

Paleobiología de trazas fósiles de insecto en Tenerife

Paleobiology of insect trace fossils in Tenerife



Trabajo de Fin de Grado

VÍCTOR DE LEÓN HERNÁNDEZ

Tutorizado por Carolina Castillo Ruiz y Mariano Verde Cataldo. Grado en
Biología. Julio 2018.

ÍNDICE

ÍNDICE	2
Resumen	3
Abstract	3
Introducción.....	5
1.1. Icnología sistemática	7
1.2. Yacimiento paleontológico de Milán.....	9
Objetivo e hipótesis.....	10
Material y métodos	11
3.1. Descripción morfológica y biométrica de las trazas.....	11
3.2. Datos biométricos de las trazas	11
3.3. Posición de las trazas en el estrato.....	12
3.4. Conteo de trazas fósiles	12
3.5. Análisis estadísticos	14
Resultados.....	14
4.1. Descripción de las trazas fósiles de insectos de Milán	14
4.2. Abundancia relativa.....	21
4.3. Bioturbación	22
Discusión	23
Conclusiones	27
Conclusions	28
Agradecimientos.....	29
Bibliografía	30

Resumen

En la actualidad, se considera la Paleobiología una herramienta indispensable para el desarrollo de la Biología de la Conservación (Barnosky *et al.*, 2017). En este contexto se encuadra este Trabajo de Fin de Grado, dedicado al estudio de las trazas fósiles de insectos, las icnofábricas a las que dan lugar, y a la determinación de características sobre ellas (posición en el estrato, abundancia relativa, y nivel de bioturbación), con el objetivo de que sea útil para futuros estudios relacionados con la Biología de la Conservación. Para ello se han estudiado 414 trazas fósiles procedentes de cuatro niveles estratigráficos (una paleoduna y tres paleosuelos) de dos unidades estratigráficas (UI y UII), del yacimiento pleistocénico denominado Milán, que se localiza en el norte de Tenerife (Tejina, La Laguna).

La mayoría de trazas se pueden adscribir a *Rebuffoichnus casamiquelai*, citada por primera vez en Tenerife. Además, se ha observado que no existen diferencias significativas en los niveles de bioturbación entre ambas unidades (UI y UII), ni entre paleoduna y paleosuelos. Por otro lado, existen diferencias significativas en el porcentaje de horizontalidad de las trazas entre la paleoduna y los paleosuelos, pero no entre las dos unidades.

Palabras clave: Trazas fósiles, Celdillas, Insectos, Tenerife, *Rebuffoichnus casamiquelai*, Pleistoceno.

Abstract

Nowadays, Paleobiology is considered as an indispensable tool for the Conservation Biology development (Barnosky *et al.*, 2017). In this context is settled this TFG, focused on the study of insect trace fossils, their ichnofabrics and the determination of characteristics on them (position in the stratum, relative abundance and bioturbation level), aiming to be usefull for future studies related to Conservation Biology. For this purpose, 414 trace fossils from four stratigraphics levels (a paleodune and three palaeosols) of two stratigraphic units (UI and UII), from the Pleistocene deposit called Milan, located in the north of Tenerife (Tejina, La Laguna), have been studied.

Most of traces can be ascribed to *Rebuffoichnus casamiquelai*, first time mentioned in Tenerife. Furthermore, it has been observed that there are no significant differences in bioturbation levels among both units (UI and UII), or between paleodune and paleosols. On the other hand, there are significant differences in the horizontally percentage of the traces between the paleodune and the paleosols, but not among the two units.

Key words: Trace fossils, Cells, Insects, Tenerife, *Rebuffoichnus casamiquelai*, Pleistocene.

Introducción

Barnosky *et al.* (2017) consideran a la paleobiología una herramienta imprescindible para el estudio de la Biología de la conservación. La información que aporta puede ser tomada como referencia ecológica para predecir cambios benignos o a gran escala en ecosistemas jóvenes y considerar qué organismos son los más apropiados para desarrollarse en estos ecosistemas.

La icnología es una disciplina capaz de extraer información de los yacimientos, de una forma diferente a la Paleontología convencional, ya que se encarga del estudio de los registros del comportamiento de seres vivos. Mientras los fósiles de cuerpo indican patrones de muerte, un icnofósil (o traza fósil) marca pautas de vida. Un rastro o huella, una madriguera excavada, una perforación, un nido construido o restos de excrementos son típicos icnofósiles (Perea *et al.*, 2008).

La clasificación etológica de Seilacher de los icnofósiles (1953) es utilizada ampliamente hoy día; en ella estos son agrupados en categorías en función del comportamiento inferido que generó la traza y reciben diferentes nombres: trazas de Locomoción (*Repichnia*); alimentación (*Fodnichnia*); pastoreo (*Pascichnia*); reposo (*Cubichnia*) y vivienda o morada (*Domichnia*), fueron las originalmente descritas por Seilacher. Posteriormente se fueron añadiendo otras; de escape (*Fugichnia*); cultivo (*Agrichnia*); depredación (*Praedichnia*) y equilibrio (*Equilibrichnia*) (Seilacher, 2007).

El reconocimiento de estructuras recurrentes da lugar al establecimiento de un icnotaxón desde el rango de icnofamilia al de icnoespecie. El icnogénero y la icnoespecie dan nombre a la traza, y nada tienen que ver con el productor o potencial productor de la estructura. Esto se debe a que usualmente es difícil esclarecer a qué organismo pertenece cada traza, ya que estas son fruto de comportamientos recurrentes en la vida a lo largo de la historia natural (Perea *et al.*, 2008).

Ekdale *et al.* (1984) establecen los principios icnológicos que se pueden resumir en:

- Representan evidencia de comportamiento.
- Un mismo organismo puede producir más de un icnotaxón.
- El mismo icnotaxón puede ser producido por distintos organismos.

- Varios arquitectos pueden generar una única estructura.
- Los productores suelen ser animales de cuerpo blando que rara vez son preservados.
- Las trazas son preservadas en unidades rocosas (aunque el sustrato inicial pueda ser blando), si no, no fosilizarían.
- La misma estructura biogénica puede ser preservada de diferente manera en varios sustratos.
- Normalmente tienen largos rangos estratigráficos.
- En general, tienen estrechas gamas ambientales.
- Raramente son transportados.

Las trazas fósiles que se trabajan en este TFG pertenecen a insectos y están relacionadas con su estilo de reproducción. La transformación de los estratos debido a la actividad de estos organismos es lo que genera las icnofábricas.

La mayoría de las trazas fósiles de insecto en paleosuelos son cámaras de pupación, nidos o se relacionan con estas estructuras (Genise, 2017). Los procesos tafonómicos son aquellos involucrados en la preservación de las trazas una vez que estas o todo el suelo en el que se encuentran son enterrados y aislados de la atmósfera. Bromley (1996) afirmó que preguntar por el organismo que producía la traza no era la forma correcta de abordar la icnología, especialmente en el caso de los insectos, en los que relacionar una por una las trazas con un único productor parecía una tarea imposible.

A pesar de que los insectos rara vez se encuentran preservados en sus trazas, algunos nidos son lo suficientemente complejos para permitir hipótesis sobre homologías de comportamiento a lo largo del tiempo. Es decir, que productores desconocidos extintos son homólogos de conocidos extintos (Genise, 2017).

Esto demuestra que la icnología es una disciplina dinámica que proporciona interpretaciones sobre los productores de las trazas fósiles (Genise, 2017). Estas interpretaciones deben ser consideradas como hipótesis de trabajo e información complementaria para cualquier estudio que lo requiera.

1.1. Icnología sistemática

Los primeros estudios de trazas fósiles de insectos de Canarias se realizaron en los años noventa (Ellis y Ellis–Adam, 1993) donde se describieron nidos de antofóridos en Fuerteventura y Lanzarote que se adscribieron al icnogénero *Celliforma*. Genise *et al.* (2003) consideran errónea esta identificación y asocian estas trazas a dos icnogéneros; *Rebuffoichnus* Roselli 1987 (Fig. 1) y *Palmiraichnus* Roselli 1987 (Fig. 2) que son las que se esperan encontrar en el yacimiento.

Son estructuras sedimentarias a modo de dedal que se denominan celdillas, pertenecen a la categoría de “estructuras sedimentarias biogénicas” y se producen por la actividad de un organismo sobre o dentro de un sustrato no consolidado.

***Rebuffoichnus* Roselli 1987**

Pertenece a la Icnofamilia Coprinispheridae. Son cámaras pupales asociadas a coleópteros construidas por las larvas y abiertas por adultos. Se consideran trazas fósiles coproducidas (generadas por más de un comportamiento) y homoespecíficas (de una única especie). Este icnogénero ha sido citado actualmente en las islas orientales (Genise *et al.*, 2013).

Diagnosis: Forma variable de sub-cilíndrica a achatada, estructuras horizontales/sub-horizontales cuya pared externa presenta un aspecto áspero y abultado, mientras que su interior es liso o presenta una textura superficial débil. La cámara interna es elipsoidal en corte longitudinal y circular en corte transversal. La pared puede presentar un agujero de tamaño medio en la zona apical o media.

Está representado por dos Icnoespecies (Fig. 1) *Rebuffoichnus casamiquelai* Roselli 1987 y *Rebuffoichnus guancho* Genise *et al.* 2013. Esta última especie ha sido descrita por primera vez en Canarias y ha sido asociada a escarabajos curculiónidos y escarabeidos.

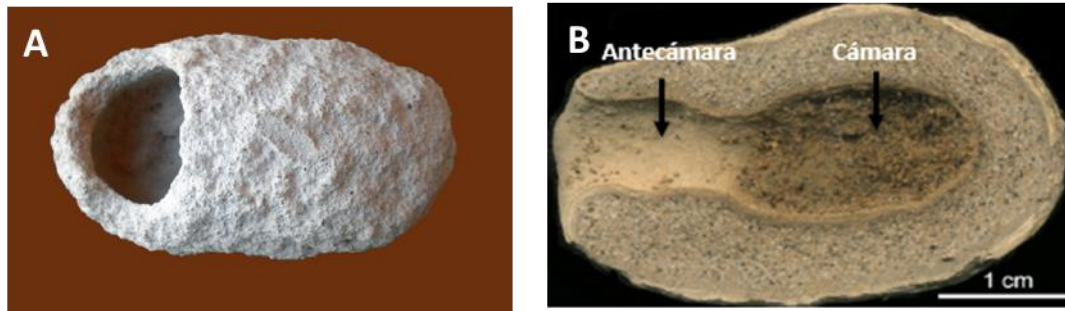


Fig. 1. A) Espécimen de *Rebuffoichnus casamiquelai*, de la Península Eyre, Australia. Tomada de Genise (2017). B) Corte longitudinal de un espécimen de *Rebuffoichnus guanche*. Tomada de Genise *et al.* (2013).

R. guanche se diferencia de *R. casamiquelai* por la presencia de una antecámara corta, cilíndrica y ligeramente cónica (Fig. 1 B). En muestras cerradas, la cámara y la antecámara están separadas por una partición que es convexa y externamente áspera. Internamente la partición es indistinguible del resto de la pared de la cámara.

***Palmiraichnus* Roselli 1987**

Pertenece a la familia Celliformidae. En canarias se ha citado la presencia de la icnoespecie *Palmiraichnus castellanosi*, celdillas adscritas a nidos de abejas realizados por el adulto y abiertos por el adulto descendiente, que en Canarias se han relacionado con 5 especies diferentes dentro del género *Andrena*; una en Lanzarote, otra en Fuerteventura, dos en Gran Canaria y una en Montaña Clara (La Roche *et al.*, 2014).

Diagnosis: Las celdillas son pequeñas ovoides/sub-cilíndricas, rectas o ligeramente curvadas, con un extremo redondeado (el posterior) y el otro cóncavo o truncado. El interior de la cámara es totalmente liso y brillante (Fig. 2, A). Presenta un cierre en espiral (Fig. 2, B) que separa la cámara de la antecámara. En la parte posterior de la celdilla, el revestimiento puede estar engrosado. La antecámara está sellada con un relleno sin estructura que acaba en una especie de tapón (Fig. 2, B).

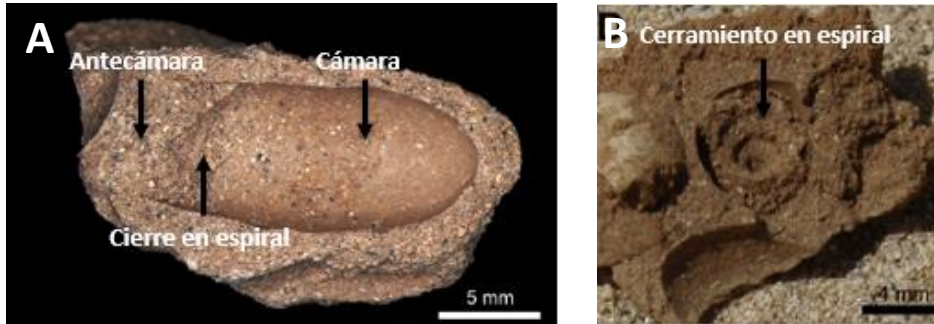


Fig. 2. A) Espécimen de *Palmiraichnus castellanosi*. Tomada de La Roche *et al.* (2014). B) Corte transversal de *P. castellanosi*. Detalle del cerramiento en espiral. Tomada de La Roche *et al.* (2014)

1.2. Yacimiento paleontológico de Milán

Se sitúa en el norte de la isla de Tenerife. Se trata de una antigua cantera de áridos localizada al final de la Avenida Milán (Tejina) en el Municipio de La Laguna. Las coordenadas son 28°32'10,885" N, 16° 21'46,81" O.

Desde el punto de vista geológico, el yacimiento está compuesto por dos Unidades (UI y UII de ahora en adelante) en las que diferenciamos 10 niveles estratigráficos y un techo de basalto. Los niveles de estudio son aquellos en los que han encontrado trazas fósiles, el nivel 1 que corresponde a una paleoduna, y los niveles 2, 5 y 7, que corresponden a tres paleosuelos (Fig. 3). Castillo *et al.* (2006) lo correlacionan con el yacimiento de Mancha de La Laja, lo que nos permite ubicarlo en el Pleistoceno. Además, el grupo de investigación “Estudio de la Fauna Fósil y Actual de Canarias” ha analizado, para una futura publicación, la edad del nivel 4, contrastando su antigüedad pleistocénica (dato inédito cedido por el grupo de investigación).

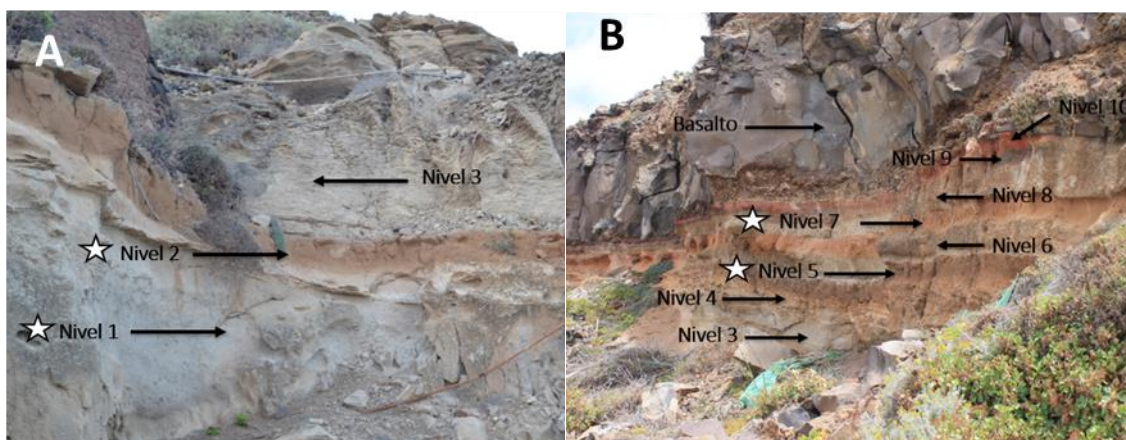


Fig. 3. Estratigrafía del yacimiento de Milán realizada en este trabajo, donde se señala los niveles con trazas fósiles de insectos estudiadas en este trabajo (Marcados con estrellas). A) Unidad I (Foto cedida por

Carolina Castillo). B) Unidad II. Nótese que las celdillas aparecen en la paleoduna del nivel 1, y en los paleosuelos de la Unidad I y Unidad II. En las arenas de la unidad II se han encontrado trazas fósiles de plantas, pero no se observa de insectos en la parte accesible del yacimiento.

La UI es más antigua y representa un ciclo paleoclimático que se corresponde con una paleoduna (nivel 1) y un paleosuelo (nivel 2). La potencia de los sedimentos de la paleoduna oscila entre los 6 metros (máxima) y 1,45 metros (mínima), el paleosuelo presenta un grosor de unos 60 cm (Fig. 3).

La UII supone otro ciclo paleoclimático (niveles 3 a 5) interrumpido por la caída de piroclastos debido a la actividad volcánica de la isla en el Pleistoceno. La paleoduna (nivel 3) presenta una potencia de los sedimentos de hasta 15 metros, pero se encuentra interrumpida por un camino de piedra, dejando aproximadamente 2 metros visibles. El grosor del depósito de piroclastos (nivel 4) es de 50 cm. El paleosuelo 2 (nivel 5) tiene una potencia de casi 80 cm.

Le sigue otro depósito de piroclastos de caída (nivel 6) de 60 cm de grosor; un paleosuelo (nivel 7) con una potencia media de 50 cm; un estrato piroclástico (nivel 8) de hasta 80 cm; un paleosuelo (nivel 9) de 10 cm y un almagra de 30 cm inmediatamente debajo de la colada basáltica

Objetivo e hipótesis

Hipótesis de trabajo

Las islas orientales han acaparado, hasta ahora, casi toda la atención en lo referido a estudios icnológicos. Con el objeto de aportar información paleobiológica sobre las trazas fósiles de insecto en Tenerife, se realiza este trabajo.

Objetivo

En base a lo previamente expuesto, se ha propuesto como objetivo general del presente trabajo:

- Estudiar y describir la morfología e icnofábricas de trazas fósiles de insectos en el yacimiento paleontológico de Milán, en Tenerife.

Para abordar dicho fin, establecemos los siguientes objetivos específicos:

1. Concretar la existencia de las distintas icnoespecies que se encuentren en el yacimiento.
2. Comparar datos biométricos de celdillas de las distintas icnofábricas.
3. Observar si las trazas fósiles de insectos mantienen una posición similar en los diferentes niveles fosilíferos
4. Determinar y comparar su abundancia relativa en los distintos niveles estratigráficos.
5. Establecer un índice de bioturbación en los niveles con trazas fósiles del yacimiento paleontológico mediante una metodología experimental.

Material y métodos

3.1. Descripción morfológica y biométrica de las trazas.

Para la descripción de las celdillas y su adscripción morfológica se han utilizado los trabajos de Genise *et al.*, 2013, y La Roche *et al.* 2014, y se ha comparado con el material de las tres icnoespecies citadas en Canarias (ver capítulo 1.1) depositadas en el laboratorio del Área de Paleontología del Departamento de Biología Animal, Edafología y Geología de la Universidad de La Laguna.

3.2. Datos biométricos de las trazas

Se tomó las medidas de 10 celdillas por nivel estudiado (20 en la paleoduna y 8 en el paleosuelo del nivel 5 por la falta de trazas que permitiesen la toma de medidas) con la ayuda de un calibrador Mitutoyo, modelo CD-15DP con un error de 0,01 mm.

Siguiendo el ejemplo de Genise *et al.* (2013), se midió la longitud total de las celdillas (LT de ahora en adelante), la longitud de la cámara (LC), el diámetro total (DT) y el diámetro de la cámara (DC) (Fig. 4, A). Además, se determinó el grosor medio de la pared (G) como la media de diferencias entre ambas longitudes y diámetros:

$$G_n = [(LT_n - LC_n)/2 + (DT_n - DC_n)/2]/2$$

La determinación de la variable Grosor de la Pared (G) mediante una fórmula y no a través de una medida directa, se debe a que el este es muy irregular en la mayoría de celdillas y de esta manera obtenemos un valor medio a partir de mediciones ya realizadas.

Los datos se obtuvieron *in situ* a partir de trazas de corte longitudinal que permitiesen diferenciar la cámara del resto de la estructura. Ante la insuficiencia de trazas con estas características, también se consideraron aquellas de corte transversal que permitiesen obtener el diámetro (DT y DC) y las de corte longitudinal que no mostrasen la cámara, para medir LT y DT (Fig. 4, B).

No se nos escapa que, al considerar preferentemente las celdillas que muestran un corte longitudinal, algunas de las que utilizamos para tomar medidas se puedan encontrar orientadas de forma ligeramente oblicua, haciéndonos tomar mediciones inexactas.

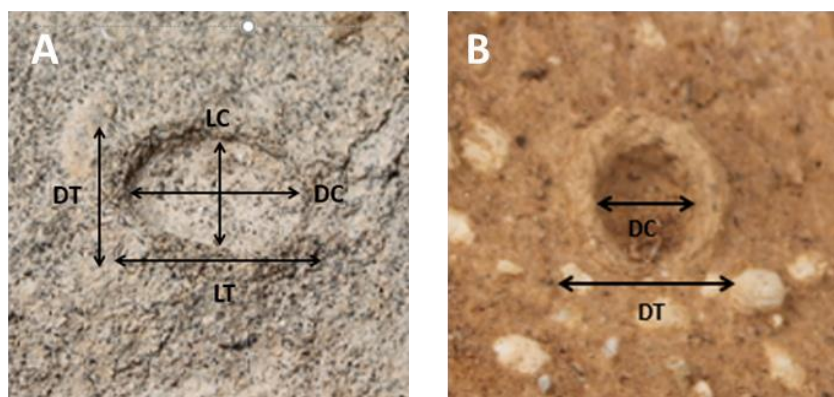


Fig. 4. A) Medidas tomadas de una celdilla con corte longitudinal. B) Medidas tomadas de una celdilla con corte transversal.

3.3. Posición de las trazas en el estrato

Para determinar la posición de las celdillas en plano de estratificación del estrato se consideraron tres posiciones: 1) horizontal, cuando el ángulo formado por el eje mayor de la celdilla con respecto al eje vertical, perpendicular al plano de estratificación es $<45^\circ$; 2) inclinada, cuando este ángulo es en torno a 45° ; y, 3) vertical, cuando el ángulo es en torno a 90° . Ya que la mayoría de las trazas pertenecen al primer grupo (horizontales) hemos comparado el porcentaje de horizontalidad entre las diferentes unidades estratigráficas, y entre la paleoduna y los paleosuelos estudiados para observar si existen diferencias.

3.4. Conteo de trazas fósiles

El material estudiado son 414 trazas fósiles de insecto que proceden de cuatro niveles estratigráficos del yacimiento de Milán, una paleoduna y tres paleosuelos (ver Fig. 3). Para realizar este estudio se tomaron un total de 15 muestras de área o cuadrículas, 3

réplicas por nivel, salvo en el caso de la paleoduna en la que se tomaron 6 con la finalidad de observar variaciones temporales (siguiendo la potencia del estrato desde el muro a techo) y laterales (siguiendo la extensión lateral del estrato): dos en el muro del estrato, otras dos en la parte central centro y dos más en el techo. En los paleosuelos, por su potencia reducida solo se tomó las muestras lateralmente.

Para el muestreo se emplearon dos mallas de metal de áreas similares de aproximadamente 650 cm^2 . Una cuadrada con 25 cuadros de lado (Fig. 5, A), y una rectangular con 42 cuadros de largo y 15 de alto para los niveles con una potencia de los sedimentos inferior o igual a 60 cm (Fig. 5, B). En ellas se contó el número de celdillas, anotando su inclinación con respecto al plano de estratificación horizontal y se calculó el índice de bioturbación. Esto último se determinó estableciendo un porcentaje entre el número de trazas que coincidían con los puntos de intersección de los cuadros de las mallas con el total de estos (676 puntos de intersección por malla).



Fig. 5. A) Malla cuadrada empleada en el muestreo de la paleoduna. B) Malla rectangular empleada en el muestreo del paleosuelo del nivel 7.

Debemos considerar que la utilización de mallas metálicas elásticas empleadas en los muestreos es útil para delimitar la zona de estudio, son elásticas y se adaptan bien a las irregularidades de los estratos, pero el diseño podría ser mejorable para calcular el índice de bioturbación. Presentan muchos cuadros y, por lo tanto, demasiados puntos de intersección para la cantidad de celdillas que abarcan generando siempre porcentajes muy pequeños, siendo el máximo de 4,73%.

También se debe ser cuidadoso en el conteo, puesto que la malla, al no estar plenamente pegada al estrato puede llevar a errores como hacernos contar dos veces la misma traza.

3.5. Análisis estadísticos

Se ha realizado diferentes análisis estadísticos para explorar y determinar si existen diferencias significativas en diferentes características estudiadas de las celdillas (Biometría y posición de las trazas) y el grado de bioturbación entre las unidades I y II (o ciclos paleoclimáticos del Pleistoceno), y entre la paleoduna (nivel 1) y paleosuelos (niveles 2, 5 y 7).

Así, para ver si existen diferencias en la biometría de las celdillas se aplicó un análisis clúster, a partir del algoritmo de las K medias con 4 casos y, complementariamente, un análisis de componentes principales. También se realizó un análisis factorial para determinar la matriz de correlaciones entre las variables medidas (Fig. 4). Y para comparar el porcentaje de horizontalidad de las celdillas (posición de las trazas) y los valores medios de bioturbación de los niveles con trazas de insectos del yacimiento, se empleó una T-student para varianzas desconocidas, pero iguales y con un valor alfa de 0,05. La Hipótesis nula (H_0) indica que las medias muestrales son significativamente iguales ($p > 0,05$), mientras que la Hipótesis alternativa (H_1) lo rechaza ($p < 0,05$).

Los análisis estadísticos y la obtención de gráficas se llevaron a cabo a través de Microsoft Excel 2013, a excepción del análisis cluster, el análisis de componentes principales y la gráfica asociada a este, realizado con SPSS.

Nota: Durante todo el trabajo se hacen comparaciones entre la UI y UII debido a que constituyen dos ciclos climáticos diferentes que se suceden en el tiempo en la misma área geográfica. Las comparaciones que se hacen entre la paleoduna y los Paleosuelos se debe a que los resultados obtenidos en cada uno de los parámetros estudiados de la paleoduna difieren aparentemente de los de los Paleosuelos, por lo que se consideró el estudio comparativo para cada uno.

Resultados

4.1. Descripción de las trazas fósiles de insectos de Milán

Morfología

Se han encontrado tres tipos de celdillas con morfologías diferentes (Fig. 6, 7 y 8); una que corresponde a todas las trazas de la paleoduna y algunas de los paleosuelos (tipo A de ahora en adelante para diferenciarlas), otra exclusiva de los paleosuelos (tipo B de ahora en adelante) y una tercera con muy poca representación (cinco celdillas) y que aparecen en el muro del paleosuelo del nivel 2, que quedó fuera del área de muestreo (tipo C a partir de ahora).

La forma de las celdillas de los tipos A y B presenta semejanzas con el icnogénero *Rebuffoichnus*. Al no encontrar evidencias de la presencia de una antecámara (ver Fig. 1 B), estas trazas las adscribimos a *Rebuffoichnus casamiquelai*. El tipo C tiene una estructura que podría encajar con *Palmiraichnus castellanosi*, pero para confirmar este dato es necesario hallar alguna celdilla con el cierre en espiral de la cámara que caracteriza dicho icnotaxón.

Diagnosis de trazas tipo A (Fig. 6): Estructuras elípticas, a veces ligeramente ovoidales de 14,76 mm de media de largo y 9,37 mm de diámetro. Paredes muy delgadas, de 1,33 mm de media y superficie áspera. La cámara interna, de aproximadamente 11,57 mm de largo y 7,23 mm de diámetro, es lisa o ligeramente grumosa y elíptica, con el diámetro máximo de la misma generalmente desplazado hacia la base. Los cortes transversales muestran la cámara perfectamente circular desde esta perspectiva (Fig. 6).



Fig. 6. Trazas fósiles de insectos del yacimiento paleontológico de Milán (Tenerife). A) Paleoduna de la Unidad I (nivel 1), donde se señalan ejemplares adscritos a la icnoespecie *Rebuffoichnus casamiquelai* (Flechas negras); junto a las trazas de insectos se encuentran conchas fósiles de gasterópodo del género

Hemicycla (Flecha blanca). B) Corte longitudinal de un ejemplar de *Rebuffoichnus casamiquelai* de dicho nivel.).

Diagnosis de las trazas tipo B (Fig. 7): Estructuras rectangulares con bordes ligeramente redondeados de unos 21,26 mm de media de largo y 14,87 mm de ancho. La superficie de estas paredes es rugosa e irregular y mantiene un grosor medio de 2,82 mm. La cámara tiene forma de elipse longitudinalmente y forma un círculo en corte transversal. Alcanza un largo medio de 14,05 mm y un diámetro de 9,89 mm. Su superficie es lisa o ligeramente arenosa. Algunas trazas sueltas con corte transversal se encuentran acortadas y presentan una forma casi esférica.

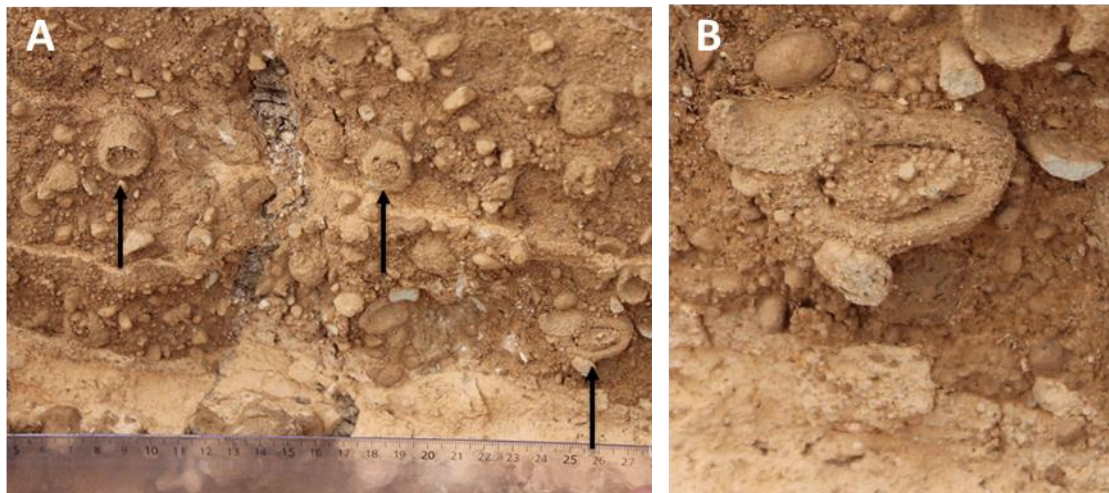


Fig. 7. Trazas fósiles de insectos del yacimiento paleontológico de Milán (Tenerife). A) Vista del nivel 5 (paleosuelo de la Unidad II) donde se señalan ejemplares de *Rebuffoichnus casamiquelai* (Flechas negras). B) Detalle del corte longitudinal de un ejemplar de *Rebuffoichnus casamiquelai* del nivel 5.

Diagnosis de las trazas tipo C (Fig. 8): Estructuras con forma de gota alargada, de cuerpo cilíndrico, base redondeada y ápice terminado en punta en caso de conservarlo. Paredes muy finas que envuelven una cámara lisa, pulida y brillante. Y una cicatriz que podría indicar que tiene un cerramiento entre la cámara y la antecámara (Fig. 8, B).

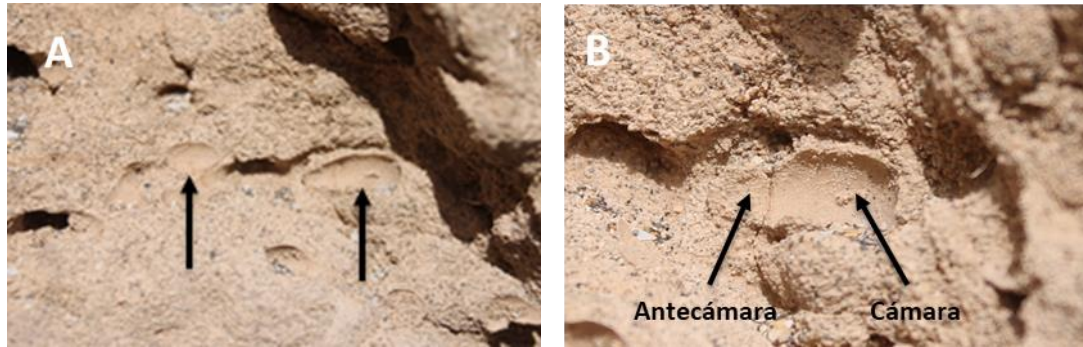


Fig. 8. Trazas fósiles de insectos del yacimiento paleontológico de Milán (Tenerife). A) Muro del nivel 2 (paleosuelo de la Unidad I) donde se señalan ejemplares de celdillas tipo C con estructuras similares a *Palmiraichnus castellanosi* (Flechas negras). B) Detalle del corte longitudinal de un ejemplar de las trazas tipo C donde se aprecia la diferenciación antecámara/cámara y una cicatriz entre ellas, señal de posible cerramiento de la cámara.

Biometría

Con respecto a las medidas de las trazas fósiles, los resultados del análisis de Clúster muestran que se pueden diferenciar cuatro grupos de celdillas distintos (Tabla 1). Las 8 trazas que quedan excluidas (Tabla 2) son aquellas de las que no se pudo tomar alguna de las 5 medidas preestablecidas (ver material y métodos).

	Conglomerado			
	1	2	3	4
Longitud Total	13,77	21,00	16,95	26,19
Longitud Cámara	10,38	14,54	13,75	18,79
Diámetro Total	9,00	13,86	10,96	19,05
Diámetro Cámara	6,58	9,88	8,76	11,09
Grosor Pared	1,45	2,61	1,35	3,84

Tabla 1. Valores medios de cada parámetro medido de las celdillas que representa cada grupo o clúster.

Conglomerados	Casos agrupados
1	14,00
2	12,00
3	11,00
4	3,00

Total de válidos	40,000
Total de perdidos	8,000

Tabla 2. Número de casos agrupados para cada clúster o conglomerado e indica el número de casos válidos y desechados.

Las celdillas de menores dimensiones (grupos 1 y 3) constituyen el 100% de las trazas encontradas en la paleoduna, mientras que los paleosuelos tienen representantes de los cuatro grupos. El análisis factorial mostró que existe una buena correlación entre cualquier par de variables, salvo el grosor de la celdilla (G) con la longitud de la cámara (G-LC) y con el diámetro de la cámara (G-DC) (Tabla 3).

Correlación	LT	LC	DT	DC	G
LT	1,000	0,866	0,843	0,760	0,802
LC	0,866	1,000	0,731	0,720	0,469
DT	0,843	0,731	1,000	0,846	0,826
DC	0,760	0,720	0,846	1,000	0,520
G	0,802	0,469	0,826	0,520	1,000

Tabla 3. Matriz de correlaciones de las medidas tomadas a las celdillas. LT: longitud total; LC: longitud de la cámara; DT: diámetro total; DC: diámetro de la cámara; G: grosor.

También se observó que con las dos primeras variables, LT y LC, se explicarían algo más del 91% de las observaciones (Tabla 4). El Análisis de componentes principales arroja que, mientras los valores de las variables biométricas en las celdillas fósiles de los grupos 1 y 4 son diferentes significativamente, los de los grupos 2 y 3 están mucho menos diferenciados (Fig. 9).

Componente	Autovalores iniciales			Sumas de saturaciones al cuadrado de la extracción	
	Total	% de la varianza	% acumulado	Total	% de la varianza
1 (LT)	3,971	79,413	79,413	3,971	79,413
2 (LC)	0,597	11,941	91,354	0,597	11,941
3 (DT)	0,339	6,790	98,144		
4 (DC)	0,093	1,856	100,000		
5 (G)	0,000	0,000	100,000		

Tabla 4. Resultados del análisis de componentes principales donde se observa la varianza total explicada, y se aprecia la cantidad de información acumulativa que se aporta con cada variable. Las variables 1 (LT) y 2 (LC) explican más del 91% de la varianza.

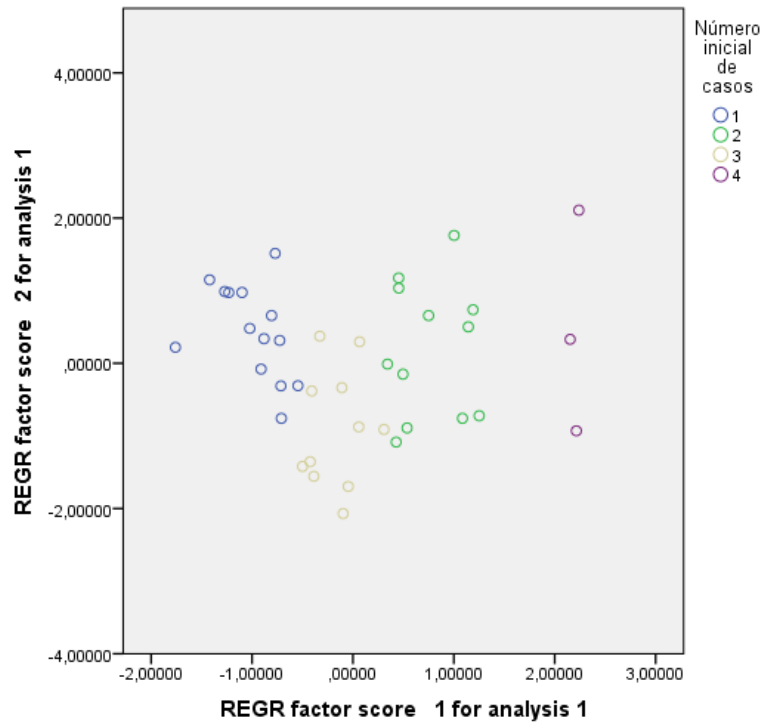


Fig. 9. Resultados del análisis de componentes principales donde se representan los 40 casos válidos con el color de su respectivo grupo o clúster. Existe una gran diferencia entre los grupos 1 y 4, mientras que los grupos 2 y 3 son muy próximos entre sí.

Posición de las trazas

De las 414 trazas, 393 presentaban una posición horizontal, 15 inclinadas y 6 verticales. El porcentaje de horizontalidad es superior al 90% en todos los casos (Fig. 10), tanto al comparar las dos unidades (UI y UII) como la paleoduna y los paleosuelos, y alcanza el 100% en la unidad II (Fig. 10, A) y el 99,4 % en los paleosuelos (Fig. 10, B).

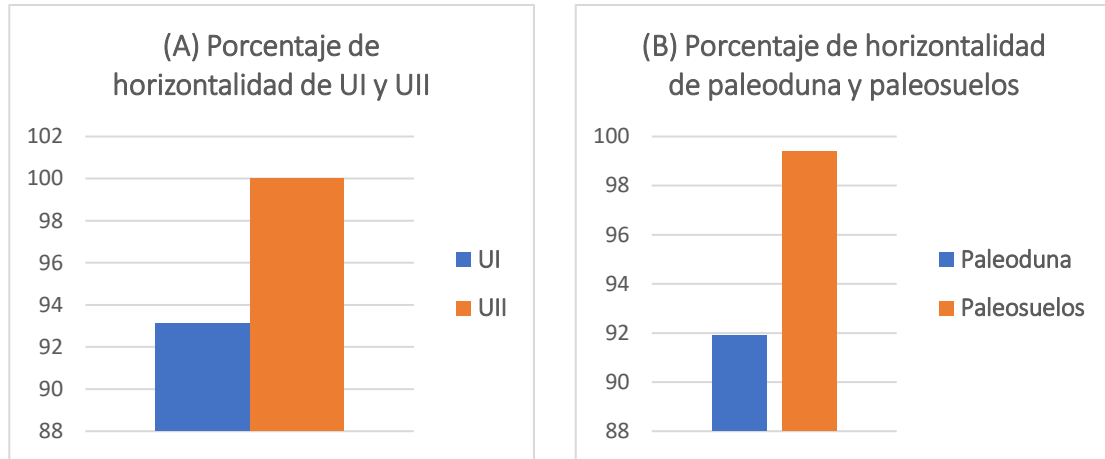


Fig. 10. A) Comparación del porcentaje de horizontalidad entre los dos ciclos climáticos representados en el yacimiento (unidad I y II). B) Porcentaje de horizontalidad de la paleoduna y los paleosuelos.

La T de student aplicada a este apartado (Tablas 5 y 6) muestra que no existen diferencias significativas entre las medias muestrales de los porcentajes de horizontalidad entre las dos unidades (Estadístico t: 1,869; $P(T \leq t)$: 0,084 para 13 grados de libertad) (Tabla 5), pero sí entre la paleoduna y los paleosuelos estudiados (Estadístico t: 2,835; $P(T \leq t)$: 0,014 para 13 grados de libertad).(Tabla 6).

	Variable 1	Variable 2
Media	0,93205784	1
Varianza	0,00772434	0
Observaciones	9	6
Varianza agrupada	0,00475344	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	13	
	-	
Estadístico t	1,86976273	
$P(T \leq t)$ dos colas	0,08420333	
Valor crítico de t (dos colas)	2,16036866	

Tabla 5. Resultados de la T-student para el porcentaje de horizontalidad entre UI y UII.

	Variable 1	Variable 2
Media	0,90449702	0,9957265

Varianza	0,00942715	0,00016437
Observaciones	6	9
Varianza agrupada	0,00372698	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	13	
		-
Estadístico t	2,83535937	
P(T<=t) dos colas	0,01404561	
Valor crítico de t (dos colas)	2,16036866	

Tabla 6. Resultados de la T-student para el porcentaje de horizontalidad entre la paleoduna y los paleosuelos.

4.2. Abundancia relativa

Se contaron 414 trazas fósiles de insecto, 305 de la UI (73,67% de los datos) y 109 de la UII (26,33% de los datos). Del total, 247 celdillas pertenecen a la paleoduna del primer ciclo paleoclimático (UI) (59,66%) y 167 a los paleosuelos (40,34%) (Fig. 11).

Esto supone un número estimado de 1648 celdillas por metro cuadrado para la UI y 528 celdillas por metro cuadrado para la UII.

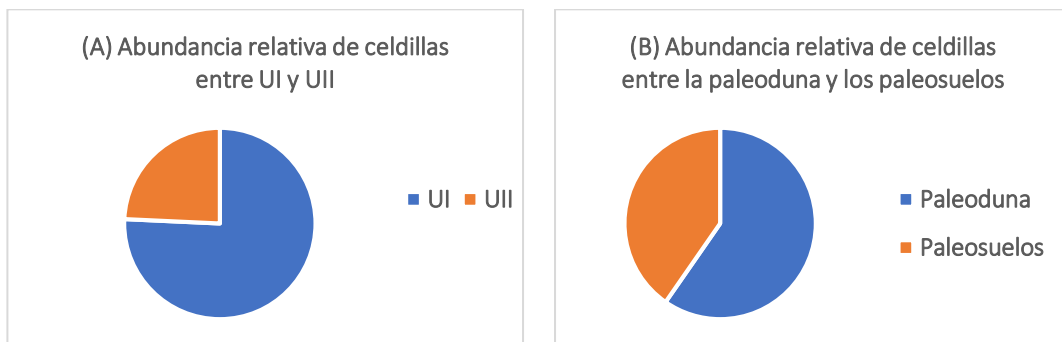


Fig.11. Abundancia relativa de las trazas fósiles de insectos del yacimiento paleontológico de Milán. A) En la unidad más antigua (UI) se observa una mayor abundancia de celdillas que en la Unidad II. B) La comparación de la abundancia de celdillas entre la paleoduna y los paleosuelos muestra una mayor abundancia en la primera.

Mientras en la Paleoduna se observa una abundancia de celdillas creciente desde el muro al techo (Fig. 12, A), en el Yacimiento paleontológico de Milán en su conjunto se aprecia una disminución de la concentración de las trazas a medida que se asciende, con un aumento considerable en el nivel 7 (Fig. 12, B). Esta distribución de los datos se puede

representar mediante una línea de tendencia polinómica con un valor de R cuadrado más que aceptable ($R^2 = 0,9724$).

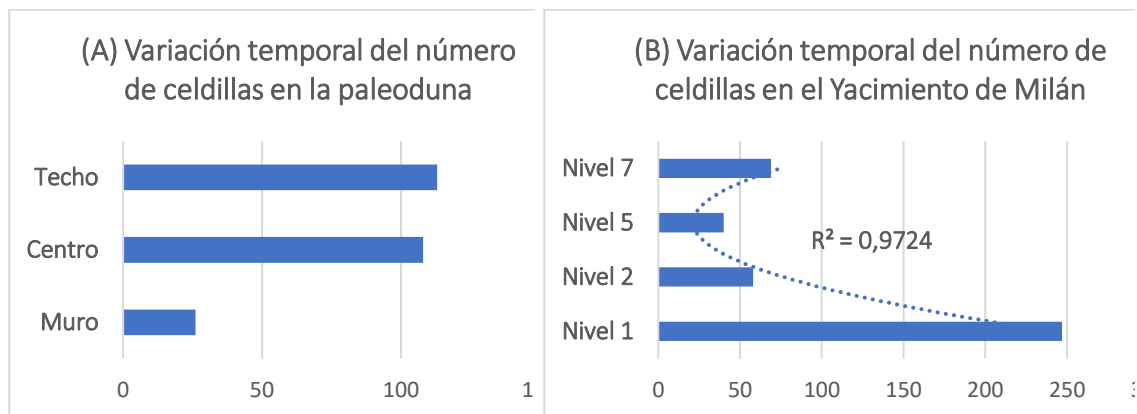


Fig.12. Variación temporal en la concentración de celdillas en el yacimiento de Milán. A) Variación en el nivel 1, la paleoduna, desde el muro (inferior) al techo (superior). B) La variación desde el Nivel 1 (más antiguo) al Nivel 7 (más reciente) se ajusta a una línea de tendencia polinómica.

El número de celdillas estimado por metro cuadrado es mayor en la UI que en la UII, con 1648 y 528 celdillas por m^2 respectivamente. También las celdillas son más abundantes en la paleoduna con respecto a los paleosuelos (Fig. 13).

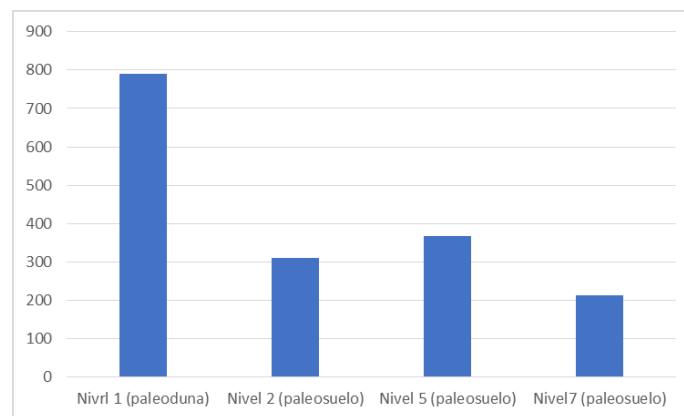


Fig.13. Variación del número de trazas fósiles de insectos por m^2 . Se observa que el valor máximo (cerca de 800 celdillas) ocurre en la paleoduna.

4.3. Bioturbación

Los valores absolutos de bioturbación en la UI son de 103, mientras que para la UII de 33 y de 83 para la Paleoduna frente a los 53 de los Paleosuelos. Los índices de bioturbación oscilan entre 0,15% (mínimo) y 4,73% (máximo).

La T de student aplicada en este apartado mostró que no se puede rechazar la hipótesis nula (H_0) para la UI y la UII ($T: 1,45$; $P(T \leq t): 0,17$, para 13 grados de libertad), ni se

rechaza para las comparaciones entre la paleoduna y los paleosuelos ($T: 2,08$; $P(T \leq t): 0,057$, para 13 grados de libertad). (Tabla 5 y 6).

	Variable 1	Variable 2
Media	11,44444444	5,5
Varianza	83,02777778	23,1
Observaciones	9	6
Varianza agrupada	59,9786325	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	13	
Estadístico t	1,45634491	
P($T \leq t$) dos colas	0,1690222	
Valor crítico de t (dos colas)	2,16036866	

Tabla 5. Resultados de la T-student entre el primer y segundo ciclo climático (UI y UII respectivamente).

	Variable 1	Variable 2
Media	13,83333333	5,889
Varianza	110,166667	16,111
Observaciones	6	9
Varianza agrupada	52,2863248	
Diferencia hipotética de las medias	0	
Grados de libertad	13	
Estadístico t	2,08459036	
P($T \leq t$) dos colas	0,05739406	
Valor crítico de t (dos colas)	2,16036866	

Tabla 6. Resultados de la T-student entre la paleoduna (Nivel 1) y los paleosuelos (niveles 2, 5 y 7).

Discusión

Presencia de trazas fósiles de insecto pleistocénicas en el norte de Tenerife

Este TFG señala y describe, por primera vez, la existencia de varios tipos morfológicos de trazas fósiles de insecto en Tenerife, identificándolos como *Rebuffoichnus casamiquelai*.

A pesar de tener una morfología diferente (ver Fig. 5 y 6) y dimensiones considerablemente distintas, las celdillas tipo A (Fig. 5) y tipo B (Fig. 6) mantienen una misma estructura, presentan una cámara y no se aprecia antecámara, por lo que asumimos que pertenecen a la misma icnoespecie ya citada.

Entre las 298 trazas que examinaron Genise *et al.* (2013), las variaciones de tamaño eran considerablemente superiores a las obtenidas en este trabajo, con mínimos y máximos de 18 mm y 56 mm de diámetro total respectivamente. A pesar de esto, todas las celdillas fueron consideradas como representantes de la misma icnoespecie (*R. guanche*); esto también se puede aplicar para explicar la variabilidad de tamaño y forma en las celdillas de Milán adscritas, en nuestro caso, a *R. casamiquelai*. Estas diferencias pueden deberse a diferencias entre los productores de las trazas, que se trate de especies diferentes, de distinta edad, etc.

Genise *et al.* (2013) considera los distintos niveles de concentración de carbonato en las celdillas como parte responsable de estas diferencias, aunque se deba asociar principalmente con el tamaño de los especímenes productores (Genise, 2017). Por ello sería interesante realizar un estudio de la mineralogía de las trazas para comprobar este hecho en las trazas de *R. casamiquelai* de Tenerife. Sin embargo, el análisis de componentes principales mostró que existen al menos dos poblaciones de trazas fósiles de insectos diferenciadas (clústers 1 y 4) en el yacimiento paleontológico de Milán, lo que sugiere que como mínimo existieron dos especies productoras distintas. También se debe de considerar la posibilidad de que los productores de los grupos 2 y 3 perteneciesen a una o dos especies diferentes.

La presencia de *R. casamiquelai* en Milán, aporta datos paleobiológicos sobre la fauna de insectos del Pleistoceno que nidificó en el norte de la isla de Tenerife. Según los trabajos sobre las trazas fósiles de insectos de Genise *et al.* (2013) *Rebuffoichnus casamiquelai* es producida por coleópteros. Esto indica que durante el Pleistoceno existe una fauna de coleópteros representados por al menos dos o tres especies.

Además, en Milán se han encontrado otras trazas con cámara y antecámara y una cicatriz que separa ambas (Fig. 7, B). Si bien la morfología que presentan las celdillas tipo C, coinciden en parte con su descripción en la bibliografía como *Palmiraichnus castellanosi*,

no podemos asumir con total certeza su veracidad hasta encontrar pruebas de la existencia de un cierre en espiral entre la cámara y la antecámara (ver Fig. 2). En el material estudiado se observa una señal (o reborde) que separa la cámara de la antecámara presente en las trazas de *P. castellanosi* en cortes longitudinales cuando no se conserva el cierre en espiral. (Fig. 6 del trabajo de La Roche *et al.* 2014).

Posición de las trazas en los estratos

Aproximadamente, el 95% de las celdillas estudiadas presentan una posición horizontal con respecto al eje vertical. El porcentaje de horizontalidad de las celdillas de Milán varía entre 91,9 % de trazas horizontales en la paleoduna hasta el 100 % en toda la Unidad II. Esta información tiene utilidad icnotaxonómica; Genise (2017) afirma que la tendencia a la orientación horizontal de las celdillas de *Rebuffoichnus* es una de las características que lo diferencia de otras trazas como *Monesichnus*, similar a esta, pero con orientación generalmente vertical. El alto índice de horizontalidad en la posición de las trazas confirmaría la adscripción de las trazas tipo A y B de Milán al icnogénero *Rebuffoichnus*.

Las diferencias significativas en el grado de horizontalidad entre la paleoduna y los paleosuelos (Estadístico t: 2,835; $P(T \leq t): 0,014$ para 13 grados de libertad) parece sugerir que a medida que la abundancia de trazas aumenta, su porcentaje de horizontalidad baja. Si no hay indicios de reelaboración de las trazas, es posible que estos resultados indiquen también la presencia de constructores diferentes o bien que las diferencias sedimentológicas (duna o suelo) puedan influir en la construcción de la celdilla por parte de los coleópteros.

Abundancia de celdillas en el yacimiento

La UI alberga la mayor cantidad de celdillas contadas (en torno al 75%) y dentro de esta, solo la paleoduna constituye un 60% del total. Estos resultados apuntan a que el primer ciclo paleoclimático fue más prolífico en la formación y conservación de trazas de coleópteros. También se ha observado que la cantidad de celdillas cambia con el tiempo en el Pleistoceno, tanto dentro de un nivel (Fig. 11 A), como desde el nivel más antiguo al más moderno del yacimiento (nivel 1 a 7, Fig. 11 B); en este último caso, los cambios en la concentración de celdillas se adapta a una línea de tendencia polinómica, aunque resultaría interesante poder estudiar más niveles para confirmar esta tendencia.

Los cambios temporales en la concentración de las celdillas podrían reflejar cambios en las condiciones ambientales durante el Pleistoceno, que fueron más favorables para la nidificación de los coleópteros en el primer ciclo paleoclimático que representa la Unidad I. En el segundo ciclo climático (Unidad II) las trazas fósiles de insectos solo se han encontrado en los paleosuelos (niveles 5 y 7, ver Fig. 3), y en menor concentración, lo que podría indicar un cambio en las condiciones ambientales del norte de la isla menos favorables para el desarrollo de las poblaciones de los insectos productores, recuperándose durante la formación del nivel 7.

En las islas orientales, la abundancia de celdillas fósiles de *Rebufichnus guanche* y *R. casamiquelai* atribuidas a los escarabajos (Genise et al., 2013), en asociación con bajas densidades de *Palmiraichnus castellanosi* (atribuidas a abejas), fueron interpretadas como que las condiciones climáticas fueron más favorables para los escarabajos que para las abejas (La Roche et al., 2014). En el yacimiento pleistocénico de Milán, se observa esta misma situación en los dos ciclos climáticos estudiados (Unidad I y Unidad II). Esto implicaría que las condiciones climáticas eran más favorables para los escarabajos que para las abejas en el norte de Tenerife.

En el trabajo de La Roche *et al.* (2014), se estima una abundancia de celdillas (en este caso de *P. castellanosi*) de 9.000 por metro cuadrado, frente a las 1648 y 528 celdillas por metro cuadrado (en nuestro caso adscritas a *R. casamiquelai*) en las Unidades I y II respectivamente.

Sobre la Bioturbación

Ya se ha comentado que la metodología genera unos índices de bioturbación bastante bajos, así que los datos tratados fueron directamente el número de veces que las celdillas coincidieron con un punto de intersección de la malla.

Estos datos se encuentran relacionados con la abundancia relativa de celdillas contadas, pero aporta otro tipo de información. Considera el tamaño de las celdillas, ya que una misma traza podría ocupar (y en algunos casos ocupa) hasta dos puntos o más de intersección de la malla metálica. Lo que se mide con esta variable es el nivel de perturbación o transformación de los estratos producido por la actividad biogénica.

Los resultados de la t-student indican que no existen diferencias significativas entre la media de bioturbaciones de la paleoduna y los paleosuelos ($T: 2,08$; $P(T \leq t): 0,057$, para 13 grados de libertad). Es decir, que a pesar del elevado número de celdillas de la paleoduna con respecto a los paleosuelos, las mayores dimensiones de las trazas parecen compensar la diferencia. Además, muestran que tampoco existen diferencias significativas para la UI y UII ($T: 1,45$; $P(T \leq t): 0,17$, para 13 grados de libertad).

Conclusiones

1. Se han diferenciado tres tipos morfológicos de trazas fósiles de insectos del yacimiento paleontológico de Milán. Los tipos A y B por sus características morfológicas se pueden adscribir al icnogénero *Rebuffoichnus*. Debido a que no hemos encontrado evidencias de antecámaras, se adscriben a la icnoespecie *R. casamiquelai*. El tercer tipo (C), mucho menos numerosa, en corte longitudinal tiene una morfología muy diferenciada que recuerda a *Palmiraichnus castellanosi*. Estudios futuros destinados a la búsqueda de estructuras de cerramiento corroborarán la presencia de este icnotaxón.
2. El análisis de conglomerados de K medias, nos permite repartir las celdillas en 4 grupos. En la paleoduna se encuentran las celdillas de menor tamaño (grupos 1 y 3), mientras que en los paleosuelos tienen dimensiones superiores y muestran una mayor diversidad. El Análisis de componentes principales permitió asegurar que existen al menos dos grupos poblacionales diferentes (1 y 4) y que los grupos 2 y 3 son muy similares entre sí, lo que implicaría la presencia de varios tipos de insectos constructores que fabrican celdillas significativamente diferentes.
3. El primer ciclo climático, representado por la Unidad I, contiene casi un 75% de las trazas estudiadas, y la paleoduna (Nivel 1) presenta la mayor abundancia individual (59,66%) entre los niveles estudiados. En la paleoduna las trazas se concentran hacia el techo y escasean en el muro. La abundancia total de celdillas a lo largo del Pleistoceno parece seguir una línea de tendencia polinómica; la concentración de trazas sufre una disminución a medida que ascendemos por el yacimiento, pero vuelve a crecer en el último Nivel de estudio (Nivel 7).
4. Un 94,92% de las trazas estudiadas presentan una posición horizontal en el estrato. Existen diferencias significativas entre las medias muestrales del porcentaje de

horizontalidad de la paleoduna y los paleosuelos, pero no entre la UI y la UII. Lo primero puede deberse a que la paleoduna, al presentar una mayor concentraci3n de trazas, favorezca que haya ḿs celdillas inclinadas o verticales.

5. No existen diferencias significativas entre las medias muestrales de bioturbaci3n entre los dos ciclos climáticos del Pleistoceno representados por la Unidad I y la Unidad II, ni entre la paleoduna y los paleosuelos. Es decir, que la modificaci3n de los estratos por la actividad de insectos del pleistoceno es similar en todos los niveles, atendiendo no a la abundancia de celdillas, sino al área ocupada por estas.

Conclusions

1. Three morphological types of insect trace fossils have been differentiated from the paleontological site of Milán. Types 'A' and 'B' can be ascribed to the ichnogenus *Rebuffoichnus* due to their morphological characteristics. As there are no evidences of antechambers, they are ascribed to *R. casamiquelai*. The third type (C), less numerous, has a very different morphology in longitudinal section, which reminds *Palmiraichnus castellanosi*. Future studies aimed at the search of closure structures may corroborate the presence of this ichnotaxon.

2. K-Means conglomerate analysis allow us to divide the cells into 4 groups. In the paleodune we find the smallest cells (groups 1 and 3), while in the paleosols they have higher dimensions and show greater diversity. The principal component analysis allowed us to assure that there are at least two different population groups (1 and 4) and that groups 2 and 3 are very similar to each other, which would imply the presence of several types of insect producers that built significantly different cells.

3. The first climate cycle, represented by Unit I, contains almost 75% of the traces studied and the paleodune (Level 1) has the highest individual abundance (59,66%) among the levels studied. In the paleodune traces are concentrated towards the ceiling and scarce in the wall. The total abundance of cells throughout the Pleistocene seems to follow a polynomial trend line; the concentration of traces suffers a decrease as we ascend through the deposit, but it grows back in the last level of study (Level 7).

4. 94,92% of the traces studied have an horizontal position in the stratum. There are significant differences among sample means of the horizontal percentage of the paleodune and the paleosols, but not between UI and UII. The first result may be due to the fact that the paleodune, when presenting a greater concentration of traces, favors more inclined or vertical cells.

5. There are no significant differences between the sample means of bioturbation belonging to the two climatic cycles of the Pleistocene represented by Unit I and Unit II, neither among the paleodune and the paleosols. That means that the modification of the strata by the activity of Pleistocene insects is similar at all levels, attending not to the abundance of cells, but to the área occupied by them.

Agradecimientos

Quería aprovechar este espacio para agradecer, de forma simbólica, el apoyo de todas las personas que han aportado su granito de arena para que yo pueda estar hoy defendiendo mi trabajo de fin de grado.

En primer lugar, a mi tutora, Carolina Castillo y cotutor, Mariano Verde, sin los cuales este trabajo hubiera sido sencillamente imposible. Cualquier error en el planteamiento, redacción o interpretación de los resultados es únicamente mío. Al profesor José Miguel Gutiérrez por su buena predisposición e inestimable ayuda con la carga estadística del trabajo. Al profesor Julio de la Nuez, por las dudas que me resolvió con respecto a la naturaleza geológica del yacimiento y a todos los profesores, en general, que me han inspirado y alentado para que finalmente pueda terminar el grado (espero).

A mis padres, por poder permitirme el lujo que ha sido poder estudiar una carrera universitaria y que han aguantado lo indecible con tal de que hoy pueda estar aquí.

Y especialmente a mis compañeros de carrera y en un futuro de profesión; Sabina Rodríguez, la cual me ha ayudado muchísimo tanto técnica como moralmente durante todo el año, Javier González y Elena Cadavid por su colaboración altruista y energía necesaria durante los muestreos y a Daniel Basilio Suárez por su apoyo incondicional a todos los alumnos del grado de Biología en forma de apuntes, consejos y sentido del humor.

Bibliografía

- 1.- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Gonzalez, P., Head, J., Polly, P. D., et al. 2017. Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. Vol. 355, Issue 6325, eaah4787
- 2.- Castillo, C., Yanes, Y., Alonso, M. R. y Ibáñez, M. 2006. *Napaeus Lajaensis* sp. nov. (Gastropoda: Pulmonata: Enidae) from a Quaternary Aeolian Deposit of Northeast Tenerife, Canary Islands. *Zootaxa* 1307: 41-54

- 3.- Ekdale A. A., Bromley R. G. y Pemberton G. 1984 Ichnology. The use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy. *SEPM Short Course* 15:1–315
- 4.- Ellis, W.E., Ellis–Adam, A.C., 1993. Fossil brood cells of solitary bees on Fuerteventura and Lanzarote. Canary Islands (Hymenoptera: Apoidea). *Entomologische Berichten* 53, 161–173
- 5.- Genise, J. F. 2017. *Ichnoentomology*. Springer International Publishing, Switzerland
- 6.- Genise, J. F., y Edwards, N. 2003. Ichnotaxonomy, Origin and Paleoenvironment of Quaternary Insect Cells from Fuerteventura, Canary Islands, Spain. *Journal of the Kansas Entomological Society* 76(2): 320-327
- 7- Genise, J. F., Alonso-Zarza, A. M., Verde, M., Meléndez, A. 2013. Insect trace fossils in aeolian deposits and calcretes from the Canary Islands: Their ichnotaxonomy, producers, and palaeoenvironmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 377: 110-124.
- 8.- La Roche, F., Genise, J. F., Castillo, C., Quesada, M. L., García-Gotera, C. M., et al. 2014. Fossil bee cells from the Canary Islands, Ichnotaxonomy, palaeobiology and palaeoenvironments of *Palmiraichnus castellanosi*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 409: 249-264
- 9.- Perea, D. y Daners, G., Gutiérrez, M., Lorenzo, N., Martínez, S., et al. 2008. Fósiles de Uruguay, p. 135-163. En: Perea, D. y Verde, Mariano., *Icnofósiles*. Montevideo, Dirac
- 10.- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie, I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläentologie. Abhandlungen*, 96-3, 421-452
- 11.- Seilacher, A. 2007. *Trace Fossil Analysis*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, New York