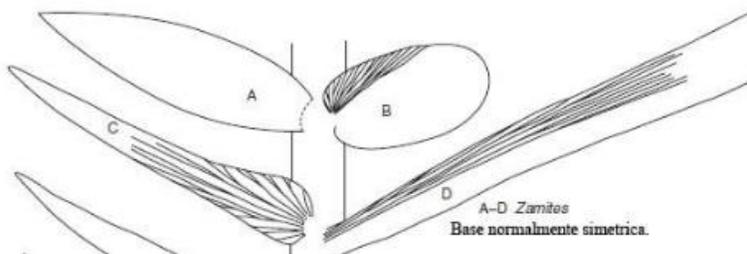
Se revisó un total de 326 fósiles registrados en la localidad. Los ejemplares con marcas de interacción son 19, esto indica que el 6% de los fósiles estudiados cuentan con algún tipo de interacción. El género con mayor cantidad de interacción es *Zamites*, con seis ejemplares, ocho interacciones en ejemplares no determinados, dos en *Anomozamites* Schimper, dos en *Otozamites* y una en Ginkgoaceae. El tipo predominante de interacción fueron las agallas con 11, que representa el 58%. La oviposición y la alimentación en el margen con cuatro cada una (21%). La gráfica 6 muestra el porcentaje de órdenes totales para los ejemplares fósiles. Debido a que las interacciones se presentan en las Bennettitales la gráfica 7 muestra el total de géneros, representando el 100%.



Gráfica 6 Porcentaje de grupos presentes en la localidad



Gráfica 7 Porcentaje de géneros



Ejemplar de *Zamites* (género dominante)

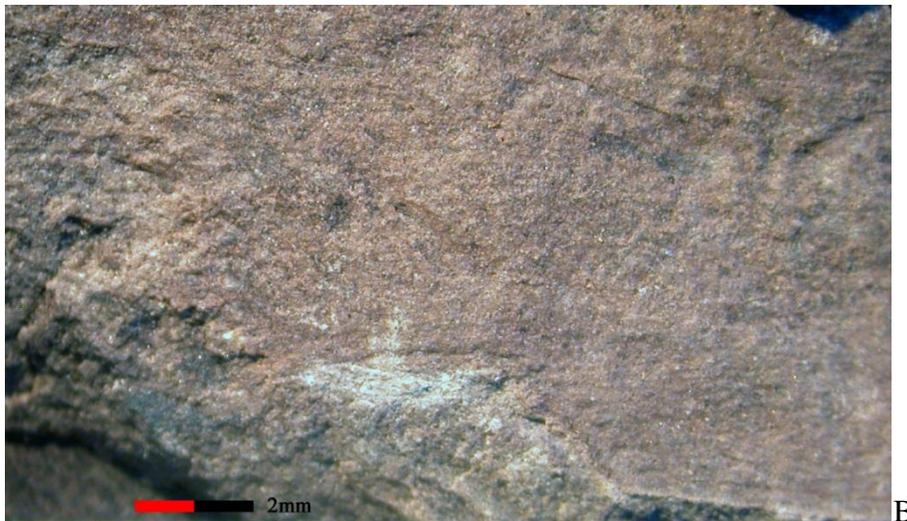
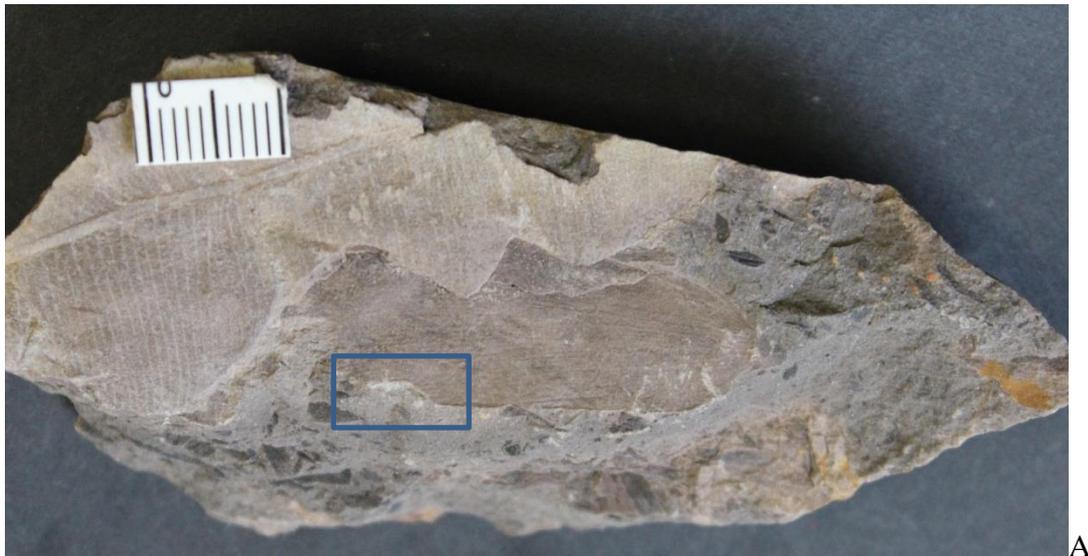
**Localidad Cañada Alejandro, formación Zorrillo Taberna Indiferenciadas (Jurásico Medio)**

ALIMENTACION EN EL MARGEN

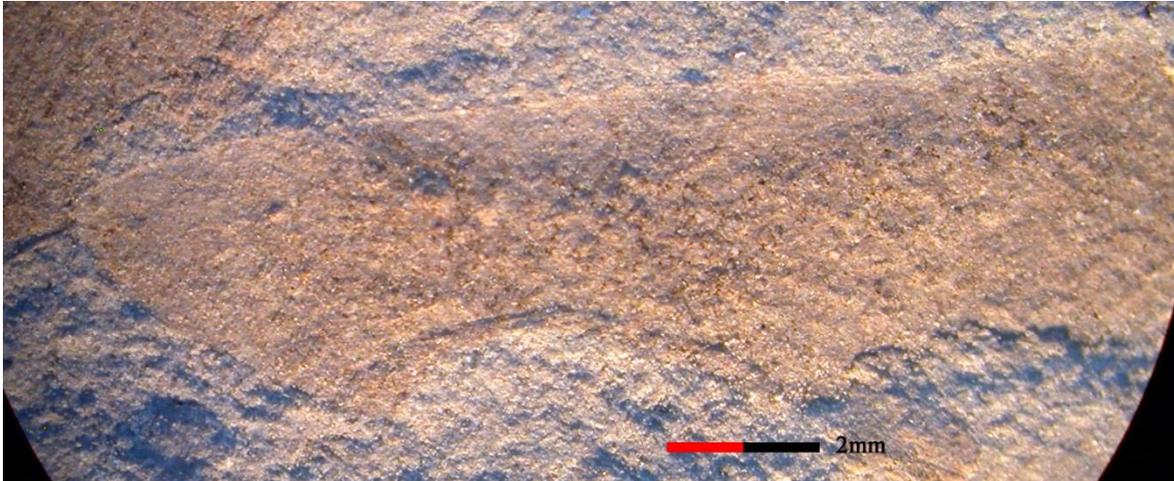


CFZCA 11.- *Anomozamites* sp. (A) Primera pinna lado derecho, se observa cambio de coloración y ligero engrosamiento en negativo sobre toda la región apical de manera similar

a la mostrada en la localidad Rosario Nuevo tanto en tamaño como en morfología, con forma de media luna. (B) acercamiento de la pinna dañada. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



CFZCA 210.- Ejemplar indeterminado. (A) Pinna suelta, la interacción inicia en el margen inferior a 2.4 cm de la base, la región apical no es observable ya que es incompleta, (B) en el acercamiento se puede observar un hundimiento producido por posible engrosamiento en su positivo, y en la zona apical una ligera carbonización, el daño se extiende 6 mm. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

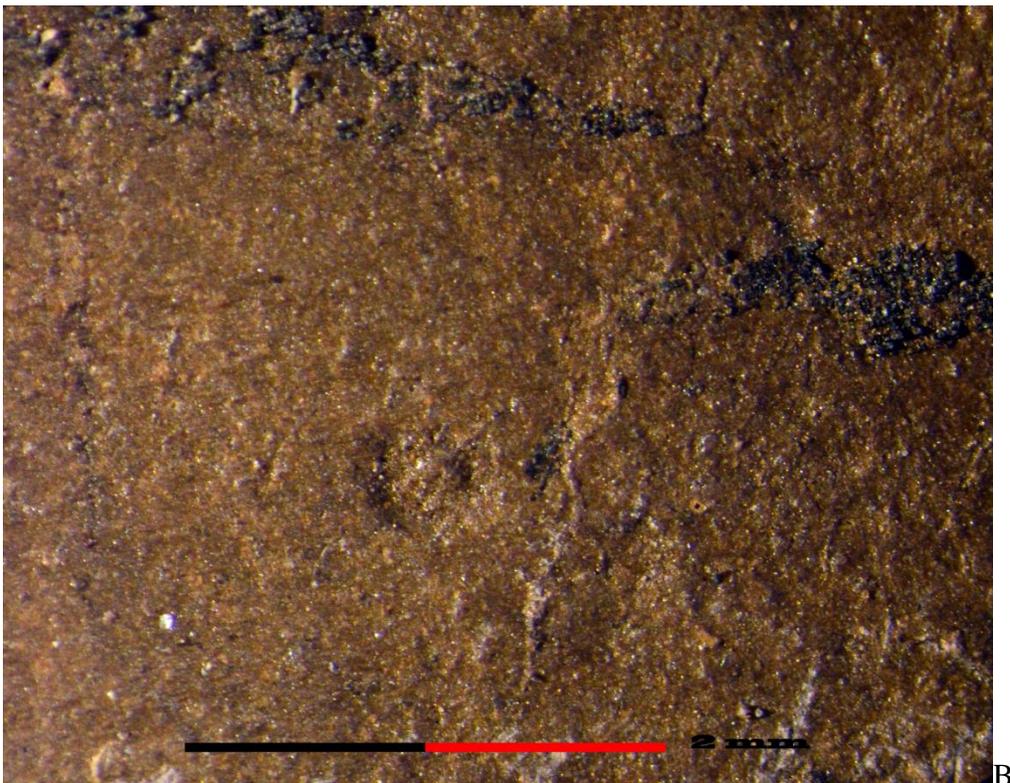


CFZCA 251.- Ejemplar indeterminado. Pinna suelta donde se observa hundimiento y ligero cambio de coloración, el daño es en forma de arco de 6 mm de largo y 2 mm de profundidad. Escala: 2 mm.



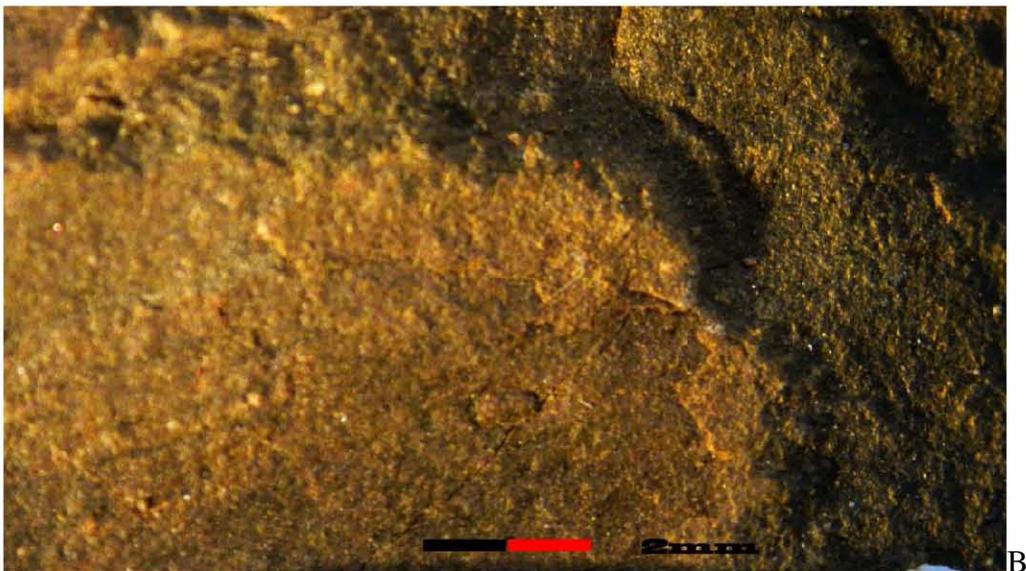
CFZCA 304.- *Anomozamites intermedium*. Daño con forma de arco en la cuarta pinna de abajo hacia arriba lado derecho la cual abarca toda la región apical, a 3 mm de la base; se observa ligero engrosamiento al estereoscopio y cambio de coloración por carbonización. Escala: 1 cm.

## AGALLAS



CFZCA 51.- Ejemplar indeterminado. (A) Agalla sobre pinna suelta, (B) se observan dos semicírculos uno dentro de otro, el primero en positivo y el segundo en negativo, toda la estructura mide 1 mm de largo y menos de 1 mm de ancho. Debido a que el fósil se encuentra incompleto la estructura se encuentra a 1.4 cm de la parte que sería el margen

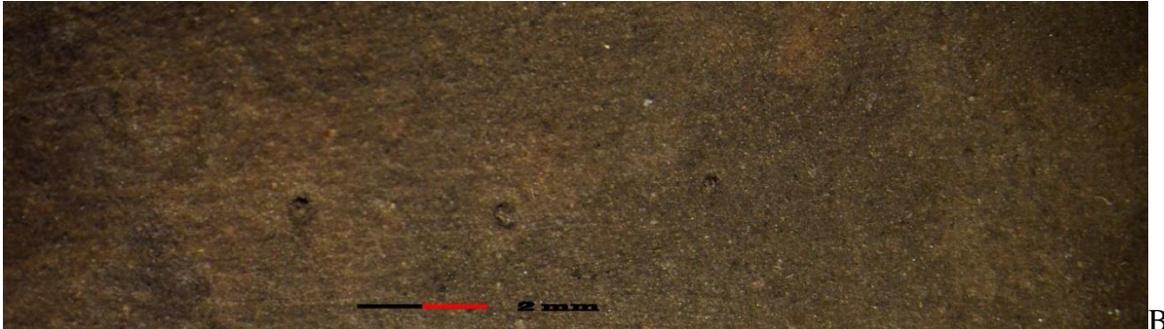
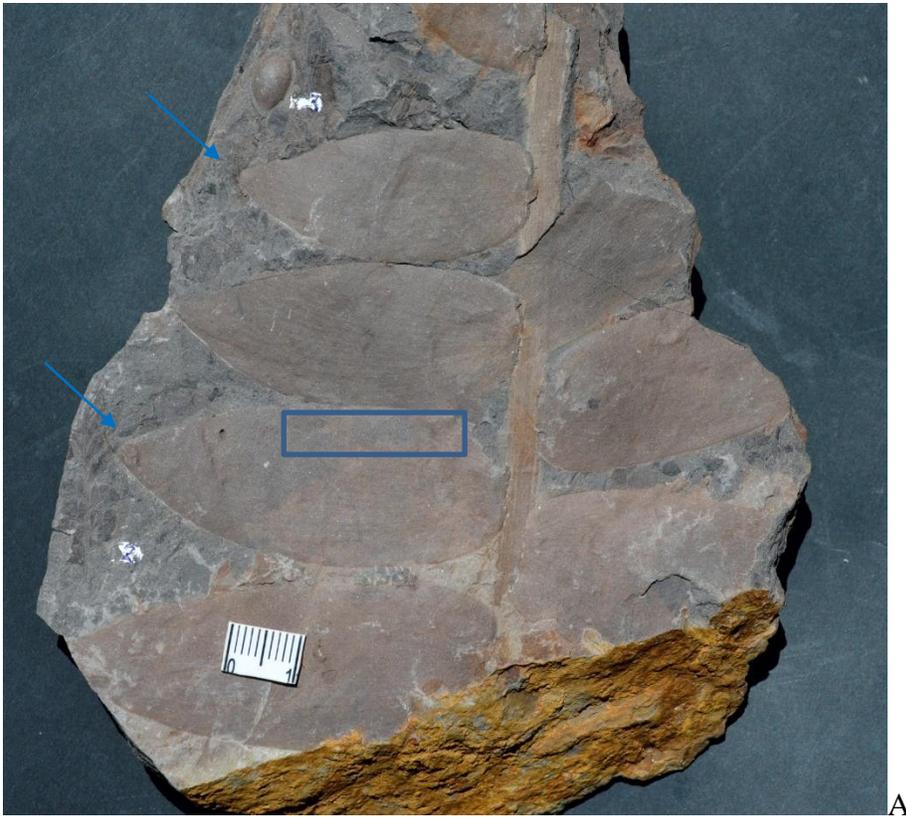
superior y 2 mm de la parte inferior y a 1.3 cm de la zona basal. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



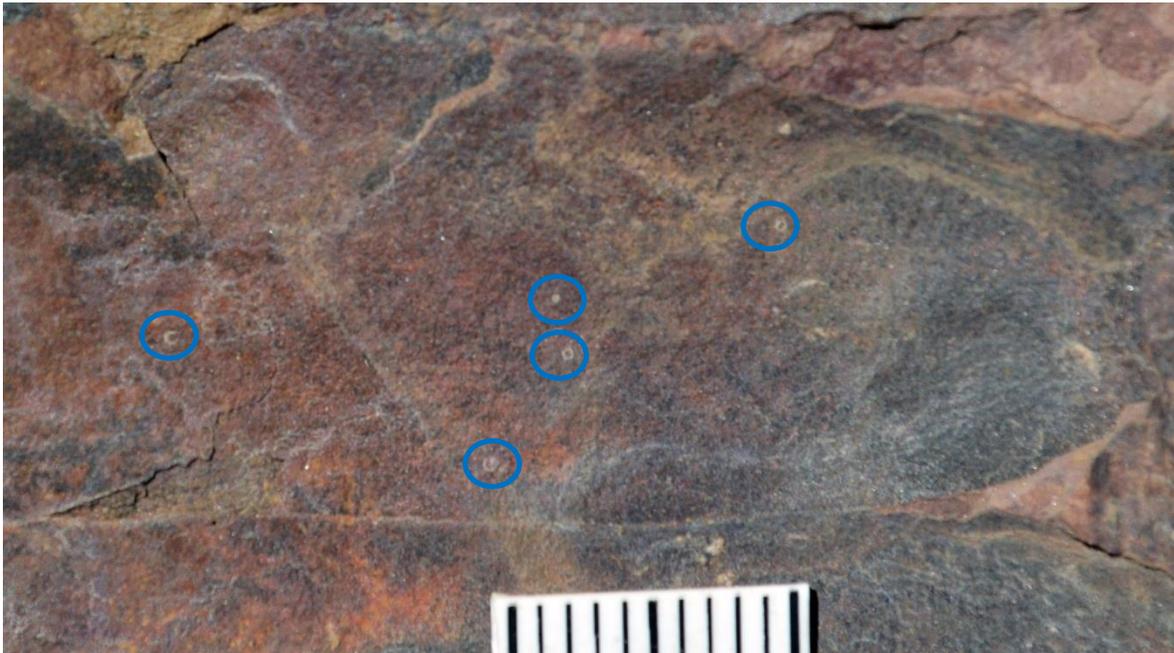


CFCCA 75.- Esta roca cuenta con dos diferentes estructuras, posibles agallas. (A y B) La primera se encuentra en *Zamites lucerensis* en la cual, se observa un abultamiento rodeada por un ligero hundimiento a 3 mm del ápice y 1.2 cm de la base, midiendo 1 mm de largo y menos de 1 mm de ancho. En este caso la comparativa se hace de manera morfológica con una estructura clasificada como oviposición; sin embargo, en nuestro caso no se observan marcas similares cerca, por lo cual se descarta como tal. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

Ejemplar indeterminado. (C) La segunda pinna se encuentra sobre un fragmento irreconocible en la parte posterior del fósil principal; se observa una estructura semi-triangular rodeada por un hundimiento de la misma forma, de largo alcanza cerca de 2 mm mientras que de ancho 1 mm. Escala: 2 mm en C.



CFZCA +97.- *Zamites* sp. (A) Segunda pinna lado izquierdo (B) en el acercamiento, se observan tres estructuras circulares con una depresión en negativo, en el centro estructuras igualmente circulares en positivo, aparentemente formando un patrón de línea recta siguiendo la venación; el primero se encuentra a 1.2 cm de la base y a 6 mm del margen superior y 1.6 cm del margen inferior, la distancia entre ellas es de 3 mm. Todas las estructuras miden menos de 1 mm. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



A



B

CFZCA 103.- *Zamites fenionis*. (A) Tercer pinna lado derecho, se observan en toda la pinna marcas semicirculares con una coloración diferente y en algunos casos un engrosamiento en positivo, estas estructuras miden menos de 1mm. (B) acercamiento de las marcas. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

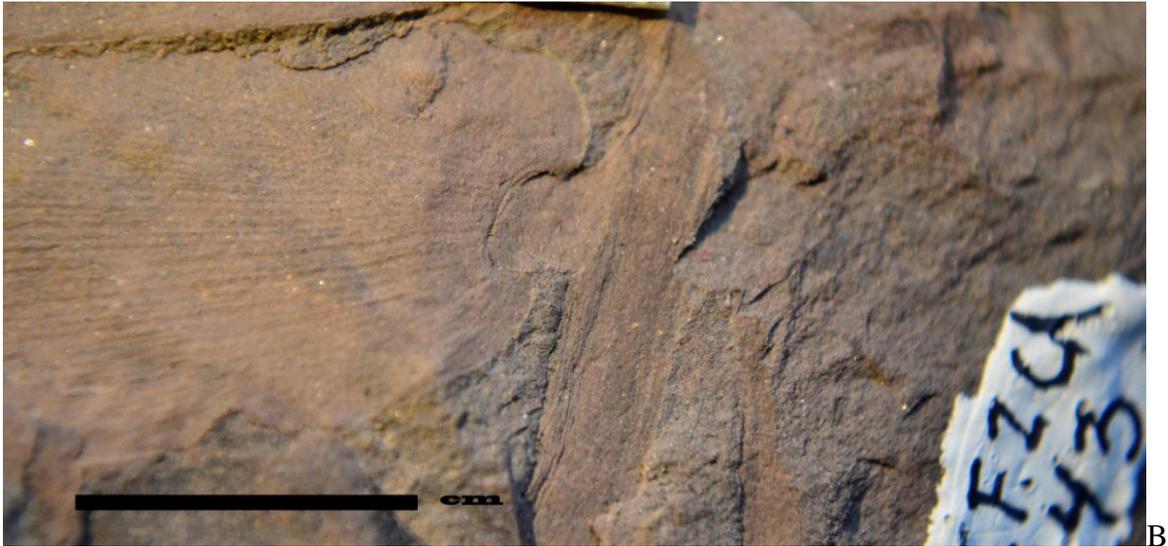
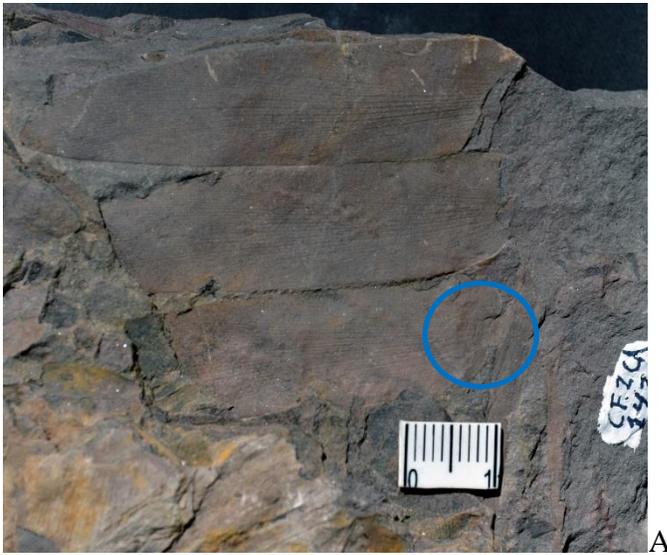


A

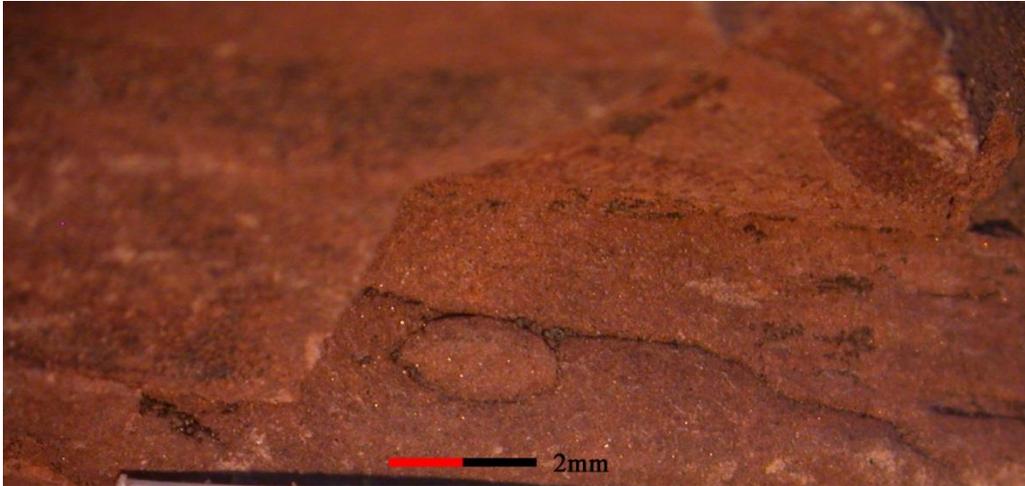


B

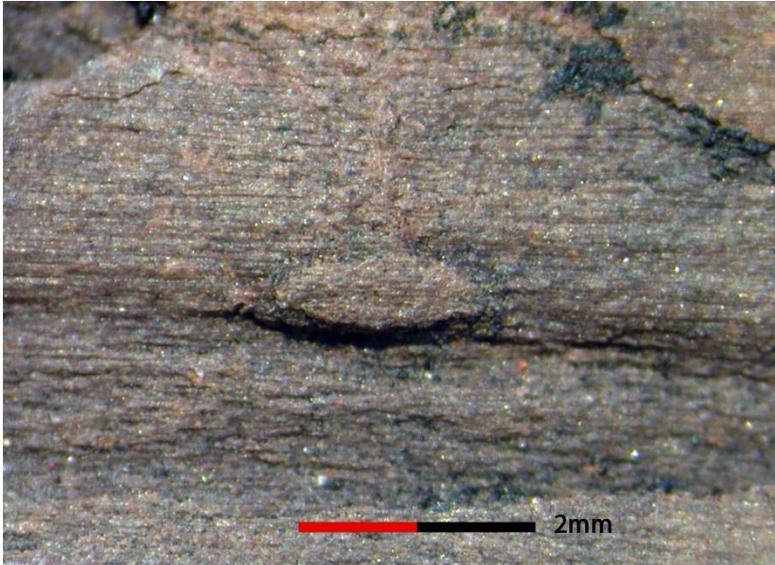
CFZCA 119.- Ejemplar indeterminado. (A) Pinna incompleta, estructura con características similares a la de CFZCA 75. Presenta un hundimiento con protuberancia central a 3.5 cm del término basal y a 1 cm del término apical, la estructura mide 1 mm de largo y es menor a 1mm de ancho de estructura ovoide. (B) acercamiento de la estructura. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



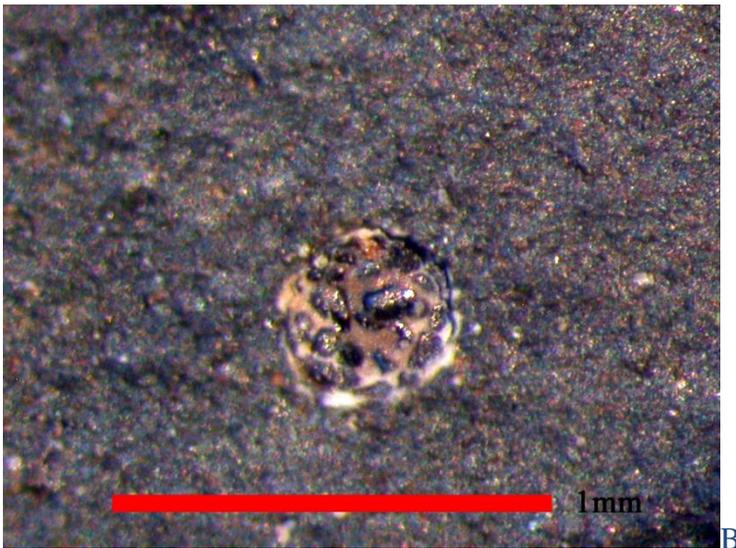
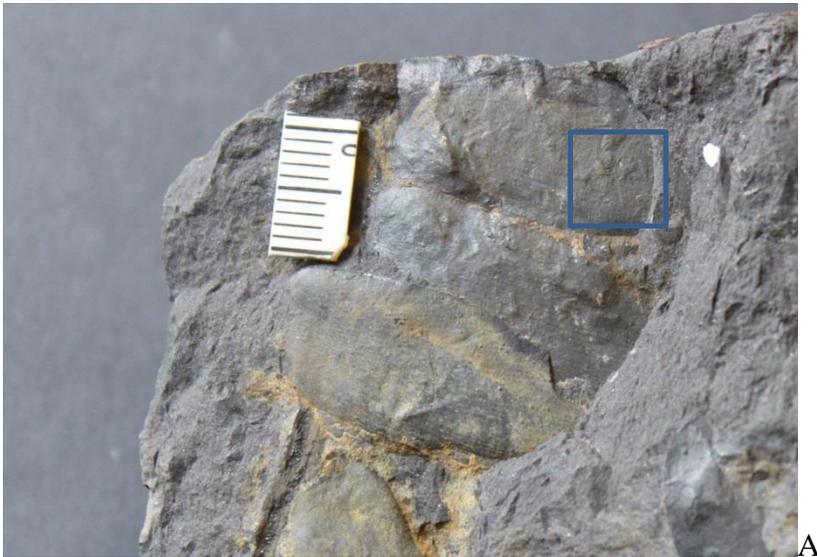
CFZCA 143.- *Otozamites* sp. (A) Se observa que la pinna se encuentra unida al raquis; sin embargo, su base generalmente corta y pegada al raquis, en este caso es alargado y en forma semicircular, (B) acercamiento, se interpreta como una agalla la cual mide 4 mm de largo y 4 mm de ancho. Escala: 1 cm en A y B.



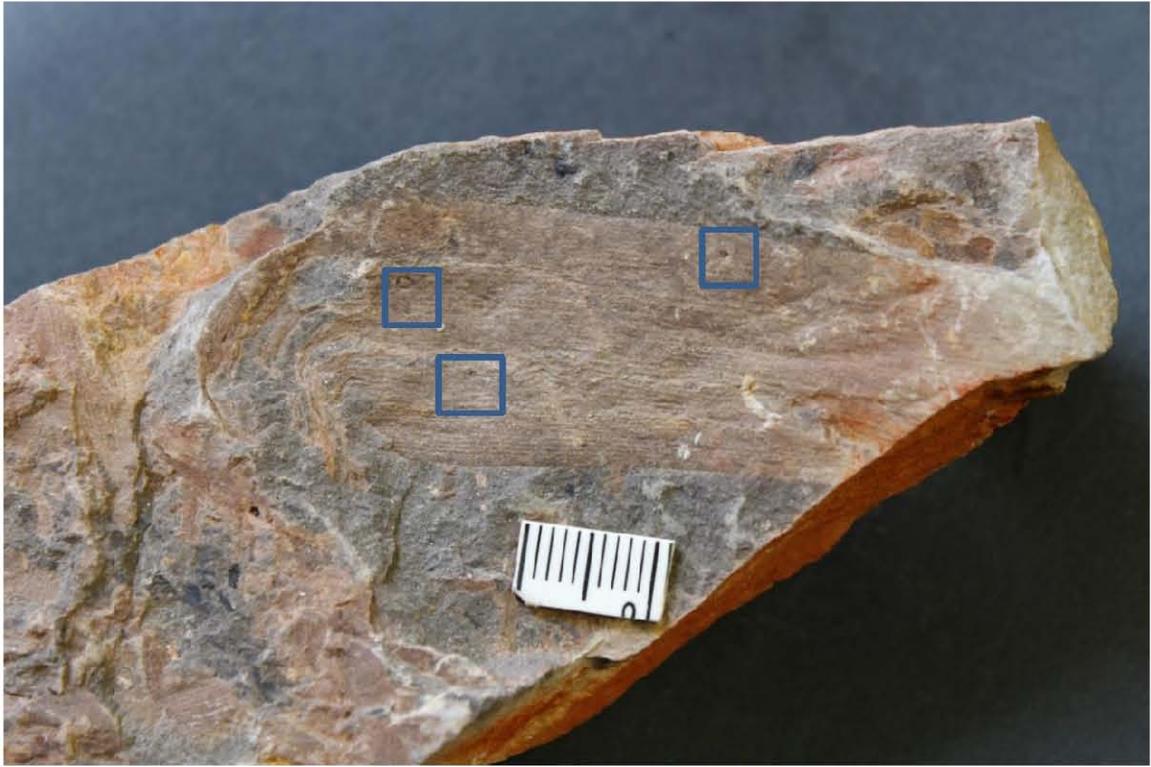
CFZCA 149.- Ejemplar indeterminado. Estructura ovoide de 2 mm de largo y 1.5 mm de ancho, se localiza en un fragmento de pinna con la región basal y apical cubierta por sedimento y fragmentada, a 4 mm margen superior y 8 mm margen inferior. Escala: 2 mm.



CFZCA 151.- Ejemplar indeterminado. Posible agalla en fragmento de pinna, la estructura tiene forma ovoide de aproximadamente 2 mm de largo y 1 mm de ancho; el sedimento cubre la base y la zona apical y los márgenes se encuentran fragmentados. Escala: 2 mm.



CFZCA 189.- *Otozamites* sp. (A) Se observa estructura con forma circular menor a 1 mm en la tercera pinna a 2.3 cm de la base, 9mm del margen superior, 2 mm margen inferior; el ápice se encuentra bajo sedimento. (B) acercamiento, la estructura es similar a un panal. Escala: 1 cm en A, 1 mm en B.



A



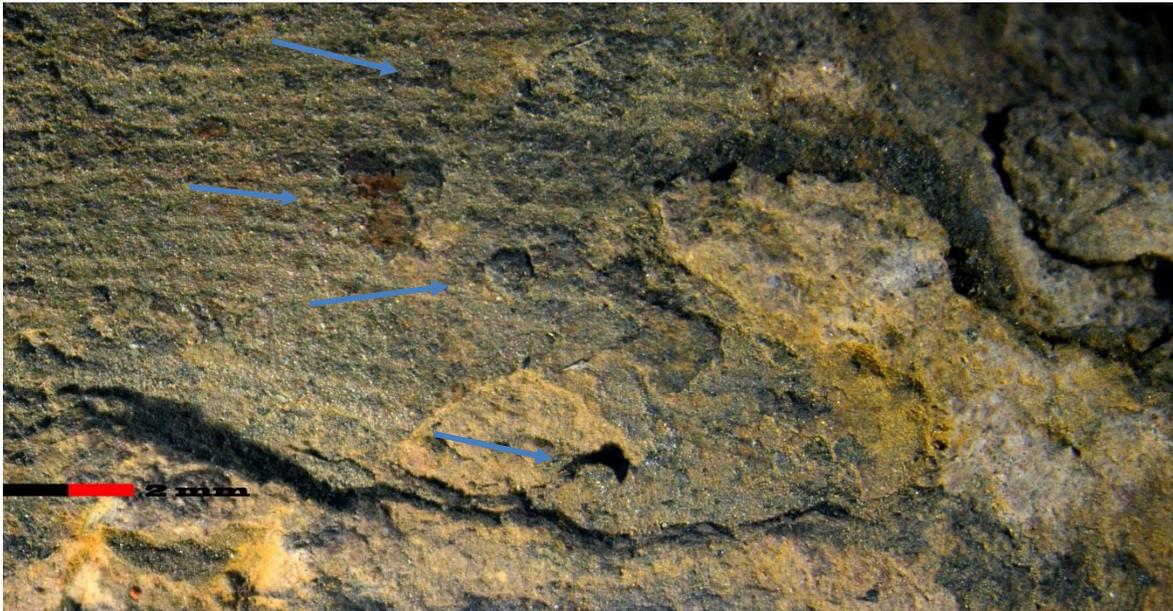
B



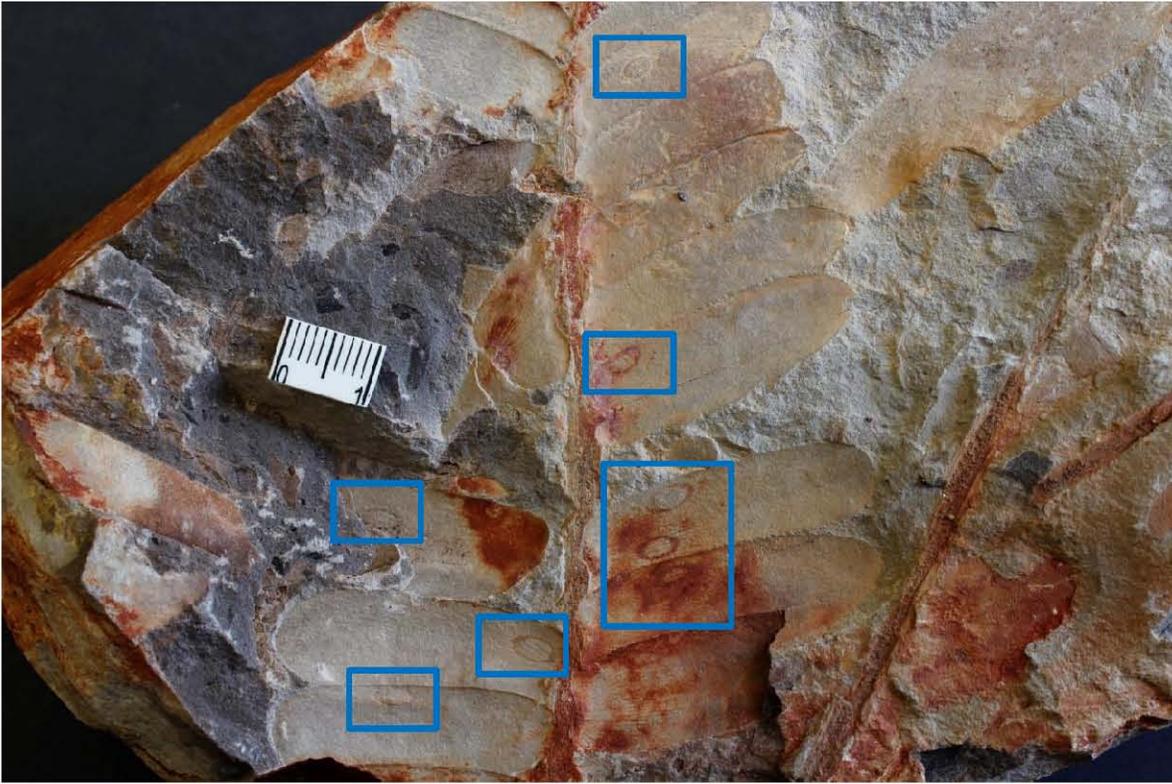
C

CFZCA 239. - Ginkgoaceae morfotaxa. (A) Se observan 4 posibles agallas de forma semiesférica sobre toda la hoja, el más grande a 5 cm de la base, 3.5 mm del margen superior y 1.4 cm margen inferior; de 1.5 mm de largo y 1 mm de ancho, el resto son menores a 1 mm (B y C) acercamiento de las agallas en las diferentes partes de la hoja. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B y C.

## OVIPOSICIÓN



CFZCA 29.- *Zamites tribulosus*. Se considera una posible oviposición debido al patrón que parecen seguir las estructuras en forma de media luna, se observan seis círculos planos de 1 mm de diámetro; en un punto se unen tres a 9 mm de la base y a 4 mm del margen inferior. Escala: 2 mm.

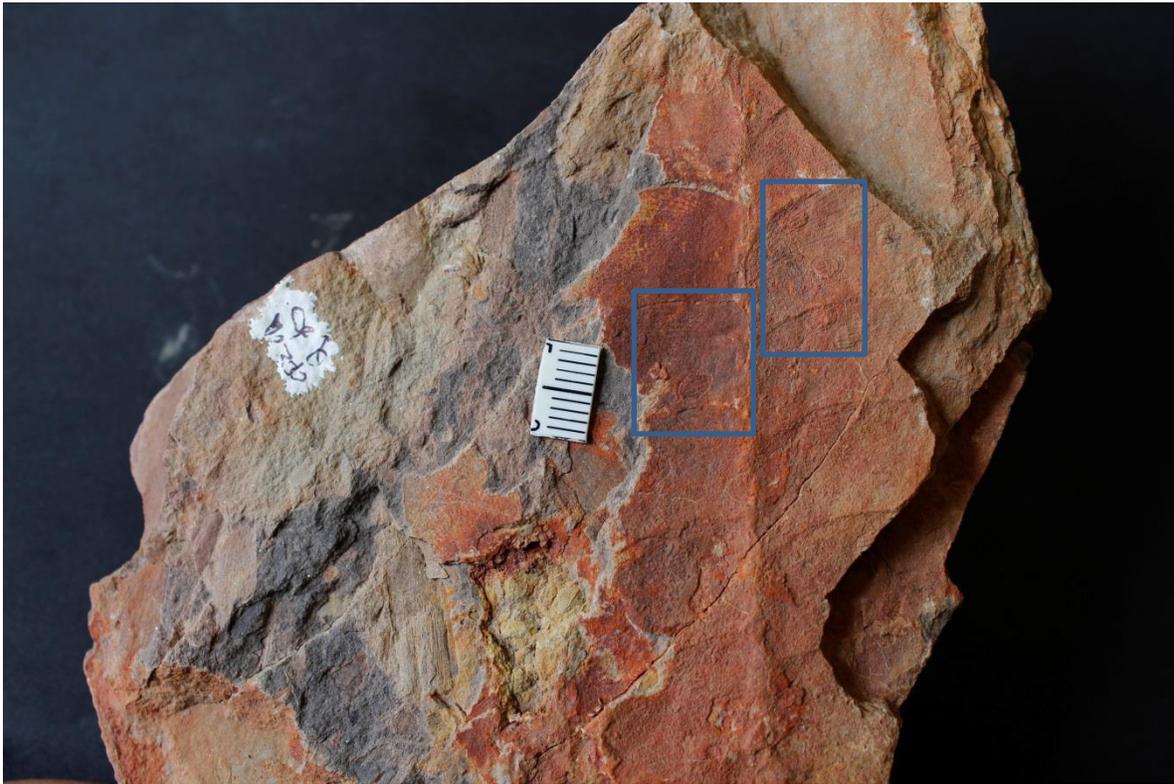


A

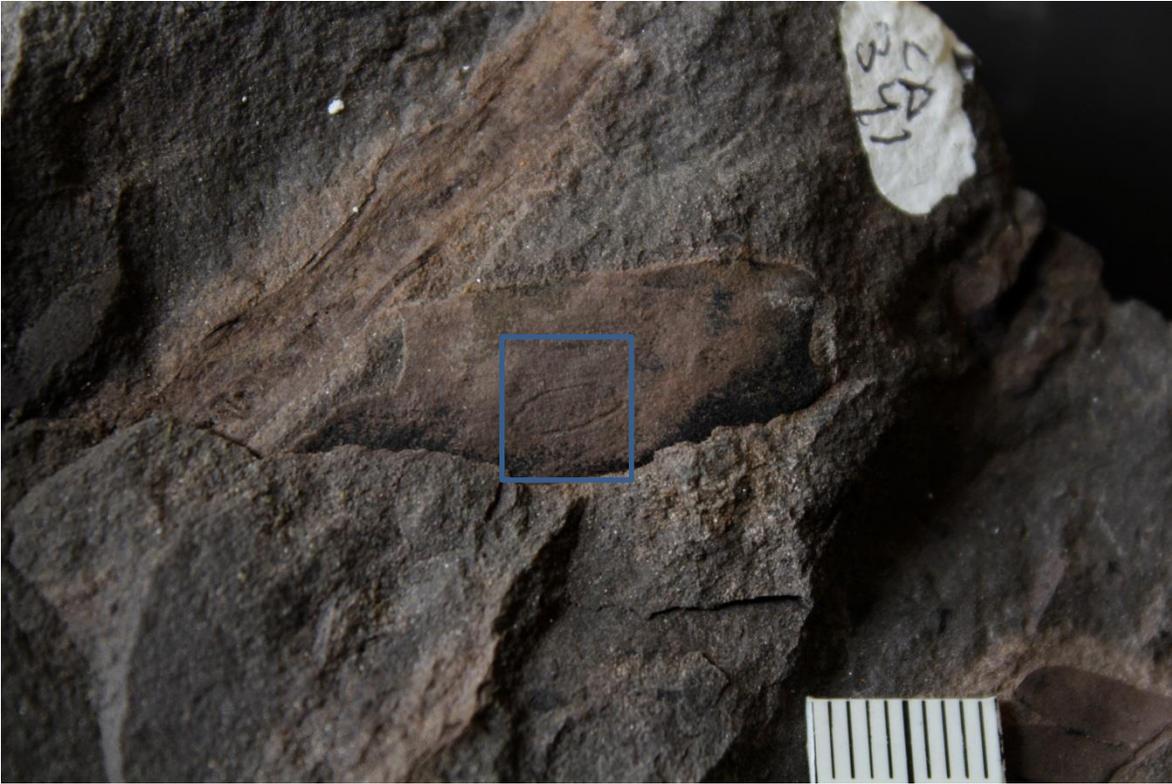


B

CFZCA 79.- *Zamites* sp. (A) Posible oviposición, en este caso visibles a simple vista y sobre toda la hoja; (B) acercamiento, todas de 5mm de largo y 3mm de ancho. Escala: 1 cm en A y B.



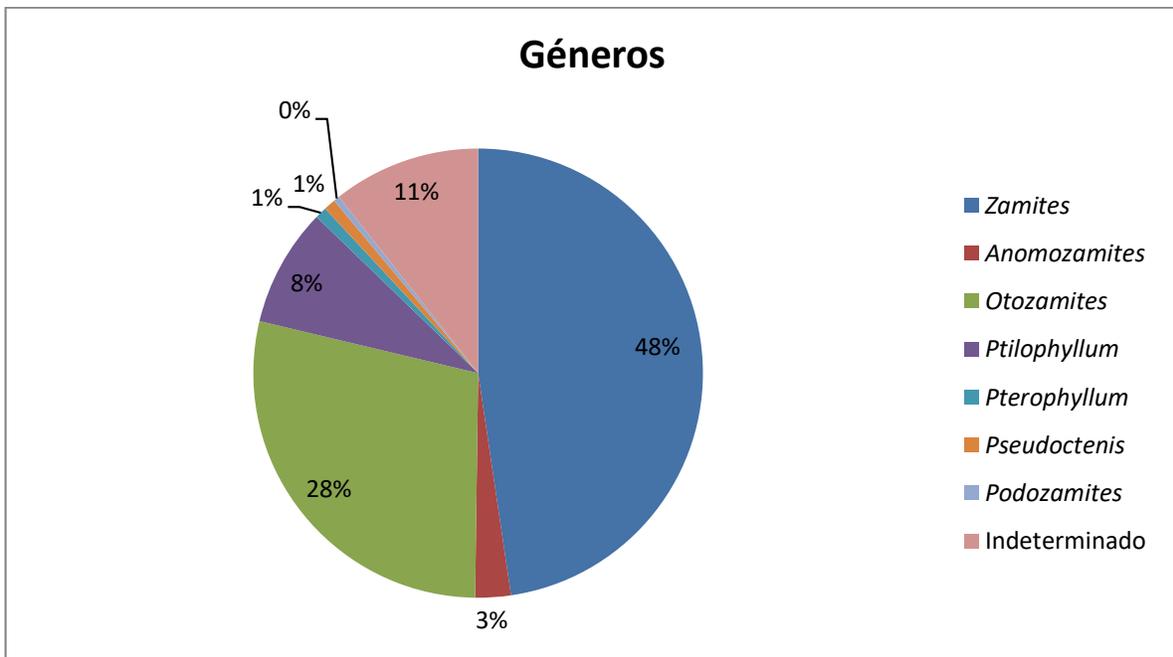
CFZCA 260.- *Zamites lucerensis*. Posible ovoposición similar al ejemplar CFZCA 79. En la cuarta y quinta pinna lado derecha se pueden observar dos marcas en forma ovoide en cada una de las pinnas. La primera estructura a 1 cm de la base, 3mm margen inferior, 6 mm margen superior; la segunda pegada al margen superior a 6mm de la base, en la quinta pinna lado izquierdo. En la quinta pinna lado izquierdo se observa otra estructura a 3 mm de la base, 7 mm margen superior, 1 mm margen inferior. Todas las oviposiciones son de aproximadamente de 4 mm de largo y 3 mm de ancho. Escala: 1 cm.



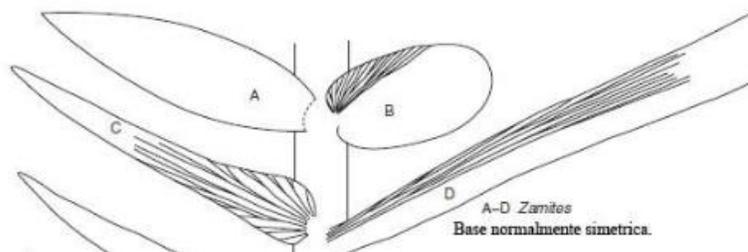
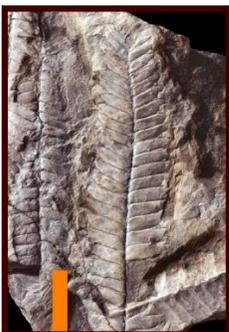
CFZCA 341.- Ejemplar indeterminado. Pinna incompleta, estructura ovoide con un engrosamiento en negativo de 6 mm de largo y 3 mm de ancho; a 1.1 cm de la base, 3mm margen superior y 5 mm margen inferior. Escala: 1 cm.

### 5.-Localidad Rio Ñumi, formación Zorrillo Taberna indiferenciada (Jurásico Medio)

Se revisaron 304 ejemplares fósiles correspondientes a la localidad Rio Ñumi, en las cuales se encontraron cinco interacciones que representan el 1.6 % de los fósiles analizados. Estas interacciones se encuentran en tres ejemplares indeterminados, una en *Otozamites* y una en *Zamites*. El tipo de interacción dominante son las agallas con tres ejemplares, mientras que la alimentación en el margen y las minas cuentan con un ejemplar respectivamente. Cabe señalar que cuatro interacciones son en Bennettitales, esto se sabe debido a la venación paralela que presentan y la quinta es en un fragmento de corteza. La gráfica 8 muestra el porcentaje de géneros de Bennettitales en la localidad.



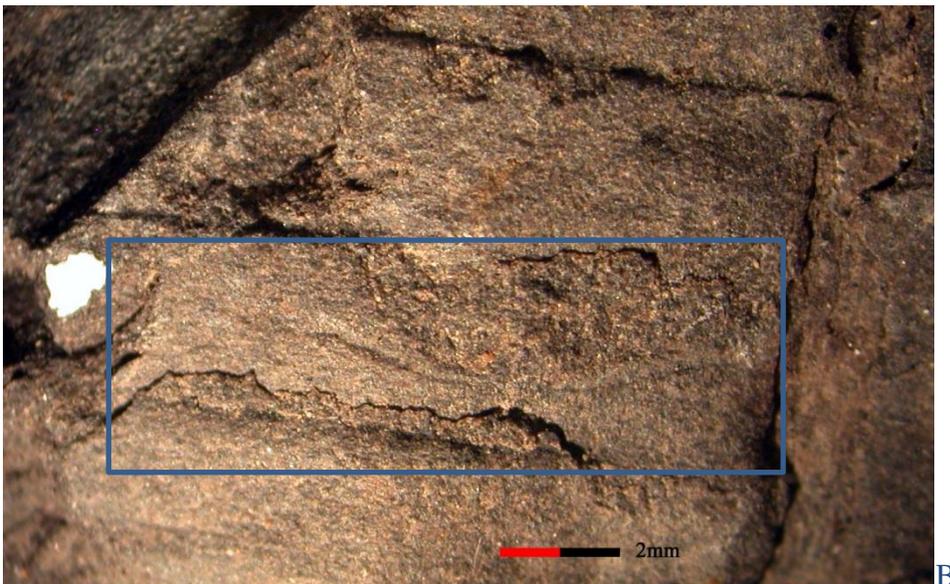
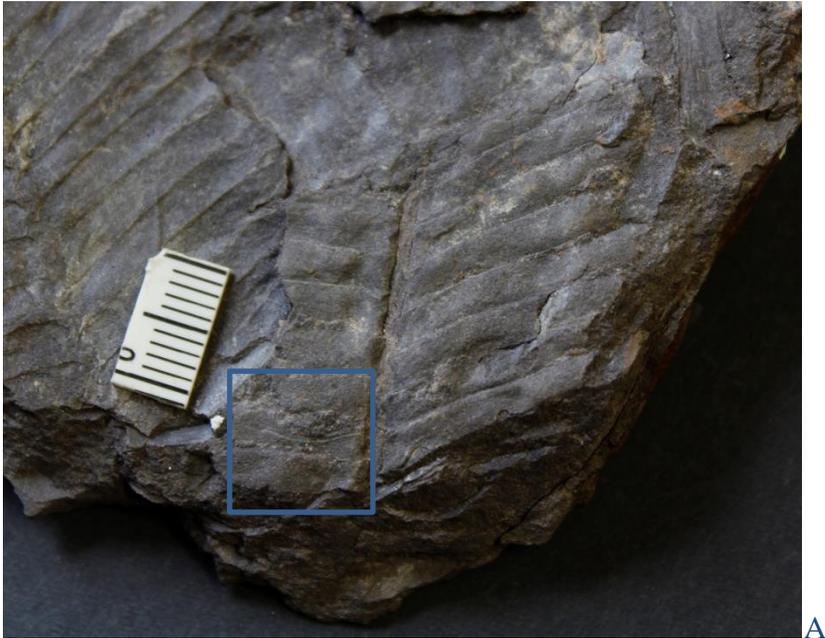
Gráfica 8 Porcentaje de géneros en la localidad



Ejemplos de *Zamites* (género dominante)

## Localidad Río Ñumi, formación Zorrillo Taberna Indiferenciados (Jurásico Medio)

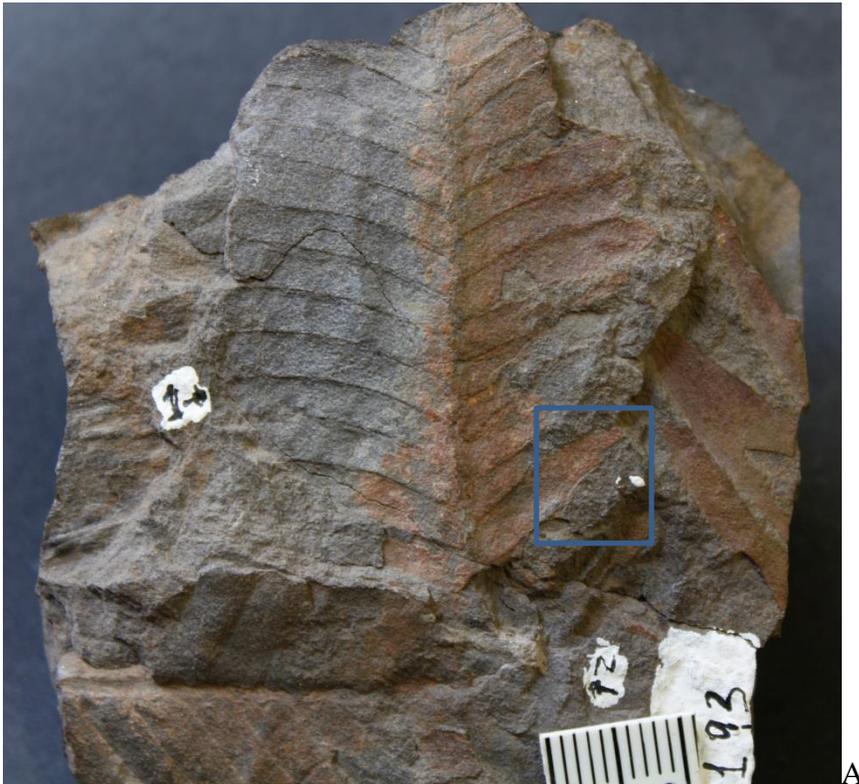
### MINAS



CFZZt 41.- *Otozamites hespera*. (A) Posible mina lineal, no se observa inicio ni final ya que parece llegar al raquis y la región apical se encuentra incompleta. La mina se encuentra a 2 mm del margen inferior, 1 mm margen superior; mide 10 mm de largo y menos de 1 mm de ancho; solo la parte central parece ensancharse. (B) acercamiento de la mina.

Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

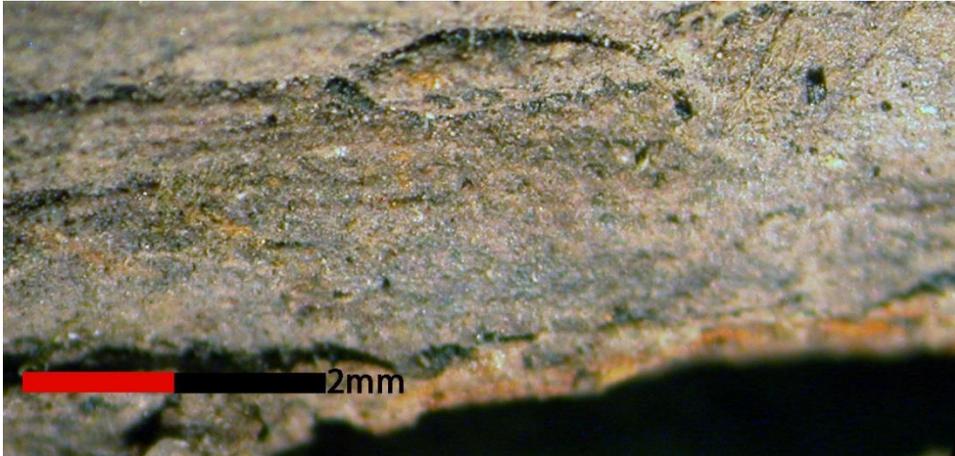
## ALIMENTACION EN EL MARGEN



CFZZt 193.- *Zamites lucerensis*. (A) Alimentación en el margen, (B) se observa un engrosamiento en negativo sin cambio de coloración; por lo cual, también es posible que solo sea un plegamiento de la pinna. El daño se localiza en la primera pinna del lado

derecho a 8 mm de la base, sobre el margen inferior y alargándose 4 mm, internándose menos de 1mm. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

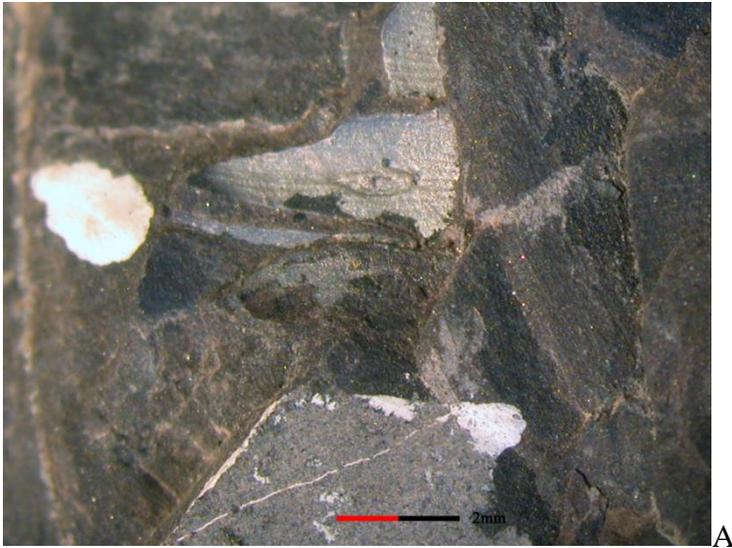
## AGALLAS



CFZZt 31.- Ejemplar indeterminado. Fragmento de corteza donde se observa una estructura semi ovalada de 2 mm de largo y 1 mm de ancho. La parte superior del fósil se encuentra cubierto de sedimento mientras la inferior es discontinua. Escala: 2 mm.



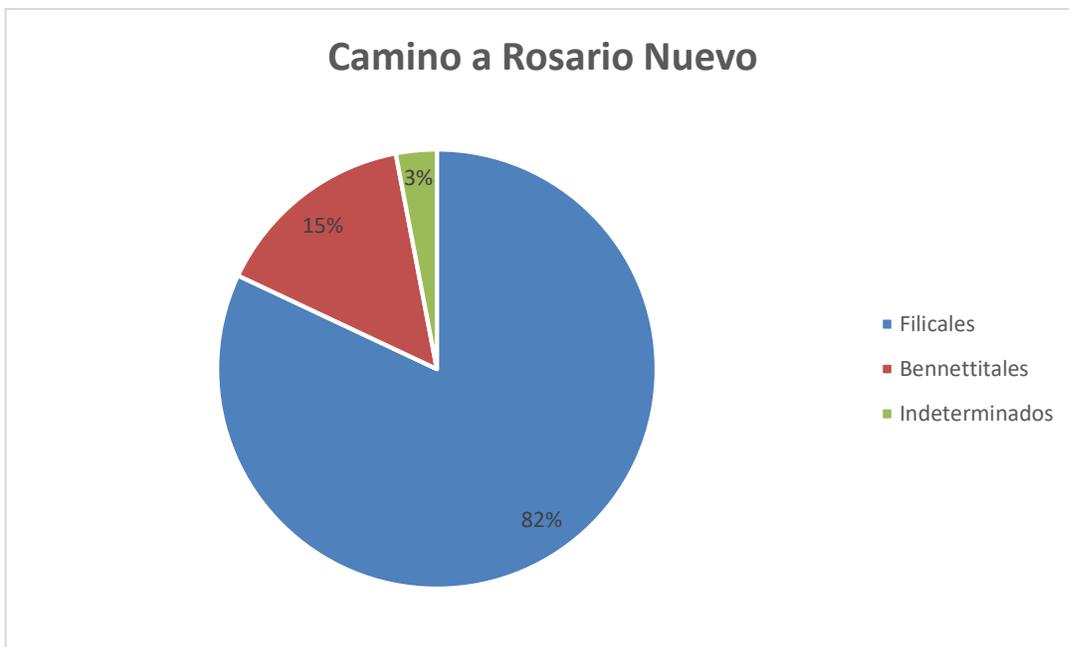
CFZZt 141. – Ejemplar indeterminado. Fragmento de pinna donde se encuentra una estructura ovoide de 5 mm de largo y 3 mm de ancho a 4 mm del margen superior y 3 mm del margen inferior. Escala: 1 cm.



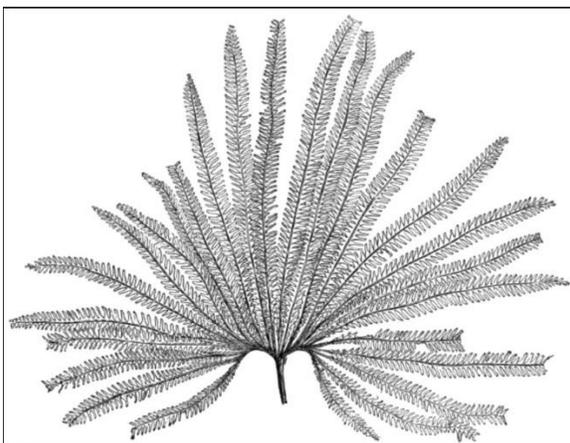
CFZZt 202.- Ejemplar indeterminado. (A) Fragmento de pinna donde se encuentra una estructura ovoide de 1 mm de largo y menor a 1 mm de ancho, en su centro se localiza otra pequeña estructura circular en positivo de 0.3 mm. La posible agalla se localiza a 1mm de margen inferior y superior; la región basal se encuentra bajo sedimento y la apical es discontinua. (B) acercamiento de la agalla. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

## 6.- Localidad camino a Rosario Nuevo, formación Zorrillo (Jurásico Medio)

Se revisaron 73 hojas fósiles pertenecientes a la colección de la FES Zaragoza, sólo se encontró una marca de interacción, representando el 1.3 % de hojas fósiles. El ejemplar que muestra interacción no se determinó, debido a que carece de ápice y base. También se observa un poco disgregado. Sin embargo, es posible observar la venación en paralelo por lo que se sabe corresponde a un ejemplar de Bennettita. La gráfica 9 muestra los órdenes de plantas que se encuentran en la localidad.



Gráfica 9 Porcentaje de grupos presentes en la localidad



Ejemplo de Filical (grupo dominante)

## Localidad camino a Rosario Nuevo, Formación Zorrillo (Jurásico Medio)

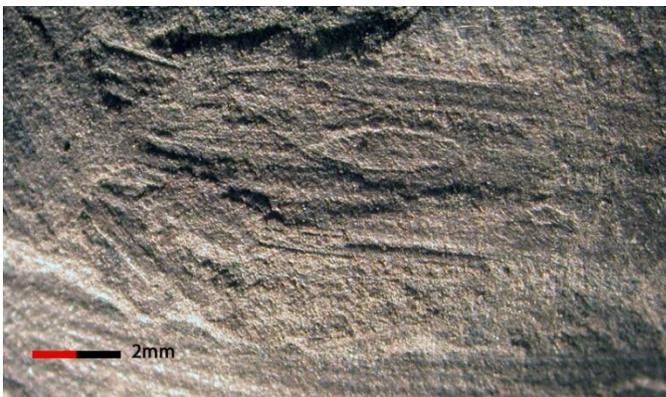
AGALLAS:



A



B



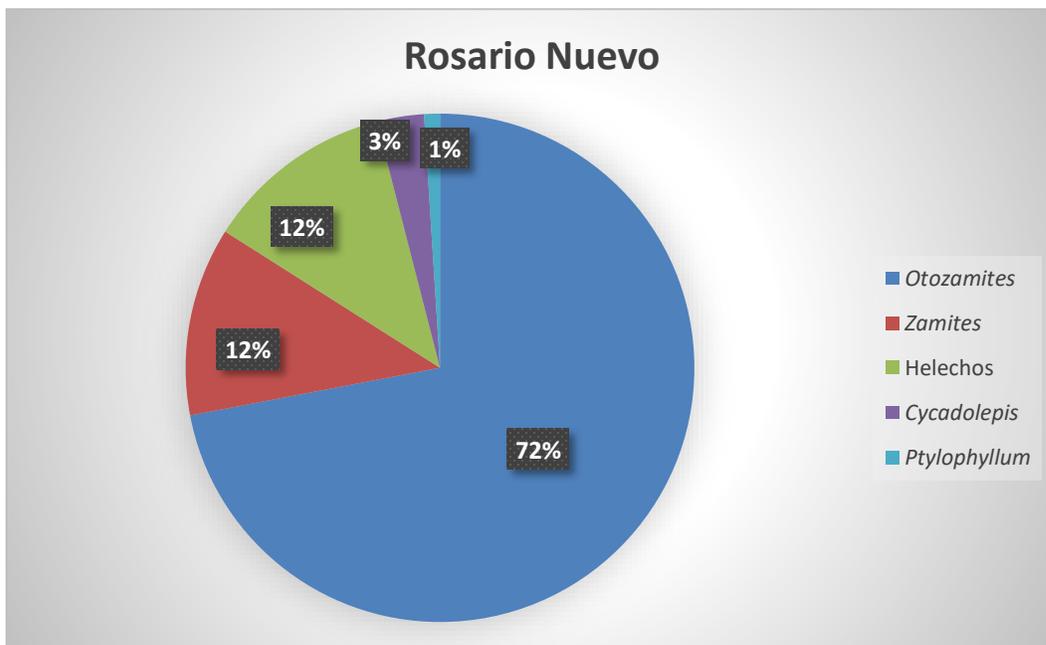
C

CFZR 7.- Ejemplar indeterminado. (A) Se observan dos estructuras ovoides en la misma hoja. (B) La primera estructura tiene junto a ella dos más pequeñas también de forma ovoide de 2 mm de largo y 1 mm d ancho, las otras dos miden 2 mm de largo y 1.6 mm de ancho a 1 mm del margen superior y 1 mm margen inferior. (C) la segunda es de 3 mm de

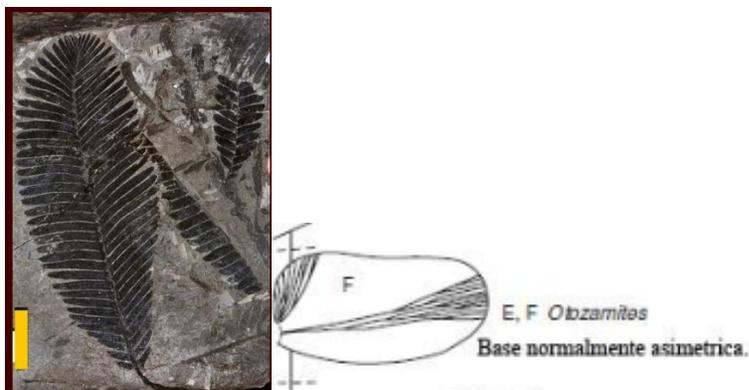
largo y 1 mm de ancho y se localiza a 1 mm del margen inferior y 2 mm del margen superior. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B y C.

### 7.-Localidad Rosario Nuevo, formación Zorrillo (Jurásico Medio)

Se analizaron 67 ejemplares fósiles pertenecientes a la colección de la FES Zaragoza, en donde se encontró únicamente una interacción, lo cual representa el 1.5% de los ejemplares estudiados. La oviposición se localiza sobre un ejemplar de *Otozamites hespera*. La gráfica 10 muestra la riqueza de géneros presentes en la localidad.



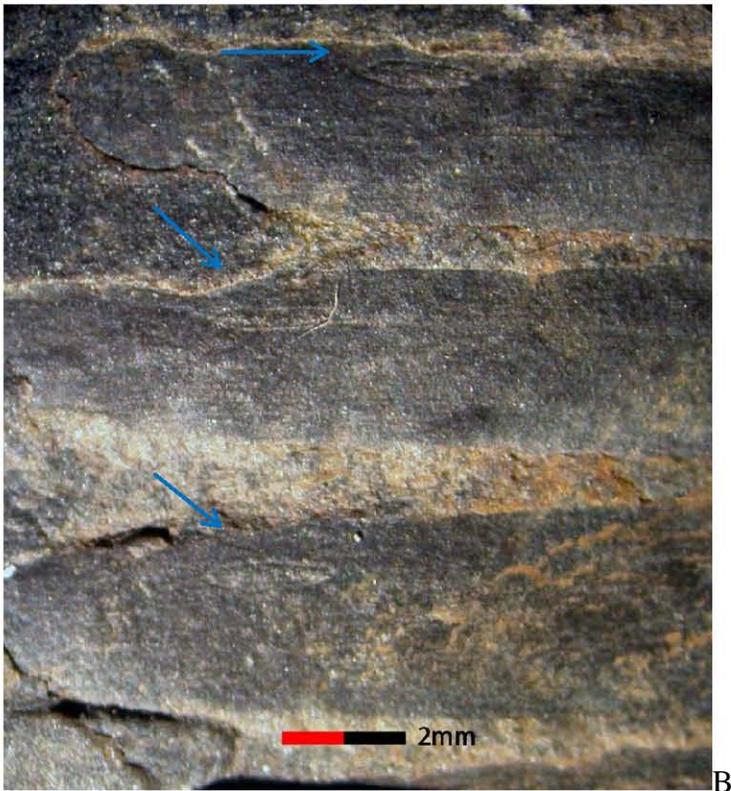
Gráfica 10 Porcentaje de géneros en la localidad



Ejemplos de *Otozamites* (género dominante)

**Localidad Rosario Nuevo, formación Zorrillo (Jurásico Medio)**

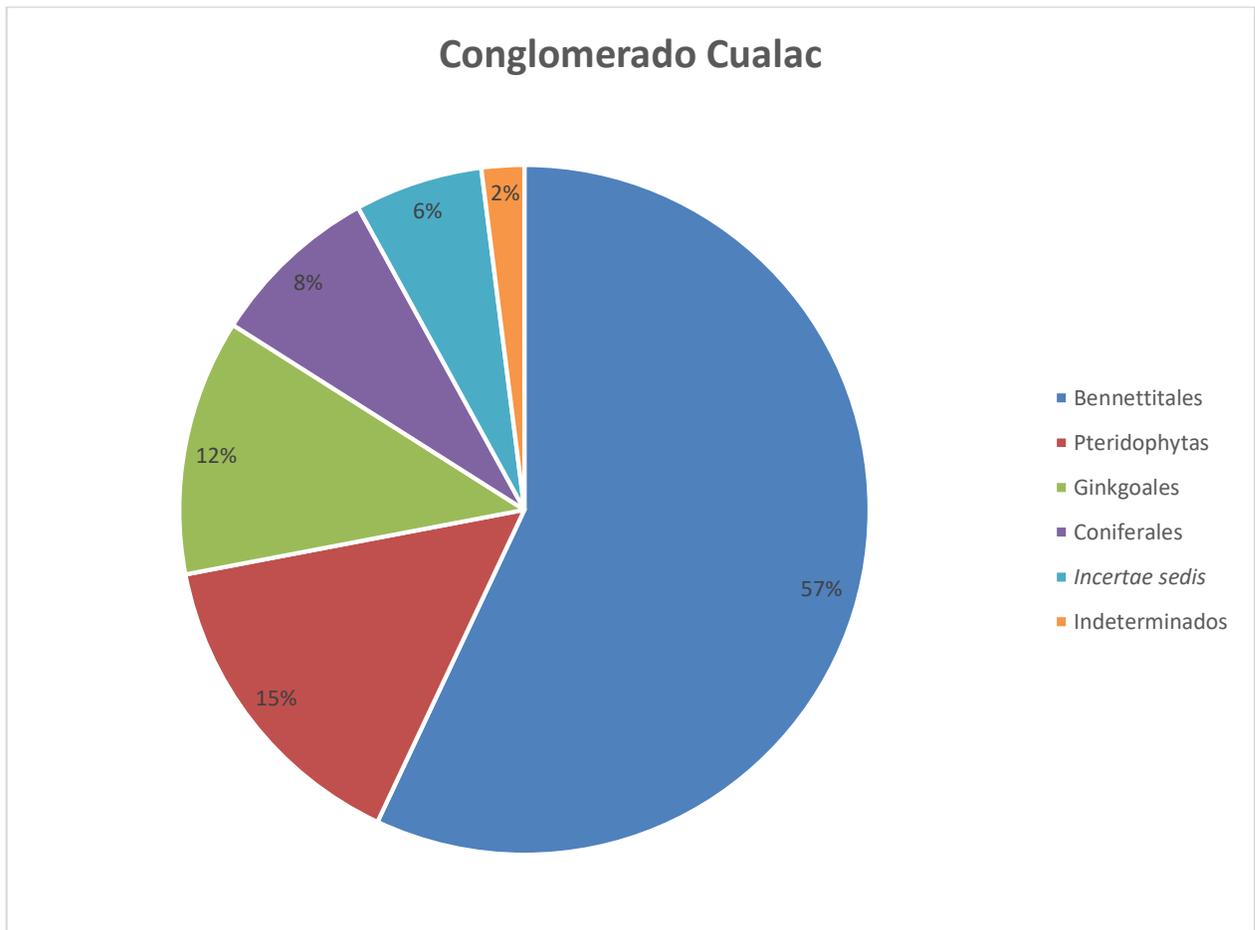
OVIPOSICION:



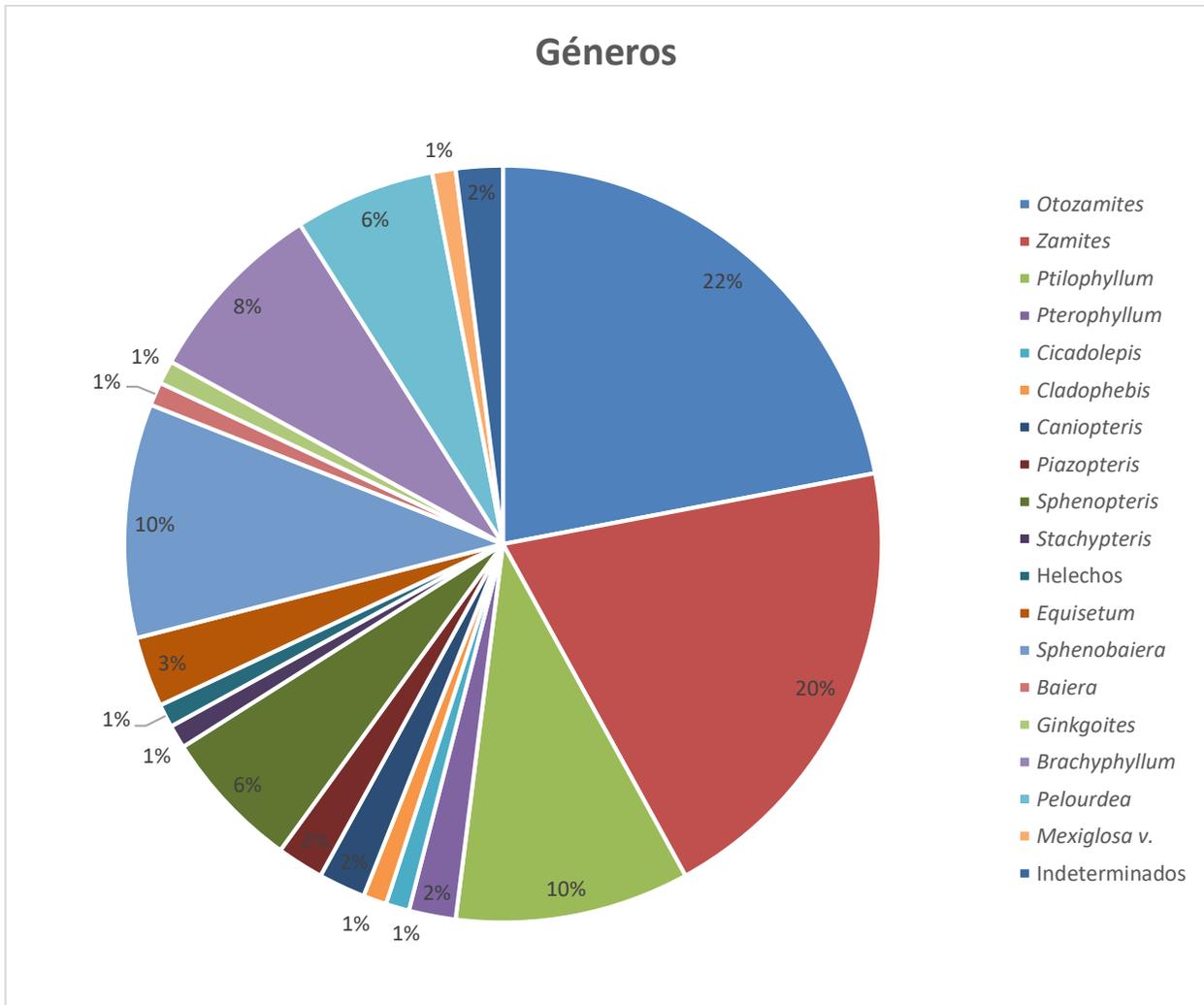
CFZR 3.- *Otozamites hespera*. (A) Posible ovoposición, se observan estructuras ovoideas alargadas sobre la hoja en la cuarta, quinta, sexta, octava, novena, treceava, catorceava; quinceava y dieciseisava pinna con dos estructuras. También en la decimonovena y vigésimo primera pinna, todas ellas solo del lado izquierdo. Sin embargo, una parte de la hoja está cubierta por sedimento impidiendo saber si hay en más pinna. La interacción más pequeña mide 1 mm de largo y menos de 1 mm de ancho y el más grande 4 mm de largo y 1 mm de ancho. (B) acercamiento donde se pueden observar las ovoposiciones. Escala: 2 cm en A, 2 mm en B.

## 8.- Localidades de Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio)

Se revisaron 649 fósiles. La gráfica 11 muestra la abundancia de grupos total. Los ejemplares con interacciones son siete lo cual representa el 1% del total de fósiles analizados. El género con mayor cantidad de interacciones es *Otozamites* con tres, luego *Zamites* con dos, *Sphenobaiera* Florin y *Ptylophyllum* Morris con una. No se presentó un claro tipo de interacción dominante ya que se encontraron tres agallas, tres ovoposiciones y sólo una alimentación en el margen. La gráfica 12 muestra el porcentaje de géneros total.



Gráfica 11 Porcentaje de grupos en la localidad



Gráfica 12 Porcentaje de géneros para Grupo Tecocoyunca

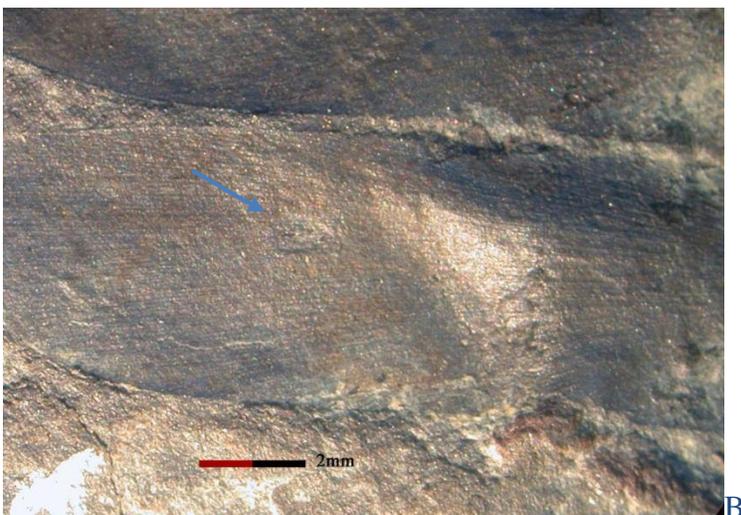


Ejemplos del género

dominante

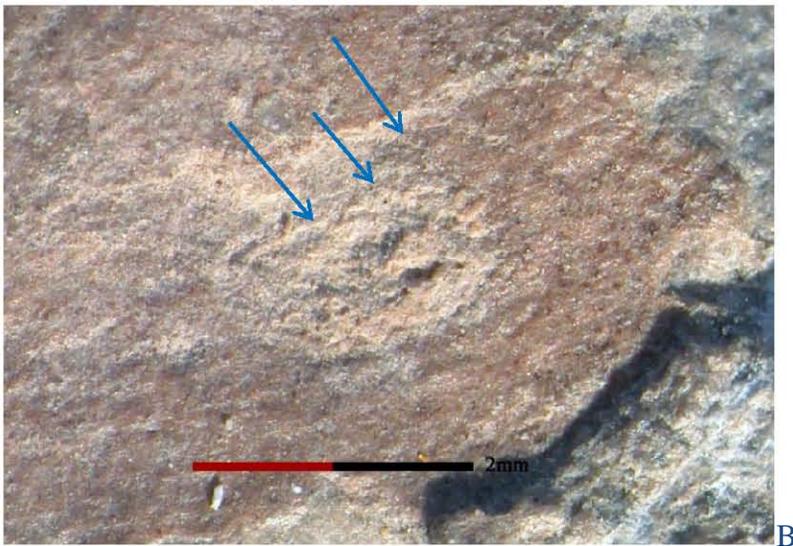
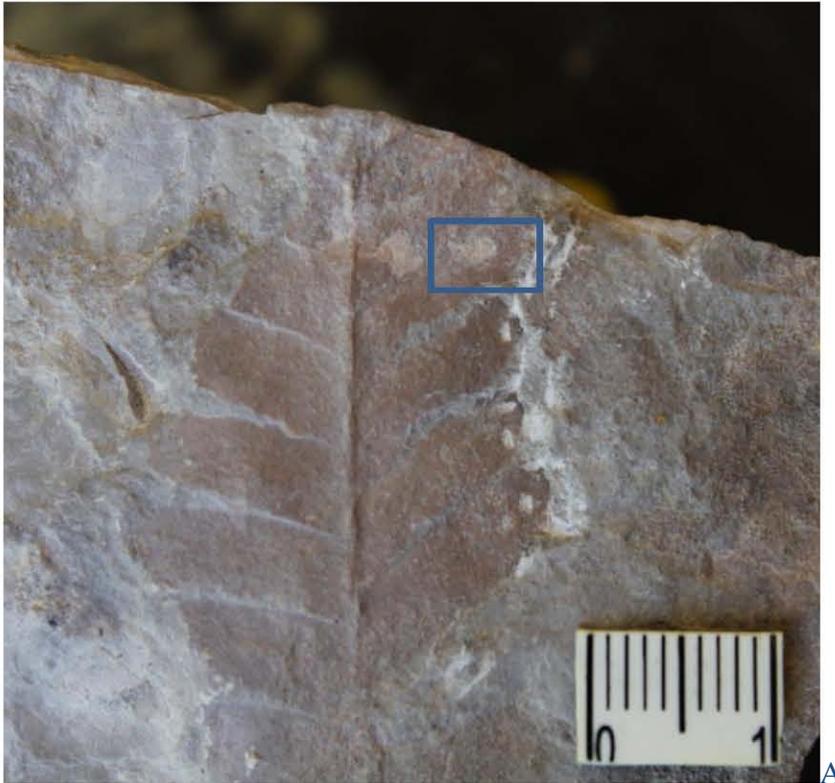
## Localidades de Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio)

### AGALLAS



CFZCC 74(2). – *Otozamites* sp. (A) Posibles agallas de tipo ovoide en la sexta pinna de 1.6 mm de largo y 0.7 mm de ancho a 9.3 mm de la base, 8.3 mm del ápice, 1.4 mm margen superior y 2.7 mm margen inferior. (B) acercamiento, dentro de la estructura se observa la

venación en paralelo de la pinna, aunque un poco difuminado. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

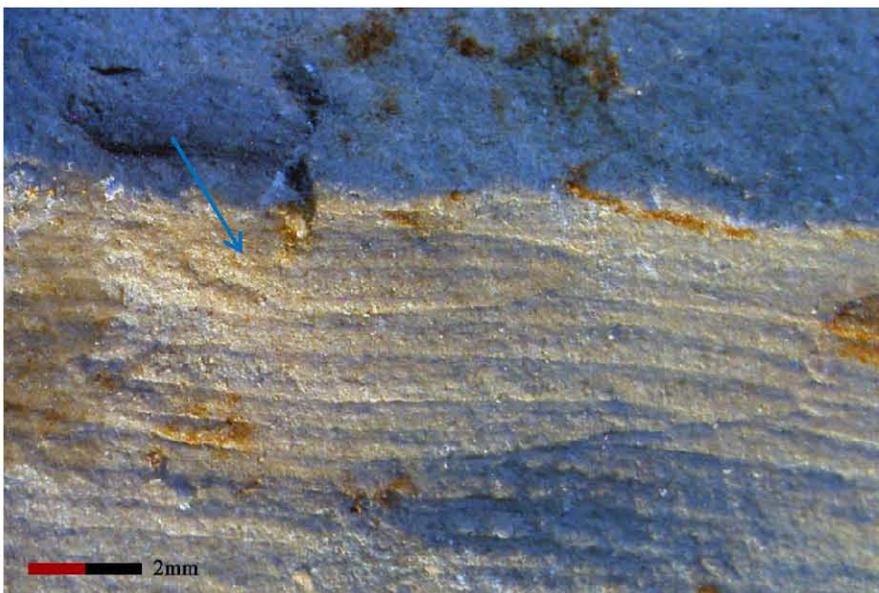


CFZCC 300.- *Ptilophyllum pulcherrium*. (A) Posible agalla de forma ovoide en la séptima pinna lado derecho, en la cual se observan tres estructuras ovoides una dentro de otra. La primera agalla se encuentra en la parte central y dentro sólo se observa sedimento, de 1.5

mm de longitud. En el segundo anillo la venación continúa y mide 2.4 mm, el tercero mide 3.4 mm de longitud, se encuentra a 4.8 mm de la base, 0.7 mm del ápice, 0.5mm del margen inferior y 0.1mm del margen superior, este se observa un poco difuminado. (B) acercamiento de la agalla. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



A



B

CFZCC 412(4). - *Sphenobaiera* sp. (A) Estructura ovoide de 4.5 mm de longitud y 1.5 mm de ancho, a 0.1 mm del margen superior y 12 mm margen inferior, la hoja se encuentra incompleta en la región apical y basal. (B) acercamiento. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

#### ALIMENTACION EN EL MARGEN



CFZCC361.- *Zamites lucerensis*. (A) Alimentación en el margen sobre la región apical de la pinna, donde se observa abultamiento y cambio de coloración midiendo 5.1 mm de largo,

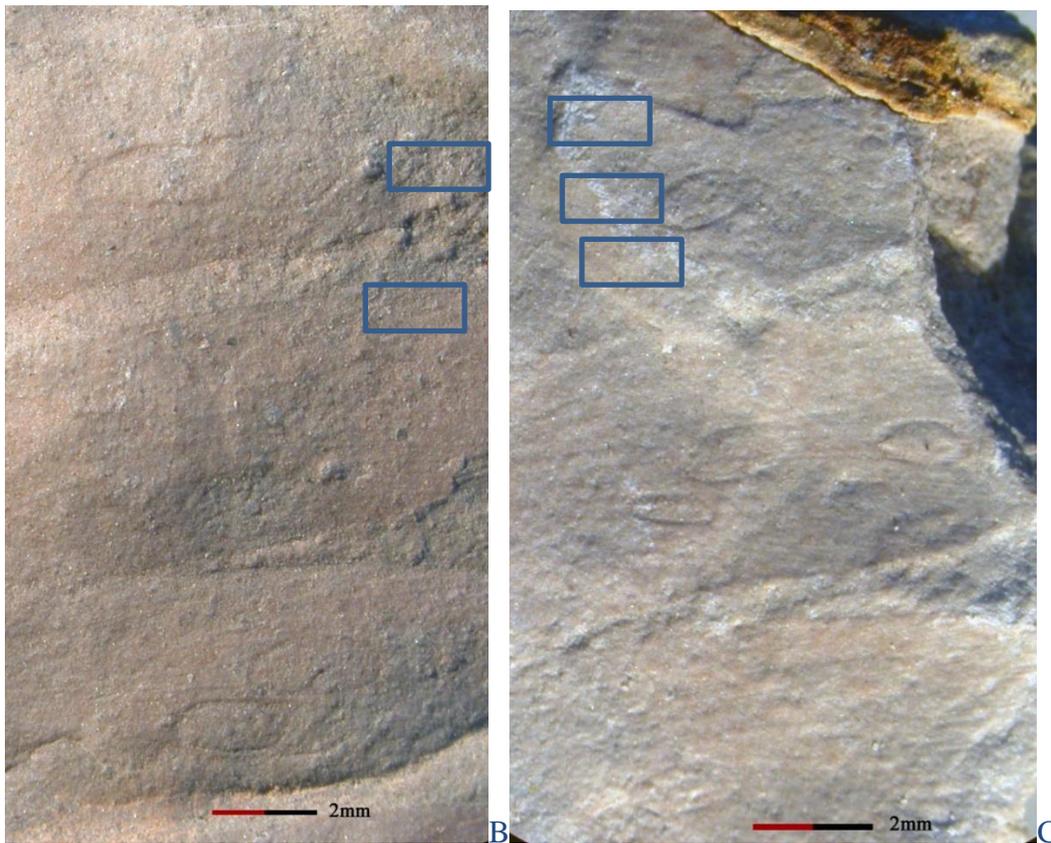
entra 3.5mm y se encuentra a 10 mm de la base. (B) acercamiento. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

### OVOPOSICIÓN



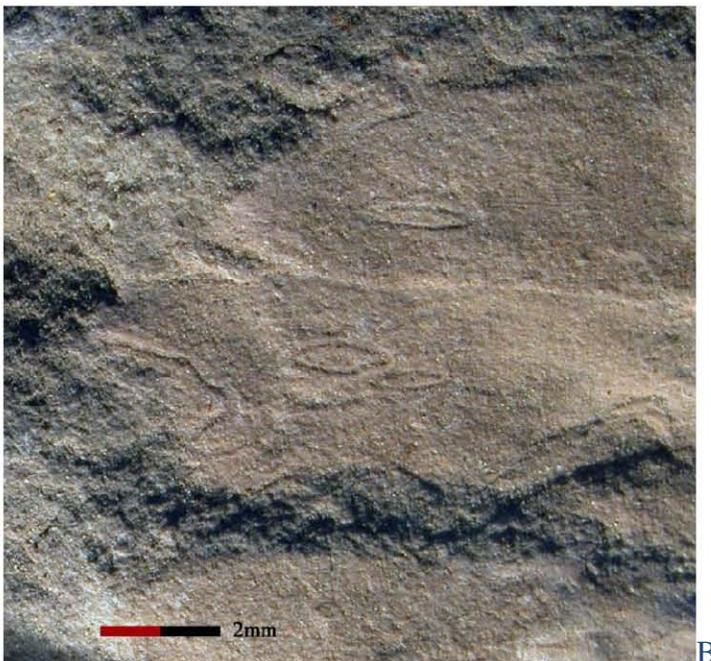
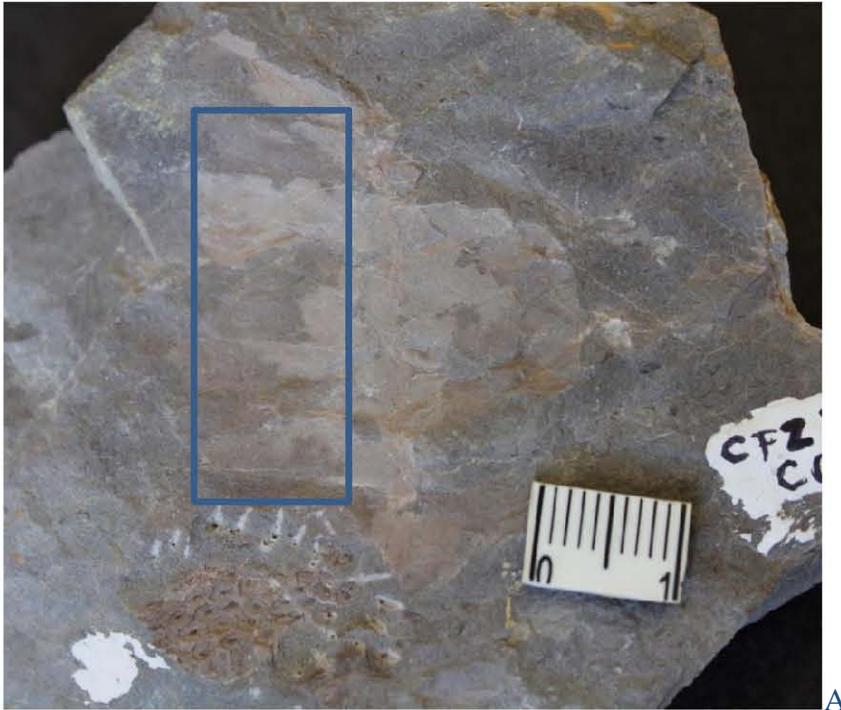
B

CFZCC64.- *Otozamites* sp. (A) Sobre todas las pinas del lado derecho se encuentran posibles ovoposiciones de tipo ovoide de 1.4 mm de largo y 0.3 mm de ancho, en su mayoría dos por pinna excepto en la primera y cuarta pinna donde solo hay una, generalmente en la región apical. Se observan también algunas oviposiciones en la región central, mientras que del lado izquierdo solo se observa en la tercera. Sin embargo, el material es fragmentado y la tercera pinna es la que mejor se observa; es posible que también se encontraran más interacciones. (B) acercamiento de la ovoposición. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.



CFZCC328.- *Zamites lucerensis*. (A) Oviposiciones de tipo ovoide observables en + y -. En el negativo lado derecha (B) se localizan sobre la tercera pinna, en la cual se observan dos y en la quinta se observa una mucho más grande posiblemente sean dos muy juntas. En el positivo lado derecho (C) se observa una en la sexta pinna, tres en la séptima y una en la octava. El tamaño es variable. La de mayor tamaño se considera como solo una puesta, la de la quinta pinna lado derecho en negativo es de 4.5 mm de largo y 1.2 mm de ancho; sin embargo, si son dos en realidad, su tamaño disminuye a 2 mm de largo, siendo la más

grande la de la región centran en la séptima pinna lado derecho positivo, la cual mide 2.1 mm de largo y 0.8 mm de ancho. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B y C.



CFZCC394.- *Otozamites* sp. (A) Ovoposiciones de tipo ovoide, se localizan sobre el lado izquierdo de la hoja sobre la tercera, cuarta, sexta, séptima y octava pinna. La de mayor tamaño es de 1.5 mm de largo y 0.5 mm de ancho y el más pequeño de 0.8 mm de largo y 0.1 mm de ancho. (B) La tercera pinna cuenta con tres estructuras, mientras que en las demás solo se encuentra una. El lado derecho de la hoja se encuentra muy mal preservado por lo cual se desconoce si contaba con más estructuras. Escala: 1 cm en A, 2 mm en B.

## Estrés hídrico

### Localidad Rosario Nuevo, Formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior)

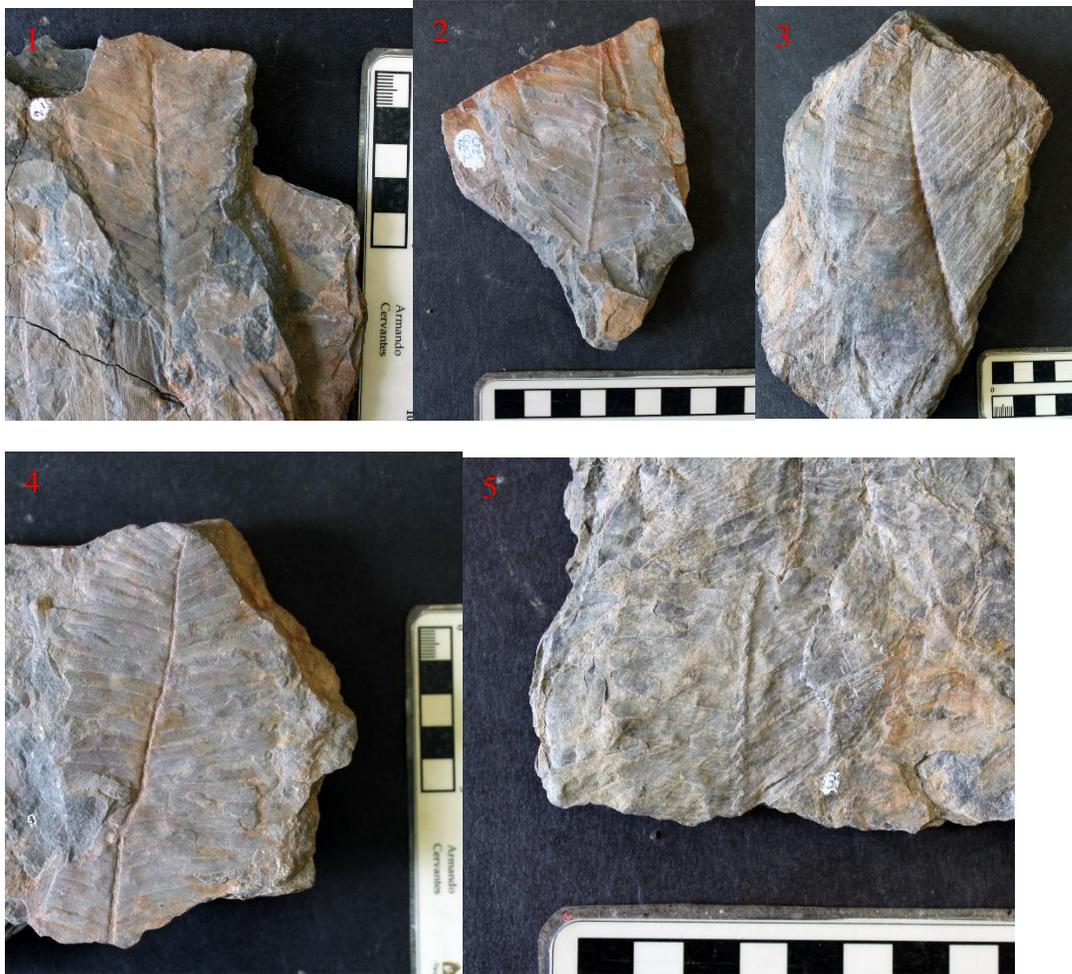


	Nombre	Fronda		Pínula		Área Foliar LxAx0.66
		Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	
1	CFZCr57	4.5	6.5	3.2	0.5	1.056
2	CFZCr78	17	9.5	6	0.5	1.98
3	CFZCr86	4.5	5.6	5.2	0.4	1.3728
4	CFZCr97	12	6	5.4	0.5	1.782
5	CFZCr114	10.5	9	5.3	0.5	1.749

Promedio: 1.58796

Fig. 18 y Tab.2 Ejemplares de *Otozamites hespera* utilizados para identificar el estrés hídrico. La gráfica recopila sus medidas, se mide el área foliar y se saca su promedio.

### Localidad Encinar de Castro, Formación Cuarcítica Cualac (Jurásico Inferior)

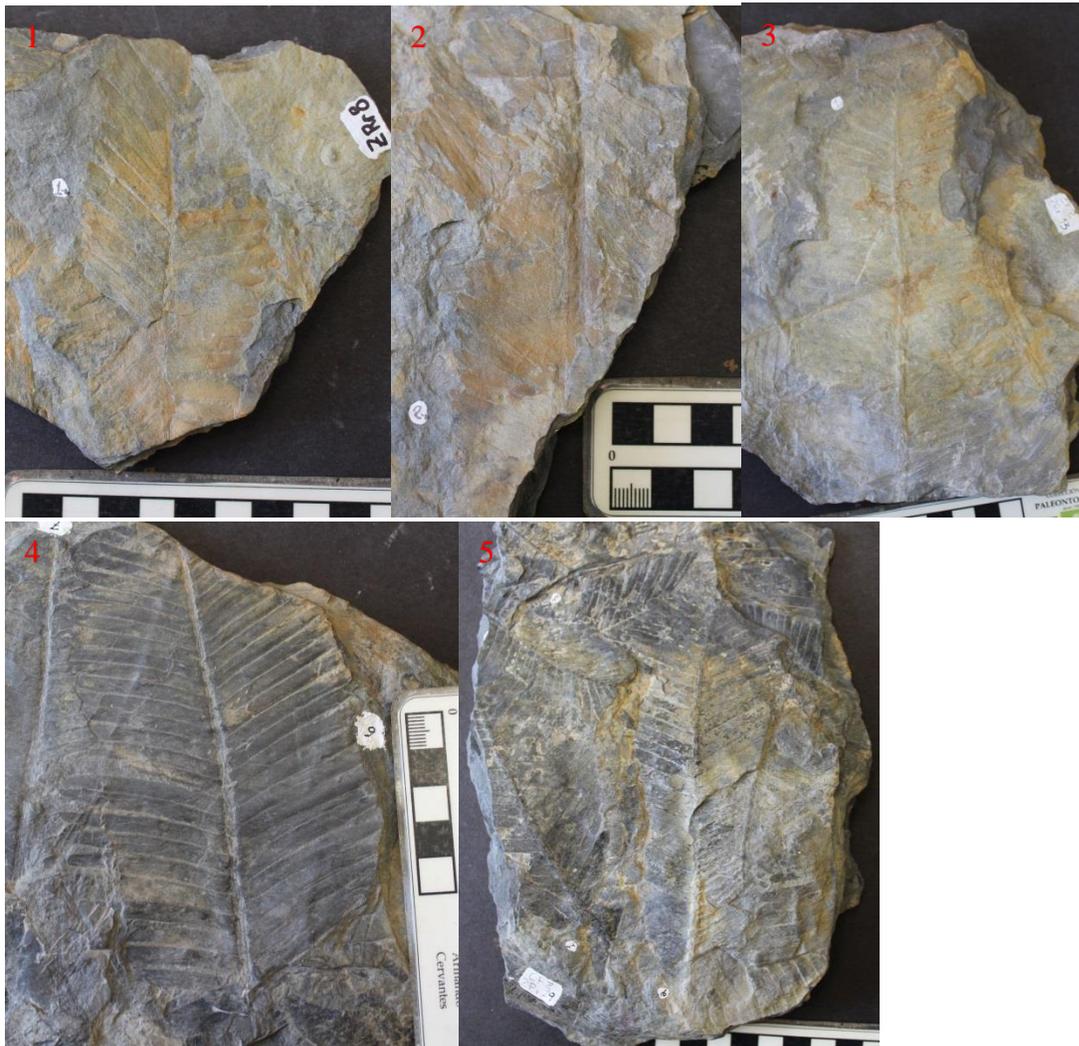


	Nombre	Fronda		Pínnula		Área Foliar LxAx0.66
		Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	
1	CFZEC1-2	8.3	4.9	2.7	0.4	0.7128
2	CFZEC2	7.2	5.1	3	0.3	0.594
3	CFZEC12	15.5	8.3	5.5	0.4	1.452
4	CFZEC24-3	13	6.8	4	0.3	0.792
5	CFZEC27-3	4.7	3.8	2.6	0.3	0.5148

Promedio: 0.81312

Fig. 19 y Tab.3 Ejemplares de *Otozamites hespera* utilizados para identificar el estrés hídrico. La gráfica recopila sus medidas, se mide el área foliar y se saca su promedio.

### Localidad Rosario Nuevo, Formación Zorrillo (Jurásico Medio)

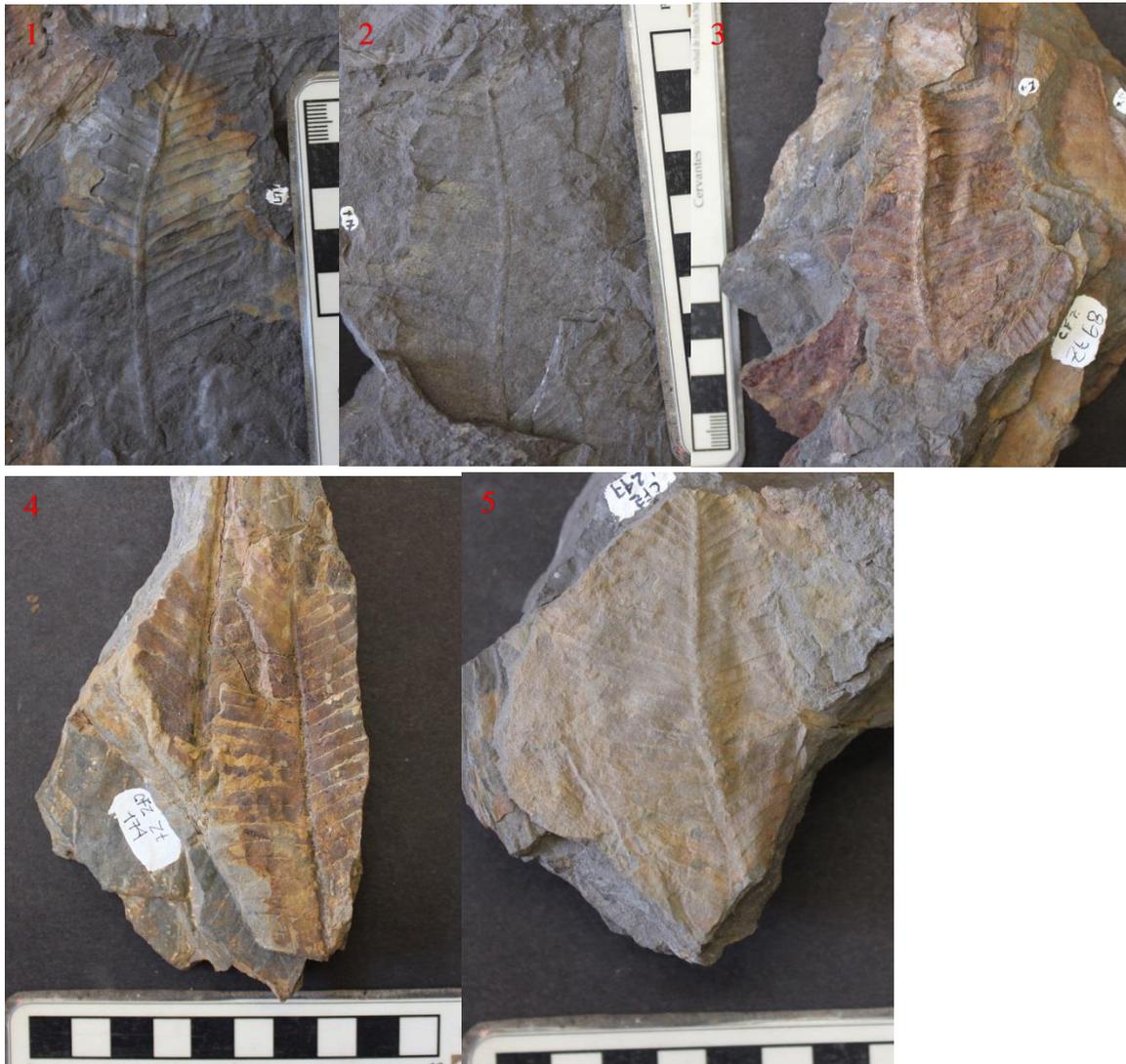


	Nombre	Fronda		Pínnula		Área Foliar LxAx0.66
		Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	
1	CFZZRr8(1)	9.7	4.6	2.8	0.3	0.5544
2	CFZZRr8(2)	9.5	3.5	3.3	0.3	0.99
3	CFZZRr13	15.4	7.2	4.3	0.4	1.1352
4	CFZZRr15	12.1	8.5	5.2	0.4	1.3728
5	CFZZRr19	12.7	4.4	3.4	0.3	0.6732

Promedio: 0.94512

Fig. 20 y Tab.4 Ejemplares de *Otozamites hespera* utilizados para identificar el estrés hídrico. La gráfica recopila sus medidas, se mide el área foliar y se saca su promedio.

### Localidad Río Ñumi, Formación Zorrillo-Taberna indiferenciadas (Jurásico Medio)



	Nombre	Fronda		Pínnula		Área Foliar LxAx0.66
		Largo (cm)	Ancho (cm)	Largo (cm)	Ancho (cm)	
1	CFZZt52(5)	9	4.3	2.6	0.3	0.5148
2	CFZZt52(7)	8.1	4.5	2.5	0.3	0.495
3	CFZZt68	7	4.2	3.3	0.4	0.8712
4	CFZZt174	7.8	4.2	2.1	0.4	0.5544
5	CFZZt247	6.5	2.6	2.1	0.3	0.4158

Promedio: 0.570224

Fig. 21 y Tab.5 Ejemplares de *Otozamites hespera* utilizados para identificar el estrés hídrico. Se muestran sus medidas, se mide el área foliar y se saca su promedio.

## DISCUSIÓN:

Se discute primero las interacciones del Jurásico Inferior y posteriormente las del Jurásico Medio, esto para visualizar si se presentan cambios en las interacciones y si esto se puede asociar a las edades.

### Localidad Rosario Nuevo, Formación Rosario

Localidad Rosario Nuevo, Formación Rosario (Minas)

Ejemplar	Tipo de Interacción	Género
CFZR 155	Minas rectas	<i>Zamites</i> sp.
CFZR 197	Minas en serpentina	Indeterminado
CFZR 160	Alimentación en el Margen	<i>Otozamites</i> sp.
CFZR 189	Alimentación en el Margen	<i>Zamites</i> sp.
CFZR 190	Alimentación en el Margen	<i>Otozamites hespera</i>

Tabla 6. Se muestran los resultados del tipo de interacción y donde se encontraron en la localidad Rosario perteneciente a la Formación Rosario.

Orden	Familias	Distribución
Thysanoptera	0	
Hemiptera	34	L
Lepidoptera	2	L
Coleoptera	31	L y G
Hymenoptera	7	L y G
Diptera	26	L y G

Tabla 7. Familias en el Jurásico Inferior representando los órdenes fitófagos (gallícolas y minadores), su distribución Gondwana (G) y Laurasia (L). Datos tomados de Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018.

Los ejemplares que muestran minas pertenecen al género *Zamites* (CFZR 155) y a una Bennettita indeterminada (CFZR 197) (Tab.6). El primer fósil presenta un patrón de tipo linear, mientras el segundo corresponde a un patrón en serpentina. Debido a que los tipos de daño no se presentaron en más ejemplares es difícil saber si el insecto era especializado; sin embargo, la mayoría de los insectos minadores actuales muestran preferencia por plantas específicas (Salvo y Valladares, 2007). Dentro de los grupos probables causantes se pueden mencionar: Coleoptera, Diptera, Himenoptera o

Lepidoptera, en donde los adultos que corresponden a las larvas minadoras son generalmente de tamaño pequeño (Hering, 1951).

Los coleópteros, lepidópteros e himenópteros tienen formas larvales similares. Estos cuentan con tres patas anteriores y todos ellos tienen una mandíbula de tipo masticador (Salvo y Valladares, 2007). En la mayoría de las larvas de dípteros su mandíbula se modifica en "ganchos de boca" que se mueven en un plano vertical y son adecuados para raspar o perforar tejido e ingerir exudando fluidos. El tipo de mina de todos ellos puede ser de tipo lineal o en serpentina; sin embargo, el orificio de salida de coleópteros e himenópteros usualmente es circular y de gran tamaño, el de los lepidópteros es circular, pero de tamaño pequeño, mientras que el de los dípteros suele ser semicircular y pequeño (Winkler *et al.*, 2010).

El tipo de orificio de los ejemplares encontrados es de tamaño pequeño, siendo menor a 1 mm, por lo cual el orden Diptera o Lepidoptera podrían ser los causantes y, aunque para el Jurásico Inferior el Orden Diptera cuenta con mayor número de familias (42), mientras que Lepidoptera (2) (Tab. 7) (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018). Las minas que dejan los dípteros actuales en su mayoría se dan en plantas herbáceas (Salvo y Valladares, 2007). Además, aunque algunas minas pueden parecerse a las de los lepidópteros, estas en muchos casos suelen entrelazarse entre ellas, a diferencia de las de lepidópteros que son rectas o en serpentina, pero sin entrelazarse, y es más común que los dípteros dejen minas en forma de mancha (Winkler *et al.*, 2010). También hay que mencionar que los dípteros no ingieren paredes celulares de las hojas, por lo cual producen un excremento fluidizado que se endurece y forma manchas oscuras o una capa oscura en el tejido vegetal en el interior de la mina, a diferencia de los lepidópteros los cuales dejan excretas en el centro de la mina (Winkler *et al.*, 2010). Debido a estas razones, se propone que son dos diferentes insectos los que causaron nuestras minas, pero ambas pertenecientes al orden Lepidoptera.

Localidad Rosario (Alimentación en el margen)

Los ejemplares (CFZR 160,189,190) (Tab.2) tienen marcas de alimentación en el margen en la región apical de un tamaño similar. El primero pertenece al género *Zamites*

mientras que los otros dos pertenecen al género *Otozamites*; debido a esta preferencia por una misma región y las marcas similares en tamaño se propone que fueron hechas por el mismo tipo de aparato masticador y el orden propuesto como el responsable de los daños es el orden Ortóptera los cuales tienen una alimentación más generalista (Pérez-Contreras, 1999) y para el Jurásico inferior hay evidencia fósil de al menos 9 familias (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018). Y podemos encontrar familias tan diversas que se encuentran tanto en Laurasia como en Gondwana. Por ejemplo, la familia Protogryllidae, se ha registrado en Colorado USA (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

### Localidad Rosario Nuevo formación Cuarcítica Cualac

Ejemplar	Tipo de Interacción	Genero
CFZCCr 19(1)	Minas en serpentina	<i>Zamites oaxacensis</i>
CFZCCr 33(4)	Agallas	<i>Zamites oaxacensis</i>
CFZCCr 54(1)	Alimentación en el Margen	<i>Mexiglossa varia</i>

Tabla 8. Se muestran los resultados del tipo de interacción y donde se localizaron en la localidad Rosario nuevo perteneciente a la formación Cuarcítica Cualac.

En la localidad Rosario Nuevo se reportan tres interacciones, la mayoría sobre Bennettitales en hojas de *Zamites* (2) y la última en una hoja de *Mexiglossa varia*. La gráfica 3 muestra que la mayoría de ejemplares de esta localidad pertenece a Bennettitales; sin embargo, la gráfica 4 muestra que los porcentajes de *Zamites* con 47% son parecidos al de *M. varia* 41%.

### Localidad Rosario Nuevo (Minas)

La única mina encontrada la tiene el ejemplar CFZCCr 19(1) (Tab.8), esta tiene un patrón de serpentina, similar al localizado en la Formación Rosario; sin embargo, y a diferencia de esta que se encuentra en una Bennettital indeterminada, se encuentra en un ejemplar de *Mexiglossa varia*. Como ya se ha mencionado antes los insectos minadores tienden a tener preferencia sobre un tipo de planta (Salvo y Valladares, 2007). *Mexiglossa varia* no guarda una relación de parentesco con la Bennettital; es debido a lo anterior que el insecto causante debe de ser diferente al que interaccionó con plantas de la formación Rosario. Como ya se mencionó antes para el Jurásico Inferior el Orden Diptera cuenta con

mayor número de familias con 42, mientras que Coleoptera tiene 16, Himenoptera 7 y Lepidoptera 2 (Tab. 7) (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

#### Localidad Rosario Nuevo (Agallas)

El ejemplar con marca de agallas es CFZCCr 33(4) (Tab.4), el tipo de interacción muestra similitud morfológica con los ejemplares CFZCA75 y CFZCA 119, los cuales se encuentran sobre un ejemplar de *Zamites* y el otro en una Bennettita indeterminada (Tab.5). Sin embargo, la edad de las localidades es diferente ya que la formación Cuarcítica Cualac pertenece al Jurásico Inferior (Jiménez-Rentería y Rueda-Gaxiola, 2002). Es por esta razón que el insecto causante debe ser diferente; sin embargo, puede pertenecer al mismo orden. Debido al tamaño y forma de estas agallas es posible que esté relacionado más con la picadura de alimentación; en la actualidad los órdenes más comunes son Thysanoptera y Hemiptera (Nieves-Aldrey, 1998). La tabla 3 muestra el número de familias asociadas con órdenes gallícolas que se encontraban presentes en el Jurásico inferior (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

#### Localidad Rosario Nuevo (Alimentación en el margen)

El único ejemplar que muestra marcas de alimentación en el margen pertenece a *Mexiglossa* v. (CFZCCr 54(1).) (Tab. 8). En el margen se observan dos marcas de tipo media luna muy cercanas entre sí, debido a que es el único ejemplar localizado en esta formación y también es el primer reporte de interacción en una *Mexiglossa* v. es difícil el asignar un posible causante; sin embargo, el orden Orthoptera suele ser muy generalista y para el Jurásico Inferior cuentan con nueve familias (Tab.7) (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

#### **Localidad Encinar de Castro formación Cuarcítica Cualac**

Esta localidad no ha sido ampliamente estudiada y solo se cuenta con 42 ejemplares fósiles, es debido a esto que posiblemente no se haya encontrado interacciones.

#### **Localidad Cañada Alejandro, formación Zorrillo Taberna Indiferenciadas**

En la localidad Cañada Alejandro el número de interacciones sobre un género de plantas puede estar relacionado con la abundancia. Ya que el mayor número de interacciones se da

en *Zamites* que es el género dominante de la localidad 51%; los estudios de Velasco *et al.*, (2015), muestran que en la localidad de Otlaltepec los géneros con interacción son *Zamites* y *Otozamites*, esto muestra una correspondencia que puede deberse a la abundancia de las plantas en la región. Otra posible respuesta es que los insectos podrían haber empezado a manifestar una predilección a las plantas del género *Zamites*.

#### Cañada Alejandro

Ejemplar	Tipo de Interacción	Género
CFZCA 11	Alimentación en el Margen	<i>Anomozamite sp</i>
CFZCA 210	Alimentación en el Margen	Indeterminado
CFZCA 251	Alimentación en el Margen	Indeterminado
CFZCA 304	Alimentación en el Margen	<i>Anomozamites intermedium</i>
CFZCA 51	Agallas	Indeterminado
CFZCA 75 (a)	Agallas	<i>Zamites lucerencis</i>
CFZCA 75 (b)	Agallas	Indeterminada
CFZCA 97	Agallas	<i>Zamites sp.</i>
CFZCA 103	Agallas	<i>Zamites fenionis</i>
CFZCA 119	Agallas	Indeterminado
CFZCA 143	Agallas	<i>Otozamites sp.</i>
CFZCA 149	Agallas	Indeterminado
CFZCA 151	Agallas	Indeterminado
CFZCA 189	Agallas	<i>Otozamite</i>
CFZCA 239	Agallas	<i>Ginkgoaceae sp.</i>
CFZCA 29	Oviposición	<i>Zamites tribulosus</i>
CFZCA 79	Oviposición	<i>Zamites morfotaxa</i>
CFZCA 260	Oviposición	<i>Zamites lucerensis</i>
CFZCA 341	Oviposición	Indeterminado

Tabla 9. Se muestran los resultados del tipo de interacción y donde se localizaron en la localidad Cañada Alejandro perteneciente a la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciado.

#### Localidad Cañada Alejandro (Alimentación en el margen)

Los ejemplares que muestran alimentación en el margen (Tab. 9) se localizan en dos ejemplares indeterminados y dos en *Anomozamites*. El daño en los indeterminados es en forma de arco en el margen inferior muy similares en tamaño y en *Anomozamites* en la región apical también con un tamaño muy similar a los daños registrados en la localidad Rosario Nuevo, debido a esta similitud morfológica se propone al orden Orthoptera como el causante de los daños, para el Jurásico Medio se tienen 8 familias presentes (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

### Localidad Cañada Alejandro (Agallas)

Los ejemplares que muestran agallas se observan en (Tab. 9) en este caso los ejemplares (CFZCA 75, CFZCA 119) y (CFZCA 149, CFZCA151) presentan similitudes morfológicas, el primero se encuentra en *Zamites*, mientras que el segundo en una pinna indeterminada; las otras dos agallas se encuentran ambas en ejemplares de hojas indeterminadas; debido a esto es difícil saber si el causante era un insecto monófago, olífago o polífago, pero se puede atribuir al mismo orden. El resto de las estructuras son muy diferentes morfológicamente en tamaño, forma (ovoides y redondeados), aunque el género conocido más dañado es *Zamites*, también hay dos registros en *Otozamites*, cuatro indeterminados y uno en Ginkgoaceae. En la actualidad los insectos gallícolas son representados por los órdenes Thysanoptera, Hemíptera en relación con la picadura y Lepidoptera, Coleoptera, Himenoptera y Diptera los son en relación a la puesta (Nieves-Aldrey, 1998). En la (Tab. 10) se observa el número de familias registradas para cada orden de insectos gallícolas durante el Jurásico Medio (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

Orden	Familias	Distribución
Thysanoptera	1	L
Hemiptera	40	L
Lepidoptera	4	L
Coleoptera	56	L y G
Himenoptera	21	L
Diptera	50	L y G

Tabla 10. Familias en el Jurásico Medio representado órdenes fitófagos (gallícolas y minadores), así como su distribución. Datos tomados de Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018.

### Localidad Cañada Alejandro (Ovoposición)

Los géneros con ovoposición se observan en la Tab. 9 La marca en el ejemplar CFZCA 29 es muy diferente a los demás, ya que es de tipo redondeado y de un tamaño menor (1mm); mientras que los ejemplares CFZCA 79, 260 y 341 las marcas son muy similares morfológicamente en cuanto a forma, medidas similares y lugar de la puesta en la

hoja; el resto son parecidas, pero no al grado de los mencionados anteriormente; debido a esto podemos proponer la presencia de por lo menos dos insectos diferentes.

Las puestas de tipo ovoide en los ejemplares (CFZCA79, 260 y 341) son morfológicamente similares a los reportados por (Van Konijnenburg-van Cittert y Schmeiner, 1999) y (Grauvogel-Stamm y Kelber, 1996), estos autores asocian los huevos con endoposiciones producidas por el orden Odonata; el primero de estos autores describe dos tipos diferentes de morfología en los huevos. En el tipo A, las impresiones de los huevos las describe como elípticas en su contorno, con ápices agudos y con medidas generalmente de 3mm de longitud y 0.8mm de ancho, rodeadas por un ligero surco, ordenadas en paralelo a la nervadura, las hileras se pueden encontrar hasta 20 filas transversales y 6 longitudinales con distancias de 4mm (Fig. 22). En el tipo B las impresiones son de forma elíptica de hasta 2.5mm de largo y 0.7mm de ancho, también paralelos a la nervadura, pero con ápices menos agudos, los huevos dentro de las filas a veces muestran contacto entre ellos y algunos muestran distancias de hasta 3mm. El tipo B, es el más parecido al nuestro pero las nuestras son de mayor tamaño, en promedio 5mm de largo y 2mm de ancho (Fig. 22).

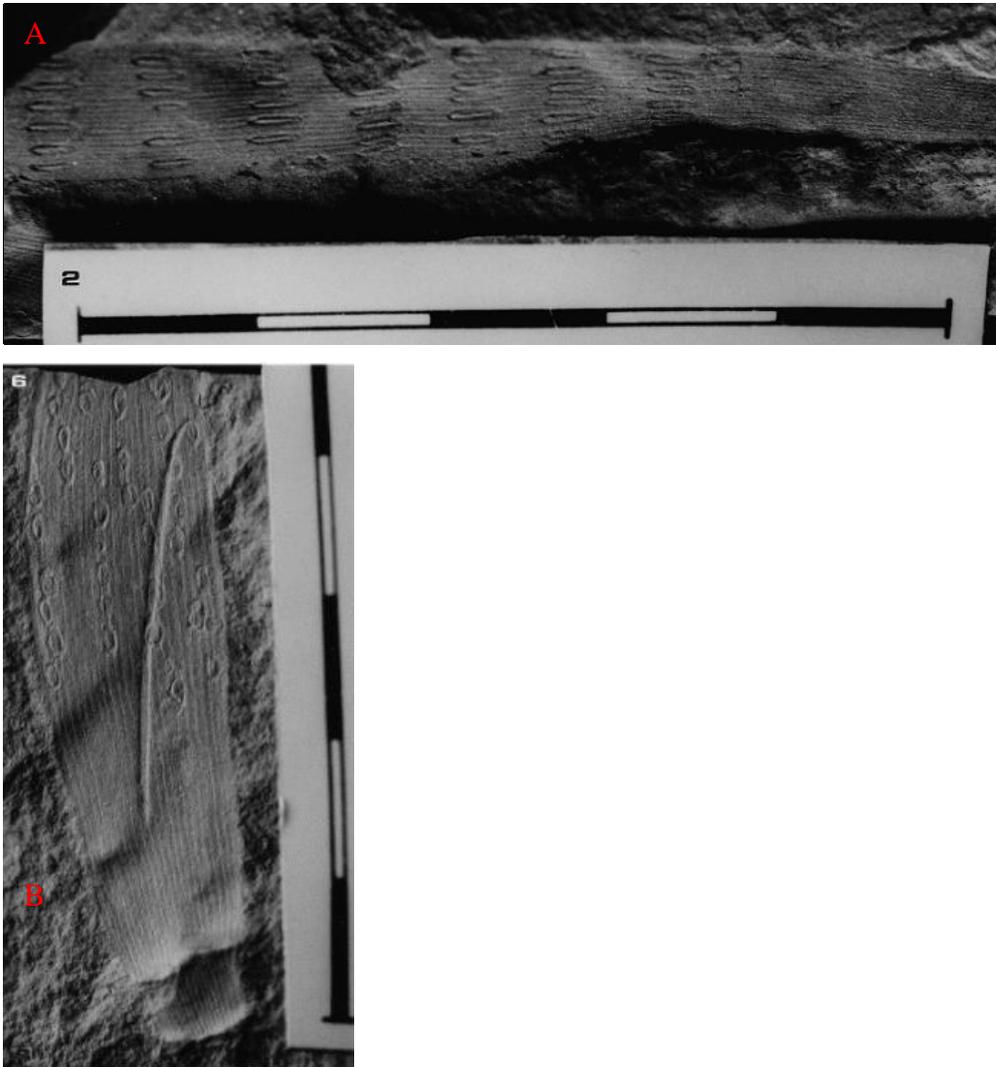


Fig. 22 A *Schmeissneria microstachys*. Ejemplo de la descripción Tipo A. B *Podozamites*. Ejemplo de la descripción Tipo B. Ambas con huellas de posible ovoposición de odonatos, donde se observa un patrón en la lámina. Tomado de Van- Konijnenburg-van Cittert y Schmeiner, (1999).

Los ejemplares fósiles de odonatos en el Jurásico se han encontrado en Eurasia, aunque hay familias como la Mesomatiidae que se encuentran durante el Triásico en Australia, lo cual muestra también una distribución en Gondwana; no existen indicios de fósiles en América para ese periodo o anteriores (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

Se ha corroborado el parecido morfológico entre puestas actuales de odonatos con los ejemplares fósiles encontrados (A. Córdoba, com. pers.); debido a esto se concluye que el Orden causante de la puesta corresponde a Odonata. Cabe resaltar que las puestas de los

odonatos están estrechamente relacionadas con cuerpos de agua. Flores B.M.A., (2014), propone en su paleo reconstrucción de la localidad Cañada Alejandro la existencia de un área de inundación adyacente. Este es el primer registro de ovoposiciones de este tipo en el género *Zamites*.

### Localidad Rio Ñumi formación Zorrillo Taberna indiferenciadas

En la localidad Rio Ñumi se reportan cinco interacciones aparentemente todas sobre Bennettitales; sin embargo, la mayoría son hojas indeterminadas (3), mientras que una se ubica en *Zamites* y otra más en *Otozamites*. De acuerdo a la gráfica 5 se puede observar que el género más abundante en esta localidad era *Zamites*, lo que permite interpretar que en esta localidad la abundancia no está relacionada con las interacciones.

#### Rio Ñumi

Ejemplar	Tipo de Interacción	Genero
CFZZt 41	Minas	<i>Otozamites hespera</i>
CFZZt 193	Alimentación al Margen	<i>Zamites lucerensis</i>
CFZZt 31	Agallas	Indeterminado (corteza)
CFZZt 141	Agallas	Indeterminado
CFZZt 202	Agallas	Indeterminado

Tabla 11. Se muestran los resultados del tipo de interacción y dónde se localizaron en la localidad Rio Ñumi perteneciente a la Formación Zorrillo-Taberna indiferenciado.

#### Localidad Rio Ñumi (Minas)

La mina del ejemplar CFZZt 41 (Tab. 11), es de tipo lineal, y como se mencionó anteriormente los insectos minadores tienen preferencia sobre un tipo de planta (Salvo y Valladares, 2007). A diferencia de la localidad Rosario Nuevo de la formación Rosario que pertenece al Jurásico Inferior, la formación Zorrillo-Taberna pertenece al Jurásico Medio. Es posible que, aunque el tipo de mina sea también de tipo lineal, no sea del mismo orden el insecto causante del daño. Los principales órdenes causantes de minas en la actualidad son Lepidoptera, Coleoptera, Himenoptera y Diptera, en el Jurásico Medio la diversidad de familias se observa en la tabla 10 (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018). Las minas que producen estos cuatro órdenes son muy similares entre sí, aunque los dípteros en su mayoría dejan minas en mancha, nuestro ejemplar es lineal y no se observan marcas de excretas oscuras junto a las paredes de la mina por lo cual podemos descartar este orden.

Hay que resaltar que no es posible observar un orificio de salida; por lo cual es más difícil discernir entre los tres órdenes restantes, el orden Coleoptera es el que contaba con mayor número de familias (56) y por ende de diversificación, pero al ser la mina de un tamaño pequeño y que en la actualidad muy pocas familias de coleópteros son minadores (Winkler *et al.*, 2010), lo más probable es que los lepidópteros fueran los causantes de la mina.

#### Localidad Rio Ñumi (Agallas)

Las agallas las presentan tres ejemplares indeterminados (CFZZt 31, 141 y 202) (Tab. 11). Dos agallas se encuentran en pinnas y se infiere que son Bennettiales debido al tipo de venación paralela, mientras que CFZZt 31 se encuentra en un pedazo de corteza. Los tres son muy diferentes morfológicamente por lo cual es probable que la interacción se deba a insectos diferentes, los posibles causantes son los mismos que los explicados en los ejemplares de Cañada Alejandro ya que pertenecen a la misma Formación y Edad de Jurásico Medio.

La alimentación en el margen en la localidad Rio Ñumi es en dos ejemplares indeterminados y dos sobre el género *Anomozamites* siendo estos los primeros registros para el género ya que anteriormente en México sólo habían sido reportadas en plantas del Género *Zamites* y *Otozamites*, (Velasco *et al.*, 2015).

#### **Localidad camino a Rosario Nuevo, Formación Zorrillo (Jurásico Medio)**

En esta localidad se reporta únicamente una interacción en un ejemplar de Bennettial, esto se sabe debido a la venación en paralelo que presenta. Es importante remarcar que en esta localidad el 77% de hojas pertenecen a grupos de filicales, mientras que sólo el 14% pertenece a Bennettiales (Graf. 6). La interacción encontrada son dos agallas (CFZR 7), que se localizan en diferentes partes de la hoja. Son muy similares morfológicamente, por lo cual se propone que el insecto causante es el mismo. Debido a la morfología y a que no se encuentran localizados en forma de camino lo más posible es que estas agallas estén más relacionadas con puesta que con alimentación, por lo cual los posibles órdenes de insectos causantes son Lepidoptera, Coleoptera, Himenoptera y Diptera.

#### **Localidad Rosario Nuevo, Formación Zorrillo (Jurásico Medio)**

Esta localidad muestra también únicamente un tipo de interacción, el cual es ovoposición (CFZR 3), sobre un ejemplar de *Otozamites hespera*, que presenta una abundancia del 72% y se propone que la interacción está relacionada con la abundancia de la planta. La interacción se muestra sobre toda la región apical de la hoja; sin embargo, es muy diferente morfológicamente a las que presentan otras localidades, de momento no se le puede asignar un posible orden de insecto causante.

### Localidades de Grupo Tecocoyunca (Jurásico Medio)

En la formación Conglomerado Cualac todas las marcas de interacción se encontraron sobre ejemplares de Bennettiales y puede estar relacionado con la abundancia, ya que el orden más abundante es justamente este, con el 52%. El género más abundante es *Otozamites* que cuenta con el 19% donde se encontraron tres interacciones, seguido de *Zamites* con dos y su porcentaje es menor con 17%; sin embargo, esto da pauta para proponer como se mencionó anteriormente que los insectos tenían una preferencia por este grupo.

Ejemplar	Tipo de Interacción	Género
CFZCC 74(2)	Agallas	<i>Otozamites sp.</i>
CFZCC 300	Agallas	<i>Ptilophyllum pulcherrium</i>
CFZCC 412(4)	Agallas	<i>Sphenobaiera sp.</i>
CFZCC 361	Alimentación en el Margen	<i>Zamites lucerensis</i>
CFZCC 64	Ovoposición	<i>Otozamites sp.</i>
CFZCC 328	Ovoposición	<i>Zamites lucerensis</i>
CFZCC 394	Ovoposición	<i>Otozamites sp.</i>

Tabla 12. Se muestran los resultados del tipo de interacción y donde se localizaron en la Formación Conglomerado Cualac (Nombre tentativo).

### Localidades de Grupo Tecocoyunca (Agallas)

La tabla 8 muestra los ejemplares con agallas (CFZCC 74(2), CFZCC 300, CFZCC 412(4)); todas son diversas por lo cual se puede concluir que los insectos causantes son diferentes, mientras que CFZCC 300 y CFZCC 412(4) no comparten similitud morfológica con ningún ejemplar observado anteriormente en otras localidades, estos por su forma ovoide y de gran tamaño pueden estar relacionados con la puesta y sus posibles causantes podrían ser los órdenes Lepidoptera, Coleoptera, Himenoptera o Diptera (Tab. 10), al pertenecer también este grupo al Jurásico Medio. Mientras que el ejemplar CFZCC 74(2) es similar a CFZCCr 33(4), CFZCA75 y CFZCA 119, e igualmente podrían estar relacionados

con la alimentación por estilete de succión, los cuales en la actualidad están representados por Thysanoptera y Hemiptera; otra posibilidad es que el causante este más relacionados con los reportados en la localidad Cañada Alejandro debido a la edad, hay que recalcar que el ejemplar de esta formación pertenece a *Otozamites*.

#### Localidades de Grupo Tecocoyunca (Alimentación en el margen)

Un ejemplar de *Zamites lucerensis* muestra alimentación en el margen (CFZCC 361) (Tab.12), en la región apical y en forma de luna, muy similar también a la alimentación en el margen encontrado en la localidad Cañada Alejandro. Es posible que también sean los ortópteros los causantes de los daños. Para este punto la única familia que se conoce que es diferente entre el Jurásico Inferior y Jurásico Medio es la Bintoniellidae, la cual surge en el Triásico Superior y se extingue en el Jurásico Inferior y su registro fósil se restringe a Reino Unido y Rusia (Fossilworks, 2018; Paleobiodb, 2018).

#### Localidades de Grupo Tecocoyunca (Ovoposición)

Las ovoposiciones (Tab. 12), son similares morfológicamente y se encuentran sobre *Otozamites* (CFZCC 64 y CFZCC 394), mientras que el fósil CFZCC 328 corresponde a *Zamites*; es posible que en este caso si sea el mismo grupo de insectos el causante de estas puestas, ya que al ser de tipo externo el tipo de hoja en el que se encuentran no sean muy significativos, o bien al estar *Zamites* y *Otozamites* emparentados el tipo de insecto causante sea de tipo olifágo.

LOCALIDAD		Rosario Nuevo	Rosario Nuevo	Encinar de Castro	Cañada Alejandro	Rio Ñumi	Camino Rosario Nuevo	Rosario Nuevo	Grupo Tecocoyunca
		F. Rosario	F. Cuarcítica Cualac	F. Cuarcítica Cualac	F. Zorr. Tab. indiferenciadas	F. Zorr. Tab. Indiferenciadas	F. Zorrillo	F. Zorrillo	
EDAD		Jurásico I.	Jurásico I.	Jurásico I.	Jurásico M.	Jurásico M.	Jurásico M.	Jurásico M.	Jurásico M.
FOSILES REVISADOS		208	425	42	326	304	73	67	649
GENERO DOMINANTE		<i>Otozamites</i>	<i>Zamites</i>	<i>Otozamites</i>	<i>Zamites</i>	<i>Zamites</i>	<i>Phlebopteris</i>	<i>Otozamites</i>	<i>Otozamites</i>
PLANTAS CON INTERACCIONES	<i>Zamites</i>	2	2		6	1			2
	<i>Otozamites</i>	2			2	1		1	3
	<i>Anomozamites</i>				2				
	<i>Mexiglossa v.</i>		1						
	Ginkgoaceae				1				
	<i>Ptilophyllum</i>								1
	<i>Sphenobaiera</i>								1
	Indeterminado	1			8	3	1		
TOTAL		5	3		19	5	1	1	7
TIPO DE INTERACCIÓN	Alim. Margen	3	1		4	1			1
	Minas	2	1			1			
	Agallas		1		11	3	1		3
	Oviposición				4			1	3
PORCENTAJE DE EJEMPLARES CON INTERACCION		2.40%	0.70%		6%	1.60%	1.30%	1.50%	1%

Tabla 13. Resumen de datos de las localidades estudiadas.

Como se puede apreciar en la tabla 13 el porcentaje de interacciones fue mayor en la localidad Cañada Alejandro con 6%.

Las interacciones se encontraron en su mayoría en ejemplares de Bennettiales. Los géneros dominantes por localidades a excepción de camino a Rosario Nuevo pertenecen a este orden. Se interpreta que la dominancia de un grupo de plantas no está dada por la edad, ya que en la localidad Rosario Nuevo de la f. Cuarcítica Cualac el género dominante es *Zamites*, mientras que en Rosario Nuevo de la f. Rosario es *Otozamites*; ambas pertenecientes al Jurásico Inferior. Para el Jurásico Medio también podemos observar que las localidades Cañada Alejandro y Río Ñumi el género dominante es *Zamites*, hay que resaltar que ambas localidades pertenecen a la misma Formación. En las localidades Rosario Nuevo y Grupo Tecocoyunca, *Otozamites* es el género dominante. Estas correspondencias para el JI. son 2:1, mientras que para el JM. son 2:2; es posible que esta dominancia se relacione más a micro climas regionales que a la edad, o bien se puede deber a que son géneros generalistas.

El tipo de interacción más común registrado fueron las agallas y es posible observar que se incrementó su presencia durante el JM, pues en el JI solo se observan en la F. Cuarcítica Cualac.

Todas las ovoposiciones encontradas pertenecen al Jurásico Medio. Estas también parece que se han favorecido por microclimas propios, ya que, aunque todas las localidades pertenecen al terreno Mixteco y no se encuentran muy alejadas entre ellas, las ovoposiciones encontradas en la misma localidad muestran similitud morfológica, e incluso podrían pertenecer al mismo grupo de insectos; así las encontradas en Cañada Alejandro son similares entre ellas, pero diferentes a las de Grupo Tecocoyunca.

Se puede apreciar que el porcentaje de interacciones promedio por localidad es mayor durante el JM, ya que en todas las localidades alcanza como mínimo el 1% y un máximo de 6%; para el JI las localidades pertenecientes a la F. Cuarcítica Cualac no alcanzan el 1% de interacciones, mientras que la localidad Rosario Nuevo de la Formación del mismo nombre es la segunda con más interacciones 2.4%.

No.	Intervalo (cm <sup>2</sup> )	Nombre
1	menor a 0.01142	Nanofila I
2	de 0.01142 a 0.08240	Nanofila II
3	de 0.08241 a 1.3660	Microfila I
4	de 1.3661 a 3.4835	Microfila II
5	de 3.4836 a 9.8551	Microfila III
6	de 9.8552 a 57.7427	Notofila
7	de 57.7428 a 304.90	Mesófila I

Tabla 14. Tabla de los intervalos de categorías de área foliar. Modificado de Ortiz *et al.*, 2013.

Localidad	Formación	Edad	Categoría foliar	Área Foliar Promedio
Rosario Nuevo	Cuarcítica Cualac	Jl	MII	1.58796
Encinar de Castro	Cuarcítica Cualac	Jl	MI	0.81312
Promedio por Edad				1.99452
Rosario Nuevo	Zorrillo	JM	MI	0.94512
Rio Ñumi	Zorrillo Taberna Indiferenciada	JM	MI	0.570224
Promedio por Edad				1.230232

Tabla 15 con datos de área foliar de *Otozamites hespera*.

El objetivo cuatro plantea poder explicar si la diferencia en los porcentajes de interacciones en las localidades está relacionada con el estrés hídrico de las plantas. Para esto se decidió emplear a *Otozamites hespera*, ya que está presente en todas las localidades.

De acuerdo con la tabla de intervalos de categorías de área foliar (Ortiz *et al.*, 2013), los datos obtenidos en las localidades estudiadas (Tab. 15), corresponden principalmente a Microfila I. No obstante, los ejemplares de *Otozamites hespera* de la localidad Rosario Nuevo (Jl) pertenecen a la categoría Microfila II; el promedio de las localidades por edad, era mayor durante el Jurásico Inferior. Ortiz *et al.*, (2013) encuentran que la relación promedio de la vegetación, era mayor durante el Jurásico Medio, y concluyen que el clima era más seco durante el Jurásico Inferior. Sin embargo, en nuestro estudio, el cual emplea únicamente una especie, encontramos que esta área foliar mayor en el JM no se cumple;

esto podríamos interpretarlo como un régimen hídrico menor en las localidades del JM, y como un cambio en el micro clima regional entre edades; esto es importante especialmente para la localidad Rosario Nuevo, ya que ambas localidades afloran en la barranca de Rosario Nuevo indicando que ocuparon la misma región geográfica, pero con una diferencia de aproximadamente 22 Ma.

Como se mencionó anteriormente, la localidad que presenta los ejemplares con mayor área foliar del género *Otozamites* es Rosario Nuevo de la F. Cuarcítica Cualac (JI) la cual entra dentro de la categoría microfila II; sin embargo, esta localidad solo presenta un 0.7% de interacciones (Tab.13); mientras que las localidades del JM Río Ñumi y Rosario Nuevo con un área foliar menor y dentro de la categoría microfila I, tienen un 1.6 y 1.5% de interacciones respectivamente. Esto podría indicar que el estrés hídrico si tiene relación con la cantidad de interacciones; pero la localidad Encinar de Castro también perteneciente a la categoría microfila I, cuenta con un área foliar promedio menor a la que presenta Rosario Nuevo (JM) y mayor a la de Río Ñumi, aunque los fósiles estudiados de esta localidad no cuentan con ninguna interacción. Esto indicaría que el estrés hídrico de las localidades no afecta la cantidad de interacciones, aunque cabe destacar que Encinar de Castro es la que cuenta con menor número de ejemplares estudiados (42).

Pinheiro *et al.*, (2016) hablan de cómo el porcentaje de herbivoría por los insectos a través de las eras, está relacionado con factores de temperatura, CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub>. Sin embargo, en este estudio no se encontró que el estrés hídrico sea una fuente de variabilidad para las interacciones con los insectos, estas podrían estar relacionadas con otro tipo de factores.

## CONCLUSIONES:

- Las plantas del orden Bennettitales, fueron las que presentaron mayor cantidad de interacciones. En las plantas del género *Zamites* se encontraron 13 interacciones: cuatro agallas, cuatro oviposiciones, tres alimentaciones en el margen y dos minas. *Otozamites* (9 interacciones), presentó: tres agallas, tres ovoposiciones, dos alimentaciones en el margen y una mina. *Anomozamites* presentó únicamente dos alimentaciones en el margen. En *Ptylophyllum* se encontró una agalla. Otros grupos que también presentaron interacciones fueron *Mexiglosa* v., con una alimentación en el margen, Gingoace morfotaxa con una agalla y *Sphenobaiera* también con una agalla.
- La especie con mayor cantidad de interacciones fue *Zamites*, principalmente en las localidades donde presenta una dominancia: Rosario Nuevo F. Rosario, Cañada Alejandro y Río Ñumi.
- El principal tipo de interacciones fueron las agallas, mayormente en Bennettitales (*Zamites*, *Otozamites*). Este tipo de interacción se incrementó durante el Jurásico.
- Se propone que los órdenes causantes de las interacciones fueron: Orthoptera para la alimentación en el margen, Lepidoptera para las minas y Hemiptera para las agallas.
- En la localidad Cañada Alejandro, las ovoposiciones podrían pertenecer al orden Odonata.
- En el género *Otozamites* hubo variación en el área foliar, probablemente ligado al efecto de estrés hídrico, el cual no está ligado a la cantidad de interacciones.
- A partir de las interacciones encontradas, especialmente minas y agallas, las cuales en la actualidad son producidas por insectos altamente especializados, podemos asumir que, en el periodo Jurásico, existieron comunidades de plantas e insecto bien establecidas. Estas comunidades habrían evolucionado por millones de años de manera conjunta.

## BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, A.F.J. (2004). Plantas Jurásicas de la región Noroccidental de Oaxaca (formaciones Rosario y Cualac): implicaciones paleobiogeográficas. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Anderson, J. M., Anderson, H. M., Archangelsky, S., Bamford, M., Chandra, S., Dettmann, M. y Rösler, O. (1999). Patterns of Gondwana plant colonization and diversification. *Journal of African Earth Sciences*, 28(1), 145-167.
- Baldwin, I. T., Halitschke, R., Kessler, A., & Schittko, U. (2001). Merging molecular and ecological approaches in plant–insect interactions. *Current opinion in plant biology*, 4(4), 351-358.
- Bellinger, P.F., Christansen, K.A. y Janssens, F. (1996-2015). Cheklist of the Collembola of the World. 23 de Mayo de 2018. Recuperado de: <http://www.collembola.org>
- Cadena, D. (2013). Evidencias de las interacciones Insecto-Planta en el Jurásico Medio de la Formación Otlaltepec (Puebla). Reporte de servicio social clave 2013-12/48-543. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Camarena, G. (2009). Señales en la interacción planta insecto. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente*. 15(1), 81-85.
- Castro, M. (1997). Huellas de Actividad Biológica sobre plantas del Estefaniense Superior de la Magdalena. *Revista Española de Paleontología*, 12(1), 56-66.
- Cates, R.G. (1980). Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of reasource abundance and plant chemistry. *Oecologia*, 46(1),22-31.
- Corro-Ortiz, M. G. y Ruiz-González, F. J. (2011). Análisis estratigráfico de las secuencias Jurásicas del área de Tlaxiaco, Oaxaca. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Crane, P. R., y Jarzembowski, E. A. (1980). Insect leaf mines from the Palaeocene of southern England. *Journal of Natural History*, 14(5), 629-636.

De Anda, G. M. A. (2008). Estudio petrológico del Grupo Consuelo (*sensu* Jiménez Rentería, J., 2004) en la Localidad de Rosario Nuevo, Municipio de Tezoatlán Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Ciencias de la Tierra, Escuela Superior de Ingeniería y Arquitectura, Unidad Ticomán, IPN, México, 241 p.

Diéguez, C. (2003). Flora y vegetación durante el Jurásico y el Cretácico. Monografías del Real Jardín Botánico de Córdoba, 11, 53-62.

Dozo, M. T. (1997). El significado de los fósiles para los antiguos habitantes de Patagonia. *Museo*, 10, 41-43.

Durán-Aguilar, R. F. (2013). Sedimentología y geocronología de los lechos rojos del Jurásico, Región Norte de la Cuenca de Tlaxiaco, Tezoatlán, Oaxaca; correlaciones y procedencia: México, DF, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México (Doctoral dissertation, Master's thesis).

Edirisooriya, G. y Dharmagunawardhane, H.A. (2013). Plant Insect-Interaction Fossil Flora from Sri Lanka. *International Journal of Scientific and Research Publications*, 3(1), 1-13.

Erben, H.K., (1956). El Jurásico Medio y el Caloviano de México, en XX Congreso Geológico Internacional, México, D.F., Monografía, p: 140.

Fernández-López, S. (2000). Temas de Tafonomía. Depto. Paleontología. Universidad Complutense de Madrid.

Ferrusquía, I. (2013). Geología /Paleontología: una relación muy Enriquecedora. *Paleontología Mexicana*, 3, 1-9.

Flores, M. A. (2014). Estudio de la paleoflora de una nueva localidad del Jurásico Medio “Cañada Alejandro” Formación Zorrillo. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Frey, R. W. (1973). Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Research*, 43(1).

- Galdámez, E. I. (2006). *Herbivoría en angiospermas fósiles de la formación Atotonilco El Grande, Hidalgo*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gámez, J. A. y Liñán, E. (1996). Revisión de la terminología icnológica en español. *Revista española de Paleontología*, 11(2), 155-176.
- García, A. (2015). *Papel De Los Colembolos en los Procesos de Descomposicion en los Manglares: El Caso de Cozumewl, Quintana Roo, Mexico*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gío-Argáez, R. (2003). El arte de conocer la vida antigua. *Ciencia Revista de la Academia Mexicana de Ciencias*, 54(3), 30-34
- González-Rodríguez, K. A y Castillo-Cerón, J. M. (2009). Los fósiles y la paleontología: En González-Rodríguez, K. A., Cuevas-Cardona, C. y Castillo-Cerón J. M. (Eds.). *Los fósiles del Estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 9 -1.
- Granados -Sánchez, D., Ruíz-Puga y P., Barrera-Escorcía, H. (2008). Ecología de la herbivoría. *Revista Chapingo. Serie ciencias forestales y del ambiente*, 14(1), 51-63.
- Grauvogel-Stamm, L. y Kelber, K. A. (1996). Plant-insect interactions and coevolution during the Triassic in western Europe. *Paleontología Lombarda*, 5(5), 5-23.
- Gutbrodt B, Mody K. y Dorn, S. (2011). Drought changes plant chemistry and causes contrasting responses in lepidopteran herbivores. *Oiko*, 120(11), 1732–1740.
- Guzmán, E.J. (1950). Geología del noreste de Guerrero: *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 2, 95-156.
- Hasiotis, S. T. y Dubiel, R. F. (1995). Termite (Insecta: Isoptera) nest ichnofossils from the upper triassic chinle formation, petrified forest national park, Arizona. *Ichnos: An International Journal of Plant & Animal*, 4(2), 119-130.
- Haugen, R., Steffes, L., Wolf, J., Brown P., Matzner, S. y Siemens D.H. (2008). Evolution of drought tolerance and defense: dependence of tradeoffs on mechanism, environment and defense switching. *Oikos*, 117(2), 231–244.

- Hering, E. M. (1951). *Biology of the Leaf Miners*. Dr. W. Junk, 's-Gravenhage, The Netherlands, 420 p.
- Hermes, D.A. y Mattson, W.J. (1992). The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology*, 67, 283–335.
- Hopkins, A.D. (1917). A discussion of C.C. Hewitt's paper on "Insect Behavior". *Journal of Economical Entomology*, 10, 92–93.
- Horn, M. Y. (2011). Primeras evidencias de interacción insecto-planta en el Neógeno del noroeste de la Argentina. *Revista Brasileña Paleontológica*. 14(1), 87-92.
- Jiménez-Rentería, J. (2004). Estudio palinoestatigráfico de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (Triásico-Jurásico) en la barranca Rosario Nuevo, Región de Tezoatlán al noroeste del estado de Oaxaca. México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Jiménez-Rentería, J. y Rueda-Gaxiola, J. (2002). Reestructuración formal de los grupos Consuelo y Tecocoyunca (*sensu* Jorge Jiménez-Rentería), con base en el estudio palinoestratigráfico de las formaciones Conglomerado prieto y Conglomerado Cualac de la Cañada de Rosario Nuevo, Tezoatlán, Oaxaca (resumen), en Tercera Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Puerto Vallarta, Jalisco, México: GEOS, Unión Geofísica Mexicana. p. 166.
- Khan, M.A.M., Ulrichs, C., y Mewis, I. (2010). Influence of water stress on the glucosinolate profile of *Brassica oleracea* var. *italica* and the performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 137(3), 229–236.
- Kraus, J. (1994). *Apuntes de Cecidiología*. Revista Brasil. Bot. Brasil.
- Labandeira, C. C. (1998). Early history of arthropod and vascular plant associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 26, 329-377.
- Labandeira, C. (2002) The History of associations between plants and animals. In: Herrera, C.M. y O. Pellmer (eds.) U.K.: Blackwell Science. pp. 26-74.

- Labandeira, C. C. y Phillips T. L. (1996). A Carboniferous insect gall: Insight into early ecologic history of the Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(16), 8470–8474.
- Labandeira, C. C., Wilf, P., Johnson, K. R., y Marsh, F. (2007). Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, Department of Paleobiology, Washington, DC.
- Labandeira, C. C., Kustatscher, E., y Wappler, T. (2016). Floral assemblages and patterns of insect herbivory during the Permian to Triassic of Northeastern Italy. *PloS one*, 11(11), e0165205.
- Lawton, J. H., y Schroder, D. (1977). Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, 265, 137-140.
- Leimu, R., Muola, A., Laukkanen, L., Kalske, A., Prill, N., y Mutikainen, P. (2012). Plant-herbivore coevolution in a changing world. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 144(1), 3-13.
- Lozano-Carmona, D. E. (2012) Paleoclima y flora fósil de río Ñumi: formación Zorrillo-Taberna indiferenciada, Oaxaca. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Martínez-Delclòs, X. (1996). El registro fósil de los insectos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, 20(1-2), 9-30.
- Martinez, L. C. A., y Artabe, A. E. E. (2017) Cícadas, fósiles vivientes del reino vegetal. *Ciencia Hoy*, 26(154), 36-42.
- Martínez, P., y Osvaldo, D. (2015). Inferencias paleoclimaticas con base en micro y microfósiles del conglomerado Cualac, jurásico inferior y grupo Tecocoyunca, jurásico medio, Guerrero. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

- Martini, M., y Ortega-Gutiérrez, F. (2018). Tectono-stratigraphic evolution of eastern Mexico during the break-up of Pangea: A review. *Earth-Science Reviews*, 183, 38-55.
- Martini, M., Velasco-de León, P., Zepeda-Martínez, M., Lozano-Carmona, D. E., & Ramírez-Calderón, M. (2017). Field guide to the Jurassic Otlaltepec and Tezoatlán Basins, southern Mexico: sedimentological and paleontological records of Puebla and Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 69(3), 691-709.
- Mattson, W.J. y Haack, R.A. (1987). The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience*, 37(2), 110–118.
- Moratalla, J. (2008). *Dinosaurios un Paseo entre Gigantes*. Madrid, España: Editorial Edaf, S. L.
- Nieves-Aldrey, J. L. (1998) Insectos que inducen la formación de agallas en las plantas: una fascinante interacción ecológica y evolutiva. Texto de la conferencia pronunciada el 20 de octubre de 1998 en Madrid, en el Museo Nacional de Ciencias Naturales. *Boletín SEA*, 23, 3-12.
- Ortiz - Martínez, E. L., Velasco de León, M. P., Salgado - Ugarte, I., y Silva-Pineda, A. (2013). Clasificación del área foliar de las gimnospermas fósiles de la zona norte de Oaxaca, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas*, 30(1), 150-158.
- Pardo, A. (1996). Fósiles y fosilización: procesos y resultados de la larga historia subterránea. *Boletín SEA*, 16, 31-43.
- Perea, D., Gutiérrez, G. D. M., Lecuona, G. R., Lorenzo, N., Martínez, S., Paners, G., Piñeiro, G., Rinderknecht, A., Rojas, A., Soto, M., Ubilla, M., Veroslavsky, G., Verde, M. (2008). Fósiles de Uruguay. *DIRAC*.
- Pérez-Contreras, T. (1999). La especialización en los insectos fitófagos: una regla más que una excepción. *Evolución y Filogenia de Arthropoda*. *Boletín SEA*, 26, 759-776.
- Person, C. y Delevoryas, A. (1982). The Middle Jurassic flora of Oaxaca, México. *Palaeontographica Abteilung B. Paläophytologie*. 180, 82-119.

Pinheiro, E. R., Lannuzzi, R., y Duarte, L. D. (2016). Insect herbivory fluctuations through geological time. *Ecology*, 97, 2501-2510.

Pott, C., McLoughlin, S., Wu, S., y Friis, E. M. (2012). Trichomes on the leaves of *Anomozamites villosus* sp. nov. (Bennettitales) from the Daohugou beds (Middle Jurassic), Inner Mongolia, China: Mechanical defence against herbivorous arthropods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 169, 48-60.

Regier, C., Shultz W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetzer R. Martin W y Cunningham W. (2010). Arthropod relationships revealed by phylogenetic analysis of nuclear protein-coding sequences. *Nature* 463, 1079-1083.

Rueda, J. (1975). La Paleobotánica y la palinología, sus relaciones y algunas aplicaciones. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 36, 1-30.

Salvo, A. y Valladares G. (2007). Parasitoides de minadores de hojas y manejo de plagas. *Ciencia e Investigación Agraria*, 34, 167-185.

Scott, C. (1992). Interaction and Coevolution of Plants and Arthropods during the Palaeozoic and Mesozoic. *The Royal Societ*, 335.

Silva-Pineda, A. (1969). Plantas fósiles del Jurásico Medio de Tecmatlán, Estado de Puebla: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología. *Paleontología Mexicana*, 27(76), 19.

Silva-Pineda, A. (1978). Paleobotánica del Jurásico de México-Contribuciones a la Paleobotánica del Jurásico de México. *Paleontología Mexicana*, 44(1), 1-16.

Slansky Jr, F. (1985). Food consumption and utilization. *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*, 87-163.

Stephen, A., Sarah, K., Martin, B., y Robert, B. (2015). The record of Australian Jurassic plant–arthropod interactions. *Gondwana Research*, 27, 20.

Strong, D.R. y Levin, D.A. (1979). Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *The American Naturalist*, 114(1),1-22.

- Taylor, T., Taylor, E., y Krings, M. (2009). *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants* (2da Ed.). Amsterdam: Elsevier.
- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Camarero, J. J., Corcuera, L., Sisó, S., y Gil-Pelegrín, E. (2004). Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 2, 165-192.
- Van Konijnenburg-van Cittert, H.A. y Schmeiner, S. (1999). Fossil insect eggs on Lower Jurassic plant remains from Bavaria (Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 152, 215–223.
- Vasilenko, D. V. (2005). Damages on Mesozoic Plants from the Transbaikalian Locality Chernovskie Kopi. *Paleontological Journal*, 39, 628–633.
- Velasco - De León, M. P., Flores-Barragán, M. y Cadena-González, D. (2015). Interacción planta-insecto sobre hojas de Bennettitales en la localidad Cerro el Matador del Jurásico Medio, Formación Otlaltepec (Puebla). *Paleontología Mexicana*, 4, 1-6.
- Vialov, O.S. (1975). The fossil traces of nourishment of the insects. *Paleontologicheskyy Sbornik*, 1, 147-155.
- Viejo, J. L. (1996). Coevolución de plantas e insectos. *Boletín. SEA Madrid*, 13, 13-19.
- Watson, J., y Sincock, C. A. (1992). Bennettitales of the English Wealden. *Monograph of the Paleontographical Society*. 1-228.
- Winkler, I. S., Labandeira, C. C., Wappler, T., y 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), 935-954.
- Zepeda, M. (2017). *Petrología de las areniscas continentales de la localidad Rosario Nuevo, Oaxaca. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.*
- Zhang, Z. Q. (2011). Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. In: Zhang, Z.-Q.(Ed.) *Animal. name Zootaxa*, 3148, 99-103.

### Sitios de internet

Fossilworks: Gateway to the Paleobiology Database. <http://fossilworks.org/?page=paleodb>

International chronostratigraphic chart. [www.stratigraphy.org](http://www.stratigraphy.org) v2016/04

Paleobiology Database. <https://paleobiodb.org/navigator/>