Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Insectos del cuaternario de la provincia de Buenos Aires

Ramírez, Leonardo C.

2015-03-30

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Ramírez, Leonardo C.. (2015-03-30). Insectos del cuaternario de la provincia de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Ramírez, Leonardo C.. "Insectos del cuaternario de la provincia de Buenos Aires". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2015-03-30.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Insectos del cuaternario de la provincia de Buenos Aires

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Ciencias Biológicas

Leonardo C. Ramírez

Director de tesis: Julián F. Petrulevicius

Consejero de Estudios: Axel O. Bachmann

Lugar de trabajo: Entomología, DBBE, FCEN, UBA.

Buenos Aires, 2015

Índice

ABSTRACT.....7

Capítulo 1.....10

1.1 Objetivos generales.....10

1.2 Objetivos particulares.....10

1.3 ¿Por qué estudiar insectos?.....10

1.4 ¿Por qué el Cuaternario?.....12

1.5 La excepcional preservación de los insectos.....13

1.6 ¿A qué se debe el particular interés en los coleópteros?.....15

2.1 La selección de sitios de muestreo.....21

2.2 Los taxones esperados.....23

2.3 Técnicas de muestreo y extracción.....24

2.4 Almacenamiento de las muestras.....28

2.5 Estudio taxonómico.....32

2.6 Procesamiento de los datos.....34

2.7 Procesamiento de las imágenes.....36

3.1 Resumen.....37

3.2 Marco Geológico.....38

3.3 Materiales y Métodos.....44

3.5 Discusión.....57

3.6 Láminas.....65

Capítulo 4.....73

4.1 Resumen.....73

4.2 Marco Geológico.....73

4.3 Materiales y Métodos.....78

4.4 Resultados.....79

4.6 Láminas 84

Capítulo 5.....89

5.1 Resumen.....89
5.2 Marco Geológico.....90
5.3 Materiales y Métodos.....95
5.4 Resultados.....96
5.5 Discusión.....99
5.6 Láminas.....103
Capítulo 6.....109
6.2 Aspectos ecológicos, morfológicos y depositacionales.....110
6.3 Resolución espacial, temporal y composicional 112
6.4 Relación del tamaño corporal de los ejemplares con su potencial de preservación.....114
6.5 Preservación del color 116
6.6 Aspectos tafonómicos de las asociaciones estudiadas 117
Conclusiones generales.....120

INSECTOS DEL CUATERNARIO DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES

RESUMEN. Los insectos, y en particular los coleópteros (Insecta: Coleoptera) son excelentes bioindicadores y han sido utilizados durante las últimas décadas con el fin de comprender los numerosos, rápidos e intensos cambios climáticos que experimentó la Tierra durante el Cuaternario.

Si bien el crecimiento de la paleoentomología del Cuaternario en los últimos 20 años es sorprendente, solo se registran aportes para la región austral de Sudamérica en territorio chileno, mientras que los trabajos realizados en la Patagonia argentina son de carácter paleolimnológico.

A pesar de la existencia de clásicos yacimientos de edad pleistocena estudiados desde el siglo pasado en la Argentina y en particular para la región pampeana, no se han realizado estudios basados en insectos como indicadores independientes.

El presente estudio constituye el primer trabajo paleoentomológico extenso con enfoque paleoecológico y paleoclimatológico para el Cuaternario de Argentina y latitudes medias de Sudamérica. En el mismo se estudia la paleoentomofauna cuaternaria de tres localidades fosilíferas de la Provincia de Buenos Aires con el fin de aportar nueva información a las reconstrucciones paleoclimáticas y paleoambientales realizadas en la región, utilizando los insectos como bioindicadores. Por otra parte, se establecen nuevas metodologías a partir de las técnicas clásicas de procesamiento de muestras.

Inicialmente se abordó el estudio taxonómico de la asociación paleoentomológica representada en el yacimiento Camet Norte ubicado un km al noreste de Santa Clara del Mar, en la región costera de la provincia de Buenos Aires. Los sedimentos estudiados tienen una edad de 24.550 ± 600

años AP y provienen de la base de un acantilado marino activo. Se recuperaron 137 ejemplares de los cuales un alto porcentaje consistió en fragmentos de élitros y escleritos desarticulados. Dos ejemplares pudieron asignarse a niveles genéricos y específicos. El número de taxones identificados no fue suficiente para realizar un análisis de rangos climáticos de las especies, sin embargo, la presencia de ciertos taxones, cuyas características ecológicas resultaron ser muy particulares, permitieron discutir las condiciones ambientales de la paleolaguna de Camet Norte previamente interpretadas por otros autores.

En segundo lugar, se analizó la asociación de insectos fósiles extraída de sedimentos de una edad menor a 780.000 años AP expuestos en las barrancas del Río Paraná, en la localidad de Ramallo, provincia de Buenos Aires. Se extrajeron e identificaron cuatro ejemplares, de los cuales tres se encuentran mayormente articulados, mientras que el cuarto está representado por un fragmento de hemiélitro. Si bien en este caso la identificación de la totalidad de los ejemplares pudo ser ajustada, la cantidad de los mismos no fue suficiente para realizar un análisis de rangos climáticos.

Por último, se estudió la entomofauna representada en los sedimentos expuestos durante la obra de canalización y ensanchamiento del Río Salado en las cercanías de la localidad de General Belgrano, provincia de Buenos Aires. Éste afloramiento corresponde a depósitos de un paleoestanque de una edad acotada entre 12.100 ± 100 y 13.400 ± 200 años AP. Se extrajeron 476 restos de insectos de los cuales pudieron identificarse a nivel genérico/específico 12 ejemplares. A partir de los ejemplares identificados y mediante el método de rangos climáticos mutuos (MCR) pudieron inferirse valores de temperatura máxima y amplitud térmica.

Respecto de las cuestiones tafonómicas, las tres asociaciones de insectos estudiadas presentan un excelente grado de preservación, no muestran reemplazo de sus exoesqueletos y conservan sus colores originales. El grado de desarticulación es variable dentro de las asociaciones de General Belgrano y Camet Norte, probablemente respondiendo a las condiciones de muerte de los insectos más que a una dinámica depositacional.

La posibilidad de identificar los ejemplares recuperados a nivel genérico y específico permitió encarar en este trabajo un análisis de MCR por primera vez en la región. La asociación de insectos del yacimiento de General Belgrano es la primera en ser estudiada con estas técnicas y brindar datos paleoclimáticos basados en insectos como bioindicadores independientes.

El presente trabajo constituye el primer acercamiento a la paleoentomofauna cuaternaria de la Argentina y en conjunto con el conocimiento previo que se tiene sobre las condiciones climáticas globales durante el Cuaternario, los estudios pedológicos, sedimentológicos, estratigráficos y geomorfológicos, el estudio de la entomofauna del Cuaternario argentino constituye una fuente de información que favorecerá la caracterización del contexto ambiental durante dicho periodo.

PALABRAS CLAVE: Insectos fósiles, Cuaternario, Pleistoceno, Rangos Climáticos Mutuos, Provincia de Buenos Aires

QUATERNARY INSECTS OF BUENOS AIRES PROVINCE

ABSTRACT. Insects, especially beetles (Insecta: Coleoptera) are excellent bioproxies and have been used during the last decades in order to understand the numerous, rapid and intense climate changes that the Earth underwent during the Quaternary.

While growth of Quaternary paleoentomology in the last 20 years is astonishing, the only contributions to southern South America have come from the Chilean territory and the works made in Argentinian Patagonia have a paleolimnological character.

Despite the existence of classical Pleistocene deposits, which have been studied since the last century in Argentina, and in particular in the pampean region, there have not been any studies based on insects as independent indicators.

This work constitutes the first extensive paleoentomological study focused on the paleoecological and paleoclimatological aspects for the Quaternary of Argentina and middle latitudes of South America. Here, we studied the paleoentomofauna of three fossiliferous localities of Buenos Aires province in order to provide new information to paleoclimatic and paleoenvironmental reconstructions made in the region. Moreover, new methodologies were established based on the classical sample processing techniques.

Initially, we studied the sediments exposed in the cliffs of North Camet, Santa Clara del Mar, in the coastal region of Buenos Aires. The age of these deposits is 24,550 ± 600 years BP. 137 specimens were recovered, a high percentage of which consisted of elytra fragments and disarticulated sclerites. Two of them were assigned to generic and specific levels.

The number of taxa identified was not enough for analysis of climatic range of the species. However, the presence of certain taxa, whose ecological characteristics turned out to be very particular, allowed us to discuss the environmental conditions of the Camet Norte paleolagoon previously interpreted by other authors.

Secondly, the association of fossil insects extracted from sediments that are less than 780,000 years old and exposed in the cliffs of the Paraná River in Ramallo, Buenos Aires was analyzed. Four specimens were extracted. Three were found mostly articulated, while the fourth was represented by a fragmented hemielytra. Although, in this case the identification of all specimens was accurate, the quantity was not enough to make an analysis of climatic ranges.

Finally, the fossil insect fauna represented in the sediments exposed in the banks of Salado River, near the town of General Belgrano, Buenos Aires was studied. This outcrop corresponds to a paleopond deposit between 12100 ± 100 and 13400 ± 200 years BP. 476 insect fragments were extracted, of which 12 were identified to generic/species level. Thanks to the number of identified specimens and the using of the mutual climatic range (MCR) method, values of maximum temperature and temperature range was inferred.

Regarding taphonomic issues, the three insect associations exhibit an excellent preservation with no replacement in exoskeletons and retain their original colours. The degree of disarticulation is variable within Camet Norte and General Belgrano associations, probably responding to the conditions of death of the insects rather than a depositional dynamics.

The possibility of identifying the recovered specimens to generic and specific levels, allowed us to make an analysis of MCR for the first time in the region.

The insect association of General Belgrano is the first to be studied with these techniques and provides paleoclimatic data based on insects as independent bioproxies.

This work is the first approach to the quaternary paleoentomofauna of Argentina. In conjunction with the prior knowledge we have on global climate conditions during the Quaternary; the pedological, sedimentogical, stratigraphic and geomorfological studies, this study of the quaternary insect fauna of Argentina constitutes as a source of information that will favor the characterization of the environmental context during this period.

KEY WORDS: Fossil insects, Quaternary, Pleistocene, Mutual Climate Range, Buenos Aires province.

Capítulo 1

Introducción

1.1 Objetivos generales

El objetivo de este trabajo es estudiar la paleoentomofauna cuaternaria de tres localidades fosilíferas de la provincia de Buenos Aires con el fin de aportar nueva información a las reconstrucciones paleoclimáticas y paleoambientales realizadas en la región utilizando por primera vez, los coleópteros como bioindicadores.

1.2 Objetivos particulares

a) Estudiar los insectos fósiles de los afloramientos de Camet Norte, Ramallo y General Belgrano, con especial interés en los coleópteros.

b) Analizar los aspectos tafonómicos de las asociaciones de insectos fósiles.

c) Evaluar la diversidad y composición de las asociaciones de insectos fósiles.

d) Inferir las condiciones paleoambientales y paleoclimáticas a partir de los datos cualitativos y/o cuantitativos obtenidos de las asociaciones de insectos fósiles estudiadas.

e) Contrastar los resultados e inferencias realizadas con los resultados de trabajos previos realizados con otros bioindicadores.

1.3 ¿Por qué estudiar insectos?

Los insectos son los animales predominantes en ambientes terrestres en la actualidad y probablemente lo fueron en el pasado. Pueblan la tierra desde el Silúrico Tardío, hace unos 420 millones de años aproximadamente, y constituyen uno de los primeros taxones que ocuparon ambientes

continentales junto con los quelicerados (Arthropoda: Chelicerata) y las primeras plantas terrestres (Grimaldi y Engel, 2005).

Son el grupo mejor estudiado de todos los animales existentes, y se estima que podrían existir más de 20 millones de especies vivientes (Jarzembowski y Ross, 1993) aunque solamente 1,4 millones fueron descriptas (Ross *et al.*, 2000).

Ocupan todos los ambientes excepto los completamente marinos, y han desarrollado las más diversas estrategias en cuanto al hábito alimenticio (Gullan y Cranston, 1994).

El registro fósil de los insectos es sorprendentemente diverso y mucho más extenso de lo que muchos entomólogos y paleontólogos piensan. Asociaciones de insectos fósiles han sido recuperadas de una amplia variedad de depósitos alrededor del mundo.

Es común pensar en insectos fósiles solo como improntas de alas aisladas en trozos de roca, sin embargo existen varios otros modos en que estos organismos se preservan en el registro fósil. Entre los más estudiados se encuentran las compresiones e improntas, concreciones, mineralizaciones y momificaciones.

Los exoesqueletos de insectos se descomponen rápidamente en ambientes expuestos a la oxidación, por lo tanto son encontrados principalmente en sedimentos depositados en condiciones anóxicas y con gran contenido de materia orgánica.

Los depósitos fluviales y lacustres son un buen lugar para encontrar insectos fósiles debido a que el agua concentra los restos y los sedimentos que se van acumulando los entierran rápidamente aislándolos del medio oxidante.

Los sistemas fluviales acumulan materia orgánica principalmente donde el flujo pierde competencia, siendo los depósitos de planicies de inundación y canales

secundarios los principales sitios de acumulación y potenciales portadores de restos de insectos.

Los sistemas acuáticos favorecen la preservación de los restos fósiles en mayor medida que los sistemas aéreos. Los paleosuelos por ejemplo, contienen pocos restos debido a que los cuerpos de los insectos suelen ser removidos del registro fósil por diversos procesos vinculados con la meteorización fundamentalmente. A su vez, los procesos químicos que ocurren durante la formación de los suelos favorece la degradación de los restos de insectos. Muchas veces, la resina fósil, conocida como ámbar (o copal, de edad más joven), es portadora de una gran cantidad de grupos de insectos con un grado de preservación excepcional. Si bien los depósitos de ámbar se conocen del Triásico al Holoceno (Grimaldi y Engel, 2005) no se conocen yacimientos en la Argentina.

Con más de 400 millones de años de historia sobre la tierra, los más diversos modos de preservación en el registro fósil, habiendo sobrevivido todos los grandes eventos de extinción que se les han presentado y ocupando una infinidad de nichos ecológicos, los insectos son claramente un taxón que despierta fascinación y curiosidad en cualquier mente inquisidora y amante de la naturaleza.

1.4 ¿Por qué el Cuaternario?

Es natural preguntarse: ¿Por qué estudiar insectos del Cuaternario cuando se tiene la posibilidad de ver a través del amplio registro paleoentomológico prácticamente cualquier momento de la historia de la vida sobre nuestro planeta? La respuesta radica en que en dicho período tuvieron y tienen lugar cambios climáticos sin precedentes.

El Cuaternario ofrece un número de oportunidades únicas para comprender el modo en que los organismos respondieron en el pasado, y probablemente lo hagan en el futuro, a los cambios climáticos globales. Durante este período nuestro planeta experimentó numerosos, rápidos e intensos cambios climáticos que alternaron entre prolongados episodios glaciares y cortos intervalos con condiciones templadas (algunos de los cuales fueron más cálidos que la actualidad) (Coope, 2000). Estas variaciones en las condiciones climáticas tuvieron lugar mientras la flora y fauna dominantes estaban constituidas, en gran proporción, por las mismas especies que hoy viven entre nosotros, probablemente con los mismos requerimientos y limitaciones ambientales que sus representantes actuales. De este modo, sería correcto afirmar que el Cuaternario es el período geológico más relevante en cualquier discusión sobre cambio climático actual y sus posibles efectos en la biosfera moderna (Coope, 2000).

1.5 La excepcional preservación de los insectos

La mayor parte de los restos de insectos cuaternarios estudiados fueron extraídos de depósitos de turba, puntualmente de las áreas marginales de las turberas donde tienden a incluirse taxones de hábitats periféricos. (Grimaldi y Engel, 2005).

Los restos de insectos robustos son abundantes en depósitos orgánicos poco consolidados del Cuaternario (Elias, 2010). Los fragmentos hallados en estos sedimentos son parte de los verdaderos exoesqueletos, es decir, el material preservado es la cutícula original. Esta excepcional preservación se debe, en gran parte, a su composición.

La cutícula, que conforma la pared del cuerpo de los insectos, varía en grosor, rigidez, dureza, elasticidad y color. Está compuesta principalmente por quitina $(C_8H_{13}NO_5)_n$, un polisacárido resistente e insoluble en agua, alcohol, y ácidos y bases diluidas (Borror *et al.*, 1989). Consta de dos capas principales, la procutícula y la epicutícula (Fig 1.1). La procutícula es la más interna y se divide en endo y exocutícula, y tiene una estructura básica compuesta por filamentos de quitina ordenados en una matriz proteica. La epicutícula es la más superficial y tiene una naturaleza lipo-proteica.

Diferentes regiones de la cutícula de los insectos tienen propiedades mecánicas variables, en parte se debe al grado de estabilización y endurecimiento alcanzado durante el proceso de esclerotización o curtido. Durante este proceso, las propiedades químicas y mecánicas cambian, el contenido de agua disminuye y la matriz protéica se vuelve más resistente a la degradación, resultando en una cutícula más rígida y dura (Huang *et al.*, 1997). En cuanto al aspecto, el curtido puede generar una coloración completamente negra o marrón de variada intensidad (Andersen, 2010).

La interpretación más aceptada sobre el proceso de curtido o esclerotización de la cutícula fue propuesta por Pryor (1940), y sostiene que la pérdida de agua es determinante. La incorporación de compuestos fenólicos parece ser un factor clave durante la esclerotización (Andersen, 2010).

A su vez, las propiedades mecánicas de la cutícula se ven afectadas por su forma. Los élitros por ejemplo, presentan una rigidez importante como resultado de su forma curva, mientras que otros escleritos están reforzados por costillas y reticulados de cutícula rígida y esclerotizada (Vincent y Wegst, 2004).

Una de las razones por la cual los coleópteros son el taxón más abundante y mejor preservado en sedimentos cuaternarios es que muchas de las especies presentan un alto grado de esclerotización en sus exoesqueletos. Los élitros, pronoto y cabeza son los escleritos con mayor curtido y en consecuencia, los mejor representados en los depósitos. Estas estructuras distan ampliamente de ser una simple y lisa cubierta dorsal del cuerpo, por el contrario, presentan caracteres macro y microestructurales que muestran una amplia variación de un taxón a otro. Estas estructuras son la clave de la identificación de los insectos fósiles cuaternarios, en la sección 2.5 se describen caracteres fundamentales para la identificación ubicados en los escleritos con mayor potencial de preservación.

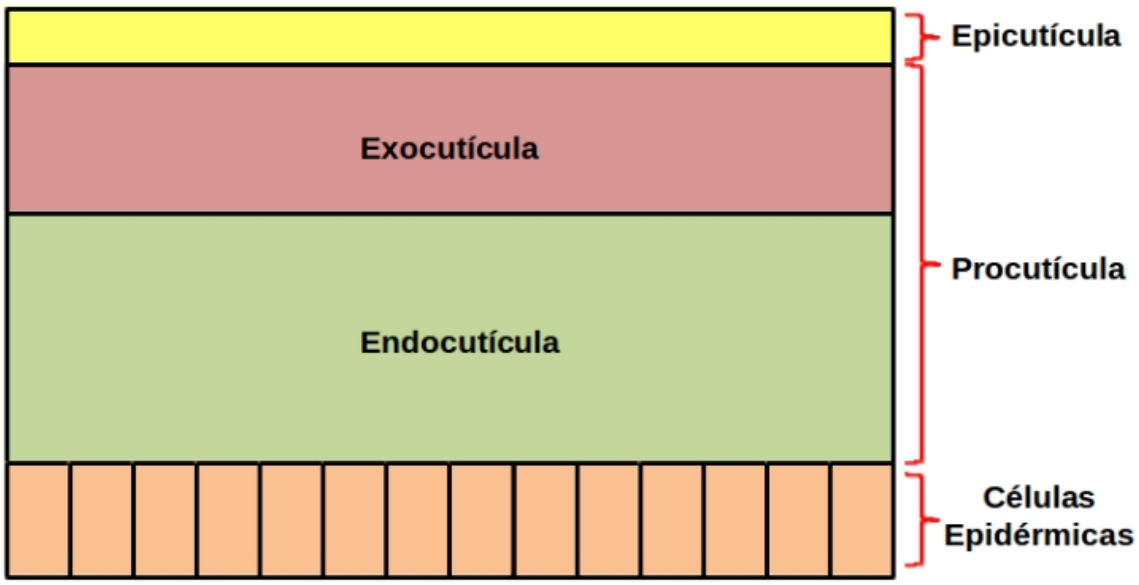


Figura 1.1: Esquema general de la estructura de la cutícula de los insectos.

1.6 ¿A qué se debe el particular interés en los coleópteros?

Además de su alto potencial de preservación en depósitos cuaternarios, ¿existe algún otro motivo por el cual los estudios de asociaciones de insectos del Cuaternario se basan principalmente en coleópteros?

Las herramientas principales utilizadas para inferir las condiciones climáticas y ambientales durante el Cuaternario son los bioindicadores, y se han utilizado diversos grupos de organismos con mayor o menor éxito en depósitos de diferentes edades alrededor del mundo.

Si fuese posible diseñar un bioindicador ideal para la reconstrucción de los ambientes terrestres durante el Cuaternario, sin lugar a dudas cumpliría con los siguientes requerimientos:

1. Tener un gran número de especies estenotópicas (mínima tolerancia a variaciones climáticas y ecológicas)

2. Debe existir una gran diversidad específica en el grupo (cada especie tiene su propio y acotado nicho ecológico), la gran cantidad de especies con diferentes requerimientos ecológicos permite tener un amplio espectro de información en lo que respecta a clima, suelo, calidad del agua, vegetación, etc.

3. Cambiar su distribución con rapidez ante condiciones adversas (principalmente predadores y carroñeros).

4. Estar bien representado en el registro fósil.

5. Ser identificable a nivel específico.

6. Las especies deben tener un registro continuo durante el periodo que se estudia.

Los coleópteros cumplen ampliamente con todos los puntos mencionados, razón por la cual han sido utilizados en numerosos estudios paleoclimáticos y paleoambientales alrededor del mundo.

Los resultados de aproximadamente 40 años de estudio de insectos fósiles en el hemisferio norte han demostrado que los coleópteros son excelentes bioindicadores (Coope y Lemdahl, 1995; Ashworth, 1996).

1.7 Desarrollo de la Paleoentomología del Cuaternario en Sudamérica austral

Si bien el crecimiento de la paleoentomología del Cuaternario en los últimos 20 años es sorprendente, solo se registran aportes para la región austral de Sudamérica en territorio chileno. Ashworth y Hoganson fueron pioneros en el estudio de las asociaciones de insectos fósiles cuaternarios. Estudiaron varias faunas de insectos del Pleistoceno y Holoceno de la región costera del centro y sur de Chile (Fig. 1.2). En 1989 examinaron los depósitos de turba del sitio arqueológico de Monte Verde (Ashworth *et al.*, 1989) (Fig. 1.2, 3); durante 1987 (Ashworth y Hoganson, 1987) analizaron los depósitos del Río Caunahue (Fig. 1.2, 7) y realizaron un relevamiento a gran escala de las comunidades actuales de insectos en el Parque Nacional Puyehue; en 1992 Hoganson y Ashworth (1992) resumen sus trabajos con faunas de insectos del Pleistoceno Tardío basados en las asociaciones de Puerto Octay (Fig. 1.2, 5), Puerto Varas (Fig. 1.2, 6) y Río Caunahue; y por último, Ashworth (2007) estudia las asociaciones de los depósitos de turba de Lago Rupanco (la más antigua de las asociaciones estudiadas en Chile, con una edad de 23.300-28.800 años AP) (Fig. 1.2, 1) y de los afloramientos de la localidad de Dalcahue en la Isla Grande de Chiloé (Fig. 1.2, 2). En latitudes mayores, Ashworth y Markgraf (1989) y Ashworth y colaboradores (1991) estudiaron las faunas del Pleistoceno Tardío y Holoceno de Témpano del Sur (Fig. 1.2, 8) y Puerto Edén (Fig. 1.2, 4) respectivamente. Ashworth y colaboradores (1997), y posteriormente Ashworth y Kuschel (2003) mencionan la presencia de insectos (Curculionidae) fósiles, en depósitos de Antártida. Existe una mención a una asociación fósil del Holoceno Temprano-Medio de las Islas Malvinas, Argentina (Buckland y Hammond, 1997) (Fig. 1.2, 9).

Los trabajos realizados en la Patagonia Argentina (*e.g.* Ariztegui *et al.*, 1997; Massaferro y Corley, 1998; Bianchi *et al.*, 1999; Massaferro *et al.*, 2004) son de carácter paleolimnológico y basan sus análisis en los Chironomidae (Diptera). Únicamente dos trabajos han abordado el estudio de asociaciones de insectos fósiles en latitudes medias y tropicales, Binford (1982) realizó un estudio paleolimnológico con larvas de Chironomidae en el Lago Valencia, Venezuela, y Churcher (1966) estudió los restos de insectos en depósitos de alquitrán en Talara, Perú. (En este último trabajo no se realizaron identificaciones a nivel específico, lo que no permitió realizar interpretaciones paleoambientales).

Se han mencionado insectos fósiles cuaternarios para la Argentina en diversos trabajos (*e.g.* Pardiñas *et al.*, 1998; Petrulevičius, 1999; Voglino y Pardiñas, 2005), pero únicamente se los considera objeto de estudio en unos pocos (*e.g.* Ramírez y Alonso, 2014; Ramírez y Petrulevičius, 2008; Ramírez-Viturro, 2010; Ramírez-Viturro *et al.*, 2012; Petrulevičius *et al.*, 2012).

La siguiente tabla resume los sitios donde se han estudiado insectos fósiles del Cuaternario y sus referencias.

Localidad	**Referencia**
1. Lago Rupanco, Chile	Ashworth, 2007
2. Dalcahue, Chile	Ashworth, 2007
3. Monte Verde, Chile	Ashworth *et al.*,1989
4. Puerto Edén, Chile	Ashworth et al.,1991
5. Puerto Octay, Chile	Hoganson y Ashworth, 1992
6. Puerto Varas, Chile	Hoganson y Ashworth, 1992
7. Río Caunahue, Chile	Ashworth y Hoganson, 1987
8. Témpano del Sur, Chile	Ashworth y Markgraf, 1989
9. Cerro Zapador, Islas Malvinas, Argentina	Buckland y Hammond, 1997
10. Talara, Perú	Churcher, 1966
11. Lago Valencia, Venezuela	Binford, 1982
12. Camet Norte, Buenos Aires, Argentina	Ramírez y Alonso, 2014; Ramírez-Viturro, 2010; Ramírez y Petrulevičius, 2008
13. Ramallo, Buenos Aires, Argentina	Petrulevičius *et al.*, 2012; Ramírez-Viturro *et al.*, 2012
14. Gral. Belgrano, Buenos Aires, Argentina	Ramírez (en preparación)
15. Ea. Harberton, Tierra del Fuego, Argentina	Ramírez (en preparación)

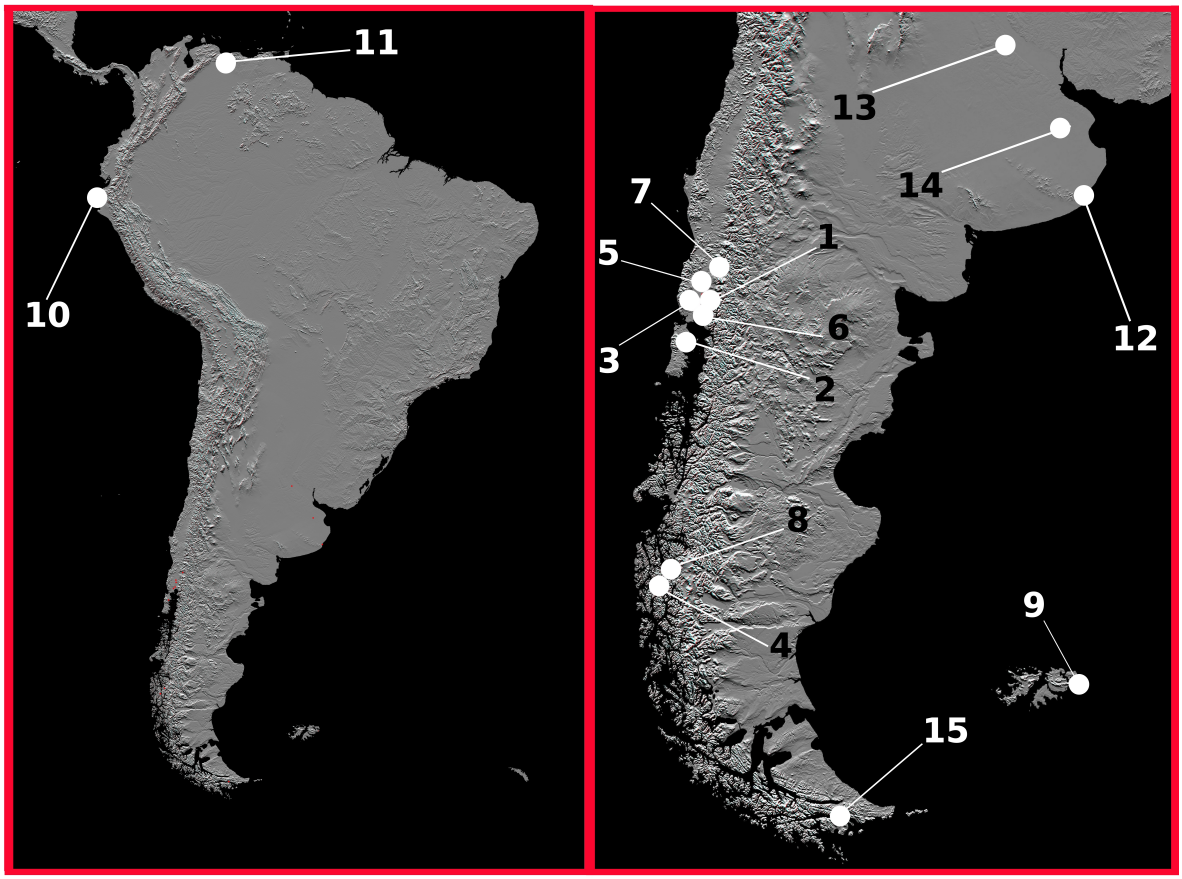


Figura 1.2: Se destacan las localidades mencionadas donde se hallaron insectos fósiles.

Esta tesis constituye el primer trabajo paleoentomológico extenso con enfoque paleoecológico y paleoclimatológico para el Cuaternario de Argentina y latitudes medias de Sudamérica. En los siguientes capítulos se expone el estudio de las asociaciones de insectos fósiles provenientes de tres localidades de la provincia de Buenos Aires, y se encara por primera vez en la región un análisis de rangos climáticos utilizando los coleópteros como bioindicadores independientes. Se dedicó además, un capítulo al análisis de los aspectos tafonómicos de las tres asociaciones estudiadas.

Capítulo 2

Materiales y Métodos

Este capítulo está destinado a describir y graficar los procedimientos generales que se utilizan en el estudio de insectos cuaternarios, esclarecer cuáles son los sitios favorables para realizar muestreos, y que taxones esperan encontrarse. Durante el desarrollo de esta tesis surgieron diferentes problemáticas respecto a la extracción de los ejemplares intentando producir el menor daño posible. Se probaron diferentes técnicas (la mayoría estandarizadas y reconocidas en la bibliografía) modificando algunos procedimientos e innovando en métodos de extracción.

Las tres localidades de muestreo presentaron particularidades y las técnicas utilizadas fueron diferentes en cada caso. Las cuestiones metodológicas puntuales y particulares de cada sitio serán tratadas en los capítulos correspondientes.

2.1 La selección de sitios de muestreo

Los tipo de depósitos que son potenciales portadores de insectos fósiles fueron mencionados y descriptos en la sección 1.2. El territorio argentino cuenta con una amplia variedad de depósitos lacustres, fluviales y en la región más austral, acumulaciones de turba. No se han registrado por el momento yacimientos paleontológicos con ámbar o copal. La selección del sitio donde extraer las muestras está íntimamente relacionada con la accesibilidad al afloramiento y la facilidad con la que pueda colectarse una cantidad adecuada de material.

Muchas veces, esta situación favorable para los muestreos se enmarca en un proyecto de obra a gran escala, como lo fue por ejemplo la construcción de las

líneas B y D del subterráneo en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Fig. 2.1, A). Particularmente, el estudio de la entomofauna de la localidad de General Belgrano se vio favorecido por la exposición del yacimiento durante la obra de ensanchamiento y dragado del río Salado (Fig. 2.1, B).

Otro caso donde los sedimentos quedan expuestos es en los acantilados y barrancas en ríos, como es el caso de los yacimientos de Ramallo y Camet Norte estudiados en esta tesis (Fig. 2.1, C y D). Estos sitios suelen exponer buenos perfiles sedimentarios y la extracción de las muestras no resulta complicada. En estos casos siempre debe tenerse en cuenta que los sedimentos están expuestos, y en consecuencia, contemplar los métodos para evitar la contaminación y manejar los sesgos en las muestras.



Figura 2.1: A, frente de excavación del subterráneo en la Ciudad de Buenos Aires; **B**, excavación de la obra de ensanchamiento y canalización del río Salado; **C**, acantilado activo de Camet Norte; **D**, barranca de la margen derecha del río Paraná en las proximidades de la localidad de Ramallo.

2.2 Los taxones esperados

Ya se ha expuesto por qué motivo se estudian principalmente coleópteros en asociaciones de insectos del Cuaternario, sin embargo no es extraño encontrar otros taxones, los que muchas veces pueden brindar valiosa información.

Un paleoentomólogo que estudie depósitos de sistemas lóticos y lénticos debería estar preparado, al menos, para lidiar con los representantes acuáticos de los grupos más abundantes en la región. Muchas veces se recuperan ejemplares que representan distintos estadios de desarrollo de la misma especie, por lo tanto se debe trabajar con larvas, ninfas y adultos.

En orden de abundancia decreciente de los principales grupos de insectos presentes en depósitos cuaternarios (sin incluir el ámbar o copal), nos encontramos con los coleópteros, dípteros y un tercer puesto compartido por himenópteros (principalmente hormigas) y chinches acuáticas (Fig. 2.2).

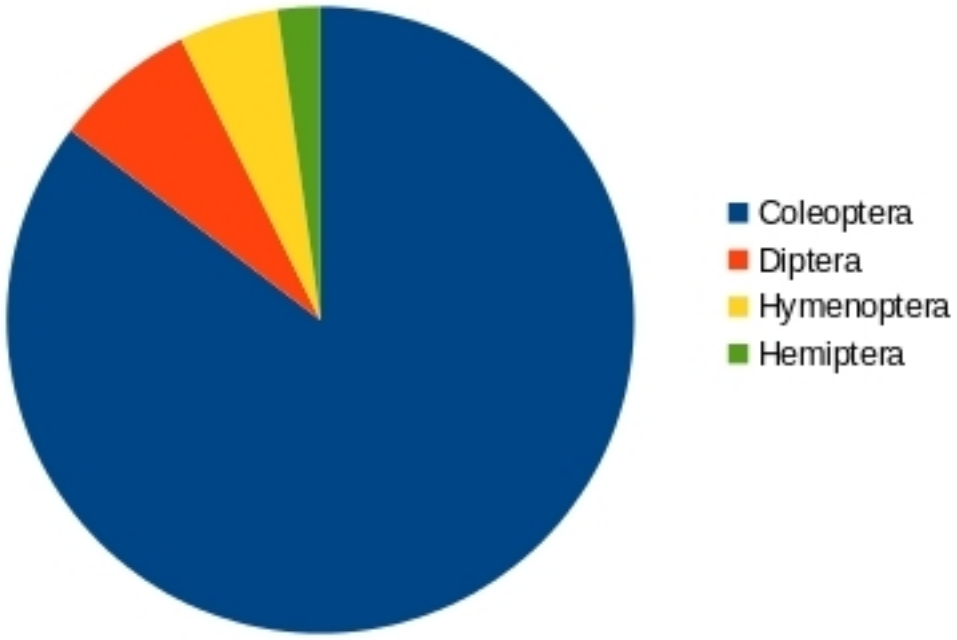


Figura 2.2: Muestra la abundancia relativa de los grupos de insectos que pueden encontrarse en asociaciones fósiles del Cuaternario. Coleoptera 85%; Díptera 8%; Hymenoptera 5%; Hemiptera 2%.

2.3 Técnicas de muestreo y extracción

Los métodos de muestreo más habituales fueron resumidos por Elias (1994), a partir de ahí, se idearon y modificaron las técnicas utilizadas en este trabajo. La secuencia de pasos resultante entre la extracción y almacenamiento de los ejemplares está representada en la figura 2.5.

Sabemos que para el muestreo de insectos fósiles generalmente se requieren yacimientos expuestos donde puedan ser extraídos grandes volúmenes de sedimentos, sin embargo, algunos investigadores han tenido éxito con muestras pequeñas que provienen de testigos marinos y continentales (*e.g.* Elias *et al.*, 1992; Ponel, 1995; Elias, 1997). El tamaño de las muestras varía dependiendo de la abundancia del material fósil presente, pero generalmente va de varios kilogramos en turbas, limos y arcillas ricos en materia orgánica a cientos de kilogramos en sedimentos más gruesos e inorgánicos (Porch y Elias, 2000). El volumen de sedimento colectado define muchas veces el éxito de una campaña, cuando la disponibilidad de recursos lo permite, gran parte del material debe ser tratado en el campo. Muchas veces solo se tiene una oportunidad de visitar un yacimiento, por lo tanto debe aprovecharse al máximo. Resulta muy útil examinar en el campo la mayor cantidad de sedimento posible y a su vez intentar colectar y almacenar un volumen considerable del mismo.

Una vez en el sitio de muestreo, lo primero que hay que hacer es registrar las coordenadas GPS de cada afloramiento, luego tomar fotografías (cuidando que la luz sea la adecuada y refleje los colores reales de los sedimentos) y dibujar perfiles estratigráficos tomando las medidas exactas de los depósitos por niveles. Los colores y las medidas deben conservar la escala a la hora de representarlos en papel, para este trabajo se tomaron medidas con buena

resolución y se establecieron las relaciones de colores con el *Rock Color Chart.*
Antes de comenzar con la extracción del material se debe limpiar la superficie del perfil para evitar contaminaciones. La perforación y/o construcción de nidos por parte de varios taxones introduce a las muestras sedimentarias materiales que pueden llevar a interpretaciones erróneas del ambiente y su biodiversidad.
Los sedimentos con los que se trabajó en esta tesis no representaron un problema a la hora de tomar las muestras. El bajo grado de litificación permitió extraer bloques de sedimento con herramientas simples y poco de esfuerzo (en su mayoría pudieron removerse con picos, palas y piquetas).
Generalmente los sedimentos extraídos son desagregados utilizando distintos compuestos dependiendo de la naturaleza del material. En el caso de las arcillas, el calgón (hexametafosfáto de sodio) disuelto en agua tibia es el más ampliamente utilizado. Cuando se trata de sedimentos calcáreos se recomienda remojarlos con ácidos clorhídrico y, en el caso de la turba, directamente puede tratársela con kerosén o desagregarla manualmente.
El material extraído que va a ser analizado en el campo debe colocarse en recipientes con agua durante algunas horas para desagregar las arcillas mientras se continua con otras tareas. Cuando el material comienza a desagregarse se lo coloca en zarandas con malla de apertura cercana a los 300 *µm* donde se lava el sedimento. En caso de tratarse de material que se almacenará para su posterior análisis, este debe colocarse en bolsas de cierre hermético inmediatamente después de ser extraído del perfil. Cuando los limos y arcillas quedan expuestos comienzan a perder humedad y esto aumenta el grado de desarticulación y fragmentación del material fósil.
Afortunadamente, las técnicas que permiten extraer y concentrar los restos de insectos de manera efectiva en el laboratorio son simples y económicas. Se

realiza un tamizado en húmedo con una malla de 250-300 *µm*. El material orgánico que queda en el tamiz es usualmente una mezcla de restos de insectos y vegetales. En este punto se establece una dicotomía en el camino hacia la recuperación de los restos de insectos. Por un lado, los métodos clásicos sugieren la flotación en kerosén, mientras que la técnica de reflotado de material vegetal en agua (técnica desarrollada en este trabajo) ofrece otras ventajas.

La flotación en kerosén es uno de los métodos más rápidos y conocidos para la recuperación de los restos de insectos. Esta técnica fue descripta en detalle por Ashworth (1979) y Elias (1994) y consiste básicamente en mezclar con kerosén la materia orgánica obtenida en el proceso de tamizado, luego quitar el excedente (recuperando el kerosén en un recipiente adecuado para volver a utilizarlo), colocar la materia orgánica en un recipiente grande y luego agregar agua fría. El kerosén se adhiere a los fragmentos de insectos y cuando se agrega el agua los restos flotan hasta la interfase agua-kerosén. El material en flotación debe recuperarse cuidadosamente y luego lavarse en un tamiz de 300 *µm* con detergente para eliminar los restos de hidrocarburo. Frecuentemente, el proceso de lavado, aumenta el grado de desarticulación y fragmentación de los ejemplares. La mayor desventaja de esta técnica radica en que genera un sesgo en la proporción de los ejemplares más robustos y pesados. Los restos de algunos grupos de insectos no alcanzan, debido a su mayor densidad, la interfase agua-kerosén y no son recuperados.

Una alternativa a la flotación en kerosén es secar con un flujo de aire la fracción tamizada y luego examinar la totalidad del material bajo lupa. Este método permite recuperar fragmentos de insectos pesados que no flotan en la interfase agua-kerosén y evita el maltrato del material durante el lavado con

detergente. Por otra parte, si quieren realizarse dataciones radiocarbónicas el material no debe entrar en contacto con hidrocarburos.

Puede evitarse por completo el tamizado con la técnica de **reflotado de material vegetal**, esto favorece la recuperación de insectos en buen estado y disminuye el sesgo generado por la diferencia de tamaño y peso de los restos. Un factor a considerar es que esta técnica incrementa considerablemente el tiempo de extracción de los restos de insectos.

Antes de tratar los sedimentos con desfloculante (calgón), deben revisarse los bloques de arcilla, fragmentándolos a mano (dependiendo de su dureza) o con alguna herramienta pequeña tipo punzón, y observar a ojo desnudo (con lupa de ser necesario) en busca de restos de insectos (Fig 2.3). Es necesaria una buena fuente de luz, de ser posible luz solar ya que muchos fragmentos de cutícula brillan de un modo muy particular y esto permite reconocerlos rápidamente. Una vez revisada la fracción de sedimento a estudiar se la trata con el desfloculante o ácido (según la naturaleza del material) y se la sumerge en una batea con agua. Después de un tiempo, parte de los restos vegetales flotan y queda en el fondo el resto de materia orgánica y sedimento. La fracción que flota debe separarse y almacenarse, mientras que el resto del material vuelve a tratarse con desfloculante o ácido. Luego de repetir varias veces estos pasos, quedarán en el fondo del recipiente relativamente pocos restos vegetales y un concentrado de restos de insectos, probablemente adheridos o rellenos con sedimento. Este material debe examinarse bajo lupa y separar los insectos. La fracción de materia vegetal que fue separada en los sucesivos pasos debe revisarse también ya que algunos restos de insectos muy pequeños flotan naturalmente en agua sin la necesidad de agregar kerosén.



Figura 2.3: Procesamiento del material extraído de la localidad de General Belgrano. A, material desagregado manualmente; B, élitros fusionados extraídos manualmente; C, arcillas tratadas con calgón en baldes; D, proceso de tamizado con mallas de 1000 y 300 µm.

2.4 Almacenamiento de las muestras

Existen varios puntos a considerar respecto de este tema, el principal objetivo cuando se ingresa un ejemplar a una colección o se lo almacena para su posterior estudio es evitar la pérdida de información con el transcurso del tiempo. Dependiendo del tipo de fósil con el que se esté tratando (siempre refiriéndome a restos cuaternarios) existen tres modos de almacenamiento:

1. Alcohol (Etanol) al 70% en un recipiente de tamaño adecuado para impedir que el ejemplar se golpee y se rompa (Fig. 2.8, A). Se utiliza en ejemplares poco o medianamente robustos que al ser extraídos del sedimento pierden humedad y comienzan a deformarse (Fig. 2.4). Generalmente, los élitros aislados pierden su forma al deshidratarse en pocos minutos. Una alternativa al alcohol es sumergirlos en parafina, pero este método no fue utilizado con los

ejemplares de este trabajo. McNamara y colaboradores (2012) sugieren que el almacenamiento en alcohol o glicerina puede evitar la pérdida de los colores originales. La mayor parte de los ejemplares estudiados en esta tesis fueron colocados en tubos eppendorf de 0,5 ml.

2. Montado en un preparado microscópico con bálsamo de Canadá. Las alas, frágiles elementos, deben tratarse con sumo cuidado. Los preparados microscópicos ofrecen la posibilidad de examinarlas en detalle y además previenen la deformación o rotura al aislarlas completamente del medio.

3. Montado en cajas entomológicas o micropaleontológicas y fijado mediante algún adhesivo soluble en agua. Este método se utiliza con ejemplares robustos que no se rompen o deforman con facilidad. Dependiendo del tamaño pueden pegarse en el fondo de una caja micropaleontológica o sobre una etiqueta de cartón y ser pinchados en una caja entomológica. La segunda opción presenta la ventaja de poder examinar el ejemplar desde varios ángulos sin necesidad de despegarlo.

En algunos casos puede “bañarse” al ejemplar con un compuesto soluble en agua, el B-72 (metilmetacrilato) que proporciona cierta rigidez y compacta los restos evitando la desarticulación. Esta técnica resulta muy favorable a la hora de trasladar los ejemplares aislados en el campo.

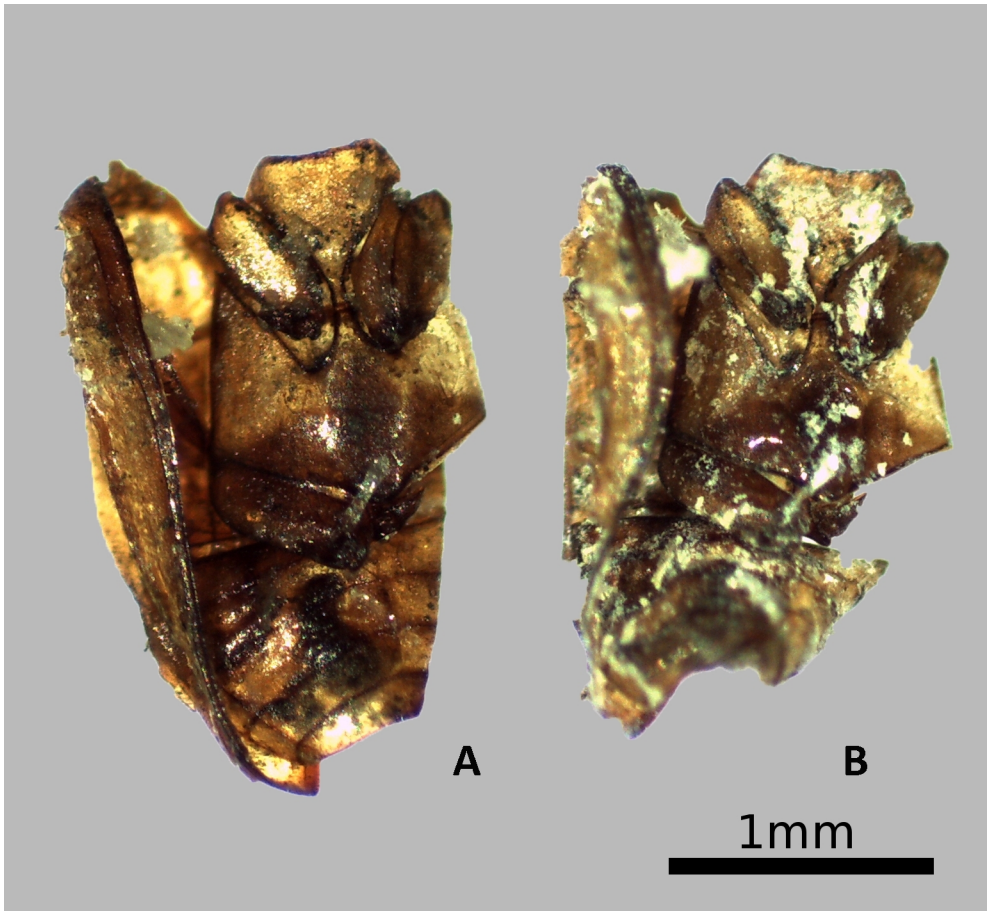


Figura 2.4: Muestra el deterioro que sufre un ejemplar extraído del sedimento y expuesto a la desecación en cuestión de minutos. **A**, *Aphodius (Labarrus) pseudolividus* recién extraído de los sedimentos del yacimiento de General Belgrano; **B**, el mismo ejemplar minutos después. Escala 1 mm.

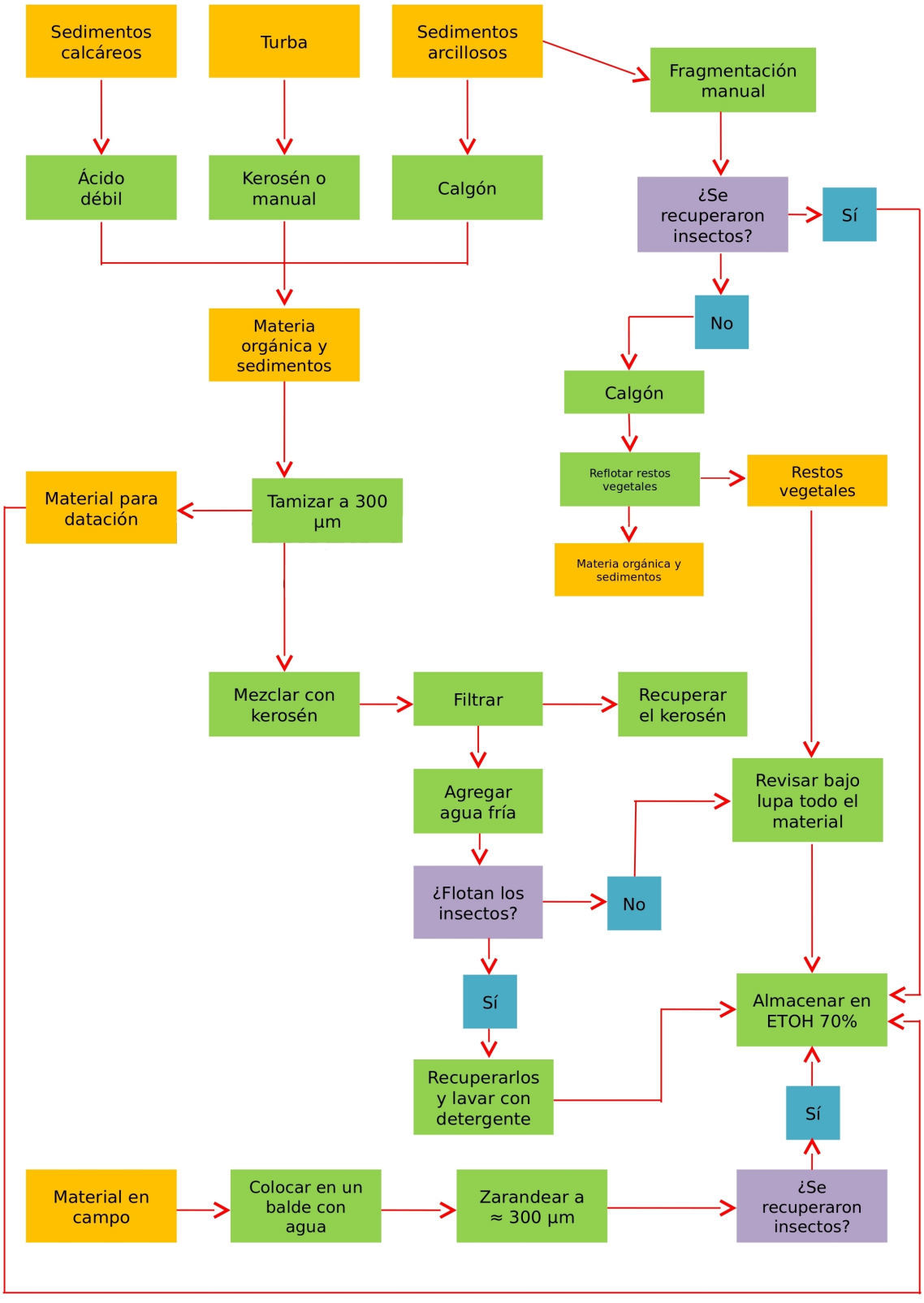


Figura 2.5: Secuencia de pasos a seguir en el procesamiento de las muestras y extracción y almacenamiento de los insectos fósiles.

2.5 Estudio taxonómico

Como ya se ha mencionado, los escleritos que se utilizan para la identificación de insectos cuaternarios son la cabeza, pronoto y élitros. La identificación se basa en la observación detallada de caracteres morfológicos macro y microestructurales en los especímenes.

Las claves publicadas para la identificación de diversos grupos de insectos se basan en numerosos caracteres distribuidos en el cuerpo de los ejemplares. Muchas veces la diferenciación entre dos géneros debe hacerse observando caracteres de las antenas, los tarsos, uñas, distribución de pelos y escamas, etc. Esto hace imposible utilizar este tipo de claves para identificar insectos cuaternarios, los cuales pueden estar representados por ejemplares incompletos o simplemente tratarse de élitros, tibias o fémures aislados. Por este motivo el método más adecuado es realizar comparaciones con ejemplares modernos previamente identificados. En la figura 2.7 se muestra un caso particular donde la morfología de los escleritos preservados permite asignar los restos a una especie actual conocida.

El proceso de identificación comienza con el reconocimiento de la forma y tamaño de las principales piezas del exoesqueleto recuperadas. Estas observaciones se hicieron bajo una lupa binocular asociada a una cámara fotográfica (Fig. 2.8, B). Conocer el aspecto general o “arquetipo” de las diferentes familias resulta de suma importancia. Poder realizar una primera asignación a nivel de familia muchas veces facilita y acelera el proceso de identificación del material. La figura 2.6 muestra el aspecto general o “arquetipo” de algunas familias identificadas en este trabajo, enfocándose en la forma de la silueta de los artejos y escleritos principales es posible identificar los grandes grupos de insectos. Habitualmente se preservan los colores

pigmentarios, y los patrones de coloración suelen ser muy útiles en grupos que presentan puntos, manchas, bandas, etc. La coloración estructural (metálica) se preserva extraordinariamente bien debido a que es resultado de la incidencia de la luz sobre la microescultura de la superficie de la cutícula. La profundidad, forma y distribución de los caracteres superficiales (estrías, puntuaciones y microescultura) sumada a la presencia de pelos y escamas, son potencialmente de importancia diagnóstica. La forma y tamaño del aedeago son los caracteres diagnósticos más importantes en coleópteros, lamentablemente dicha estructura no suele preservarse en el registro fósil como las cabezas, pronotos y élitros.

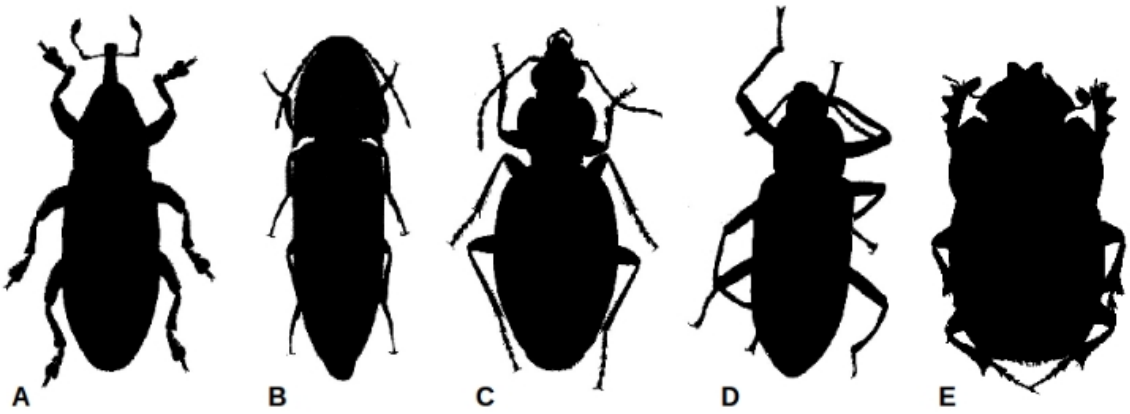


Figura 2.6: Siluetas del aspecto general de algunas familias de coleópteros. En el esquema los ejemplares están representados con el mismo tamaño para destacar la forma. A, Curculionidae; B, Elateridae; C, Carabidae; D, Tenebrionidae; E, Scarabaeidae.

El conocimiento de la entomofauna actual en nuestro territorio tiene muchas áreas vacantes, el número de especies descriptas es mucho menor al de la diversidad esperada. Existen localidades donde la fauna de insectos nunca ha sido estudiada. Esta situación dificulta considerablemente la tarea de comparar ejemplares fósiles con actuales.

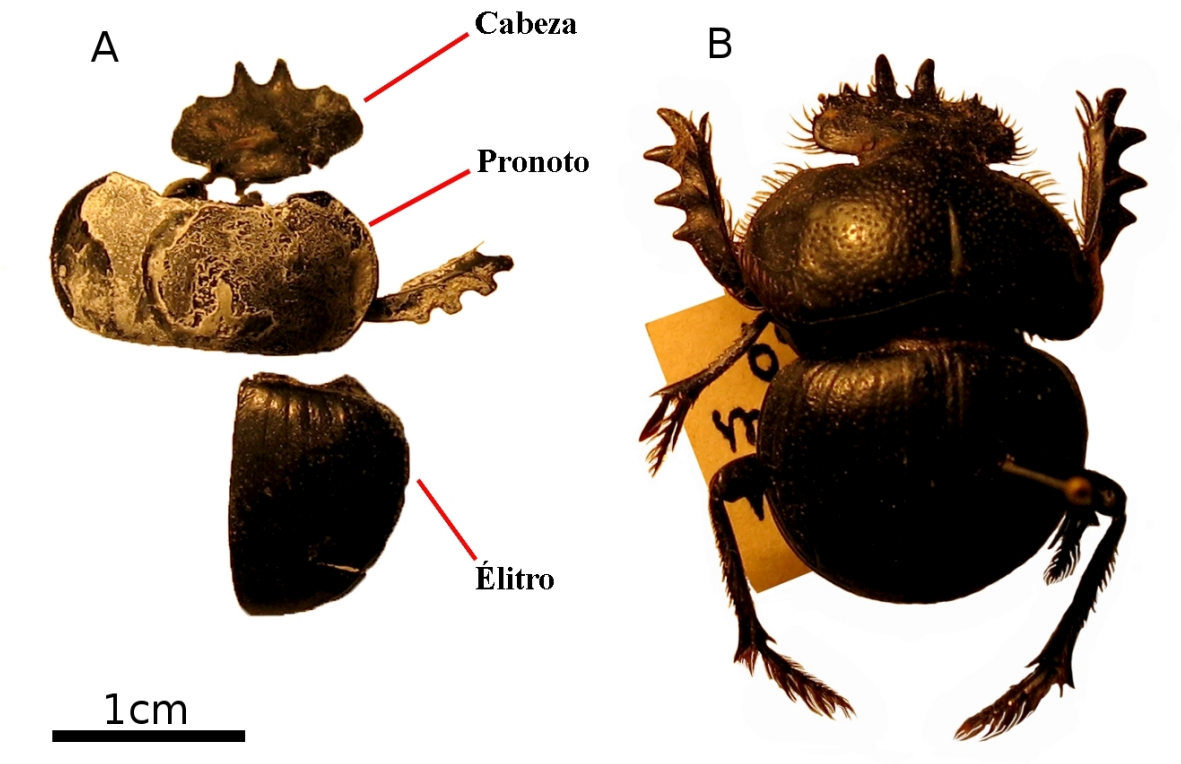


Figura 2.7: **A**, *Eucranium arachnoides* extraído de los depósitos de la localidad de General Belgrano, Pleistoceno Tardío; **B**, *E. arachnoides* actual.

2.6 Procesamiento de los datos

Durante mucho tiempo se utilizó el método de superposición de rangos geográficos, método útil cuando se tiene un buen conocimiento de la fauna local (número de especies, distribución y requerimientos ambientales). En áreas menos estudiadas comenzó a utilizarse un método que evita el uso de "especies indicadoras", el MCR (*Mutual Climatic Range*). Este método se concentra en el análisis de las asociaciones completas, usando presencia/ausencia en lugar de abundancia relativa (la cual puede variar considerablemente dependiendo del ambiente depositacional). El principio básico de este método yace en establecer el rango climático actual de cada especie presente en la asociación fósil. Esto representa una gran ventaja sobre el método de superposición geográfica, las especies podrían vivir en ambientes

físicamente idénticos en distintas localidades. Patrones modernos de distribución que no se solapan o superponen podrían representar áreas con condiciones climáticas que si lo hacen (mismas condiciones climáticas).

La superposición de los rangos climáticos de todas las especies de la asociación dará cuenta de las condiciones climáticas en el pasado (Atkinson *et al.*, 1986).

Los coleópteros se ajustan bien a esta técnica debido a que hay diversos grupos en los cuales un considerable número de especies muestran tolerancias térmicas bien marcadas (Atkinson *et al.*, 1987).

Atkinson y colaboradores (1986) probaron el método MCR en asociaciones modernas de coleópteros de Europa y Asia, y los resultados de las reconstrucciones climáticas coincidieron con el entorno climático de la asociación de especies estudiada en la actualidad.

El primer paso es la compilación de mapas de distribución moderna de cada especie. Para algunas especies han sido publicados mapas de distribución, pero para muchas otras no. En estos casos el relevamiento bibliográfico y transcripción de etiquetas en los ejemplares de colecciones es lo más adecuado para acotar la distribución.

El método original (Atkinson *et al.*, 1986) solo utiliza predadores y carroñeros. Enfocándose en estos grupos se evita trabajar con especies fitófagas y su distribución, la cual refleja la distribución de sus plantas hospedadoras más que parámetros climáticos. Por el contrario, los predadores y carroñeros pueden establecerse en regiones con condiciones climáticas favorables de manera independiente, incluso como “taxones pioneros”.

El segundo paso es la determinación del rango climático de cada especie. Primero se convierte un mapa de distribución de una especie en un mapa de

rango climático contrastando la distribución con los datos meteorológicos del área. Se consideran la temperatura media del mes más cálido (T_{max}) y el rango de temperatura entre el mes más cálido y el más frío (T_{rango}). Al momento de establecer el rango climático de cada especie hay que tener especial cuidado con la distribución en relieve, las especies de montaña se escapan de los gradientes latitudinales de temperatura. En este trabajo la altura no fue un factor a considerar debido al relieve homogéneo de la región.

Por último, una vez establecidos los rangos climáticos de cada especie de la asociación se procede a superponerlos y encontrar el solapamiento. El área de superposición representa el rango climático mutuo de las especies, es decir, la temperatura máxima y la amplitud térmica entre el mes más cálido y más frío común a toda la asociación.



Figura 2.8: **A**, Tubos mini eppendorf de 0,5 ml donde fueron almacenados los ejemplares; **B**, Lupa binocular con cámara fotográfica incorporada.

2.7 Procesamiento de las imágenes

Las fotografías fueron tomadas con una cámara fotográfica compacta a través de una lupa binocular Zeiss (FCEN-UBA), y con una cámara fotográfica incorporada a una lupa binocular Leica (CADIC) (Fig. 2.8, B). Las imágenes del texto y las fotografías fueron editadas con GIMP e Inkscape (*Software* libre).

Capítulo 3

Insectos fósiles del Pleistoceno Superior de General Belgrano, provincia de Buenos Aires, Argentina.

3.1 Resumen

En este capítulo se aborda el estudio de la entomofauna representada en el yacimiento ubicado a orillas del río Salado en las cercanías de la localidad de General Belgrano, provincia de Buenos Aires. Los sedimentos portadores de insectos corresponden a depósitos de un paleoestanque de una edad acotada entre 12.000 y 13.600 años ^{14}C AP mediante dataciones de restos de mamíferos. Son abundantes los restos fósiles de varios taxones, entre ellos, restos vegetales, micromamíferos, crustáceos e insectos. Estos últimos presentan un excelente grado de preservación, no muestran reemplazo de sus exoesqueletos y conservan sus colores originales. La posibilidad de identificar un considerable número de ejemplares a nivel genérico y específico permitió realizar un análisis de rangos climáticos (MCR) por primera vez en Sudamérica, indicando valores de T_{max} entre 23°C y 24 °C y de T_{range} entre 14 °C y 15 °C para el lapso de tiempo representado por los sedimentos provenientes del tope de la secuencia del paleoestanque. Los valores estimados sugieren condiciones de humedad y temperatura cercanas a las actuales, y contradicen interpretaciones previas que sugieren ambientes áridos y fríos.

La asociación de insectos del yacimiento de General Belgrano es la primera en ser estudiada con estas técnicas y la primera en brindar datos paleoclimáticos basados en coleópteros como bioindicadores independientes.

3.2 Marco Geológico

Los afloramientos estudiados están ubicados a orillas del río Salado en las cercanías de la localidad de General Belgrano, provincia de Buenos Aires (35° 44’ 47’’S, 58° 45’ 49’’O) (Fig. 3.1). Los depósitos fueron expuestos durante la obra de canalización y dragado del río Salado (Fig. 3.2 y 3.3). En la exposición pudieron observarse sedimentos fluvio-lacustres depositados sobre el loess Pampeano. Por encima de estos depósitos se desarrolla un paleoestanque con texturas arcillosas y gran contenido de materia orgánica. Los depósitos correspondientes a este pequeño cuerpo de agua son los portadores de la megafauna de mamíferos estudiada por Scanferla y colaboradores (2013), y de los restos de insectos estudiados en este capítulo. Por encima de los depósitos del paleoestanque se observan depósitos con estratificación planar y cruzadas que corresponderían a una acumulación fluvial que tuvo lugar entre los 12.000 y 9.500 años AP (Scanferla *et al.*, 2013).

La datación cronológica de los depósitos fue realizada mediante el análisis radiocarbónico del colágeno de los huesos de megamamíferos (Scanferla *et al.*, 2013), y el fechado de conchillas de moluscos (Fucks *et al.*, 2012). La edad obtenida para la asociación de megamamíferos, y por extensión para la asociación de insectos, es de 12,100 ± 100 ^{14}C AP y 13,400 ± 200 ^{14}C AP, convirtiéndolas en las primeras con edades numéricas en la región.

Los depósitos del paleoestanque corresponden al intervalo de tiempo representado por el Miembro Guerrero de la Formación Luján (Fidalgo *et al.*, 1973). El Miembro Guerrero comenzó a depositarse aproximadamente durante el último máximo glacial (ca. 21.000 años AP) y se extiende al menos hasta ca. 10.000 años AP (Tonni *et al.*, 2003).

La variabilidad de las características macroscópicas en las subunidades de la Formación Luján, señaladas por Fucks y Deschamps (2008), podría explicar el contraste entre los aspectos sedimentológicos de los depósitos del paleoestanque y de las típicas exposiciones del Miembro Guerrero en otras localidades (Scanferla *et al.*, 2013).

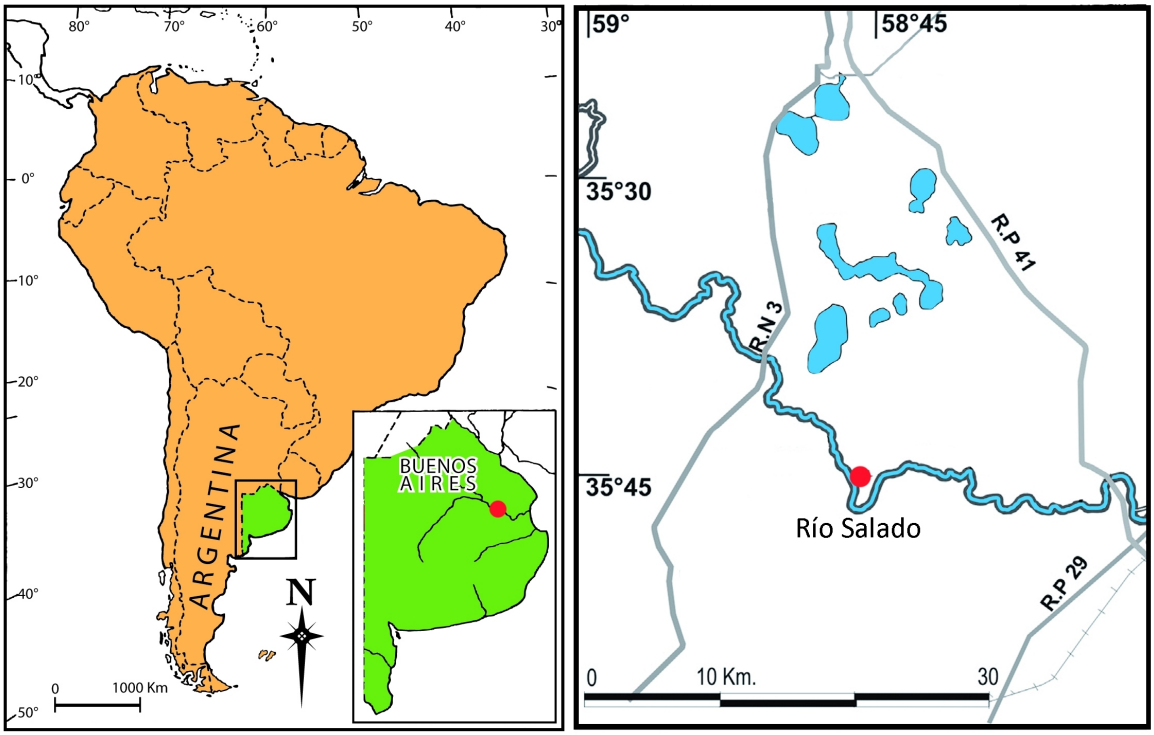


Figura 3.1: Muestra la ubicación del yacimiento de General Belgrano.



Figura 3.2: Vista del yacimiento orientada aguas abajo.



Figura 3.3: Vista del yacimiento orientada aguas arriba.

Desde la base al techo del perfil expuesto (Fig. 3.4 y 3.5)pueden reconocerse cuatro niveles:

Unidad Sedimentaria 1: Color violáceo (5RP 6/2) y textura limo-arcillosa. Friable. Con una potencia máxima de 2 metros. Estructura homogénea a finamente estatificada. La granulometría parece variar levemente de base a techo de modo creciente. El contenido de materia orgánica se incrementa hacia el techo y generalmente se encuentra en acumulaciones de restos vegetales. En la parte superior del nivel, el contenido de agua en pequeñas cavidades es alto y parece ser el origen de las rosetas de yeso que se encuentran dispersas en él.

Unidad Sedimentaria 2: Color gris-azulado (5B 6/2) y textura arcillosa. Friable. Con 1 metro de potencia máxima. Presenta niveles de grava hacia la base. Las arcillas de este nivel son muy plásticas y presentan un alto contenido de agua. El contenido de materia orgánica es considerablemente mayor que en la unidad sedimentaria 1, representado mayormente por acumulaciones de material vegetal fresco disturbado por raíces. La forma general del depósito es cóncava y se acuña aguas arriba y abajo del cause del río Salado.

Hacia el techo de esta unidad se desarrolla, de forma transicional, un nivel de color negro (N2) con una potencia que oscila entre 5 y 50 cm. Es el nivel con mayor cantidad de materia orgánica, tanto vegetal como restos de invertebrados. La mayor cantidad de insectos fue extraída de este nivel.

Unidad Sedimentaria 3: Color ocre (10YR 6/6) y con una textura limo-arenosa. Entre 20 y 40 cm de potencia. Presenta bloques arcillosos de color negro de variados tamaños, cuyos ejes mayores se disponen de manera horizontal y oscilan entre 10 y 90 cm de largo. Estos bloques podrían interpretarse como intraclastos provenientes de los depósitos de color negro en

el techo de la unidad sedimentaria 2. La unidad sedimentaria 3 presenta escasa materia orgánica y no se extrajeron insectos, salvo en los intraclastos donde el contenido de materia orgánica fue muy similar al del techo de la unidad sedimentaria 2.

Unidad Sedimentaria 4: Color amarillo grisáceo (10YR 8/2) y con textura fangosa. Una potencia máxima aproximadamente de 40 cm. Se dispone de forma transicional sobre la unidad sedimentaria anterior. Presenta abundantes restos de moluscos asignados a *Heleobia parchapii* D´Orbigny.

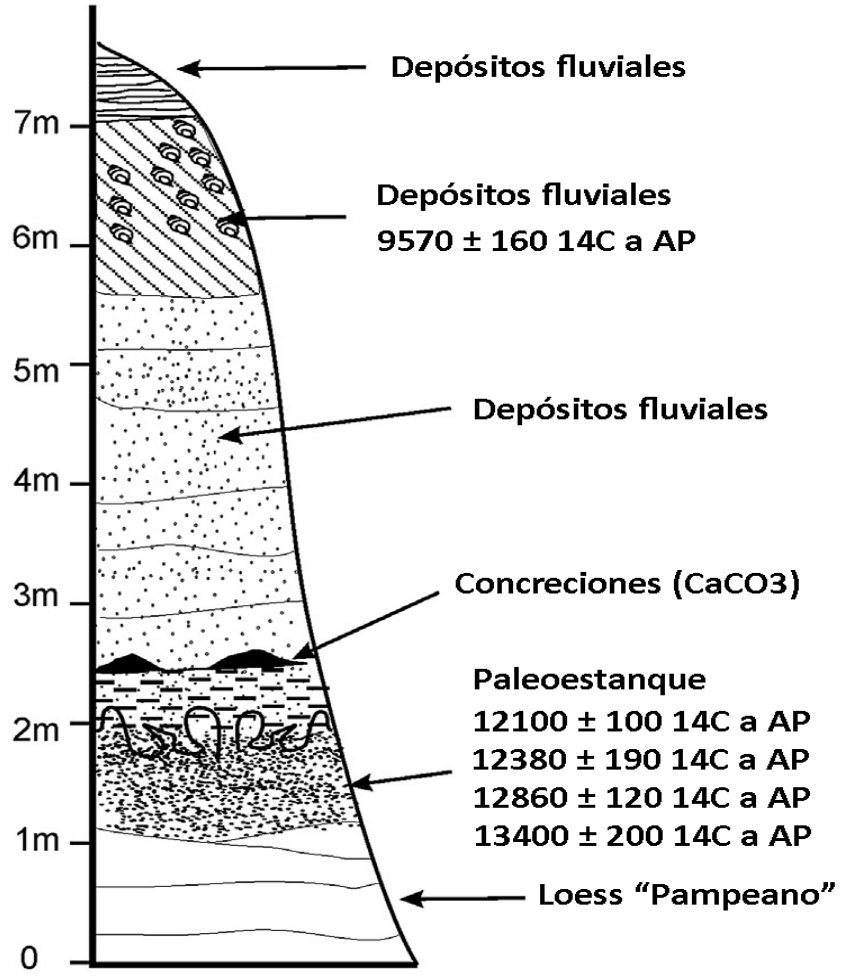


Figura 3.4: Perfil estratigráfico del yacimiento de General Belgrano. Se muestran las fechas obtenidas a partir de la megafauna de mamíferos. Modificado de Scanferla *et al.*, 2013.

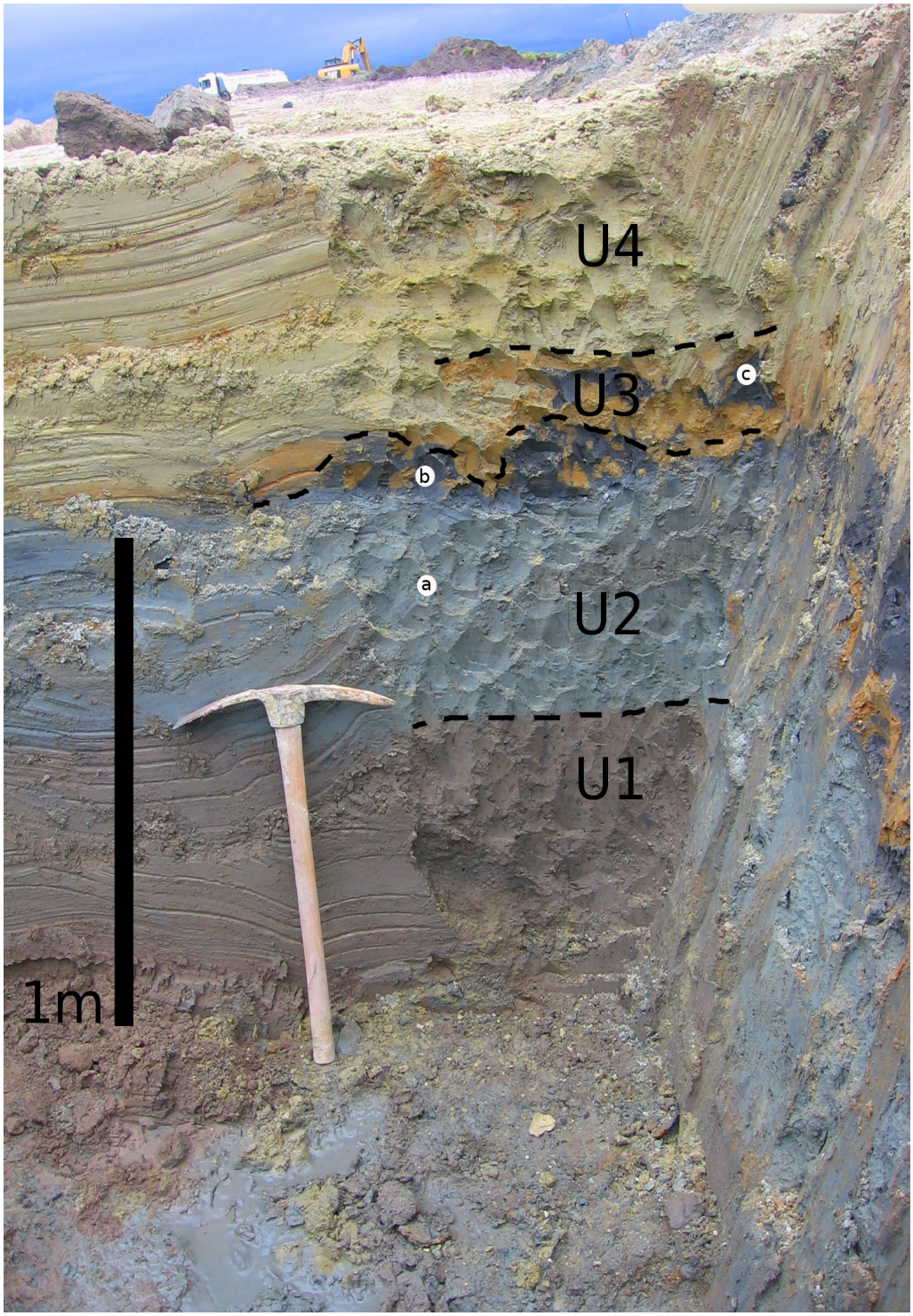


Figura 3.5: Fotografía del perfil estratigráfico del yacimiento de General Belgrano mostrando las unidades sedimentarias estudiadas. a, U2 azul; b, U2 negro; c, intraclasto.

3.3 Materiales y Métodos

Los aspectos generales de las metodologías utilizadas para el estudio de los insectos fósiles del Cuaternario fueron expuestos en el capítulo 2.

Existen ciertas particularidades en el modo en que se procesaron las muestras provenientes de los depósitos que afloran en las cercanías de General Belgrano. El material pudo ser extraído gracias a la exposición de los sedimentos durante la obra de ensanchamiento y dragado del río Salado. Se llevó a cabo una campaña entre el 20 de septiembre y el 10 de octubre de 2013, durante la cual se levantaron perfiles sedimentológicos y se tomaron muestras de las 4 unidades sedimentarias. Se extrajeron unos 300kg de sedimento para una posterior recuperación de restos de insectos fósiles en el laboratorio. Los bloques de sedimento extraídos fueron almacenados en bolsas tipo *zip-lock* con el fin de conservar la humedad de las arcillas.

Simultáneamente a la extracción de sedimentos, fueron colocándose fracciones del mismo en baldes con agua con el fin de desflocular las arcillas en el campo. Luego de un tiempo se procedió a desagregar mecánicamente los bloques sumergidos en los baldes, y pasarlos por una zaranda. De este modo, se recuperaron los fragmentos más conspicuos de insectos en el campo, aprovechando al máximo el tiempo de campaña.

Los ejemplares que pudieron aislarse en el campo fueron colocados en pequeñas bolsas para luego, en el laboratorio, almacenarlos siguiendo el procedimiento explicado en el capítulo 2.

El material estudiado en este capítulo se encuentra depositado en el Museo Histórico Municipal "Alfredo Enrique Mulgura" de la localidad de General Belgrano, provincia de Buenos Aires. Los ejemplares depositados en el museo llevan los números de repositorio entre MHM-PI 22 y MHM-PI 34.

3.4 Resultados

Se recuperaron un total de 476 ejemplares en las unidades sedimentarias 1 y 2 (azul, y negro). La mayor parte de restos de insectos proviene de los depósitos de color negro en la unidad 2. La tabla 3.1 muestra el número taxones recuperados y la unidad sedimentaria de la cual provienen.

En primer lugar se presentan los resultados de la asociación recuperada de los depósitos de color negro ubicados hacia el tope de la unidad sedimentaria 2. Pudieron identificarse a nivel específico nueve ejemplares a partir de los cuales pudo realizarse un análisis de rangos climáticos mutuos (método explicado en el capítulo 2).

A continuación se enumeran las nueve especies identificadas con una breve caracterización de las mismas.

Taxones	N° de ejemplares	Unidad sedimentaria
Coleoptera		
Scarabaiedae		
Aphodius (Labarrus) pseudolividus	6	U2(negro)
Canthon dives	2	U2(negro)
Cyclocephala signaticollis	3	U2(negro)
Diloboderus abderus	2	U2(negro)
Sulcophanaeus batesi	2	U2(negro)
Eucranium arachnoides	21	U1, U2(azul), U2 (negro)
sp.1	9	U2(negro)
sp.2	11	U2(negro)
Curculionidae		
sp.1	6	U2(negro)
sp.2	21	U2(negro)
sp.3	12	U2(negro)
sp.4	5	U2(negro)
Tenebrionidae		
Nyctelia nodosa	8	U2(azul)
Epipedonota cristallisata	17	U2(azul)
Scotobius miliaris	4	U2(azul)
Elateridae		
Conoderus decorus	1	U2(negro)
Melyridae		
Astylus trifasciatus	1	U2(negro)
Carabidae		
Calosoma (Castrida) retusum	9	U2(negro)
sp.1	5	U2(negro)
sp.2	1	U2(negro)
Dytiscidae		
sp.1	3	U2(negro)
Coleoptera indet.	98	U2(negro)
Hymenoptera		
Vespoidea		
sp.1	1	U2(negro)
Diptera		
sp.1	1	U2(negro)
Orthoptera		
sp.1	1	U1
Insecta indet.	226	U2(negro)
Total	476	

Tabla 3.1: Muestra los taxones recuperados de las unidades sedimentarias 1 y 2

Scarabaeidae Latreille 1802

Scarabaeinae

Eucranium arachnoides Brullé1834

Eucranium Brullé es un género relativamente pequeño de escarabajos estercoleros pertenecientes a la tribu Eucraniini, endémica de las provincias biogeográficas de Chaco y Monte en Argentina (Morrone, 2006; Ocampo, 2010). Los miembros de esta tribu habitan zonas áridas particulares y presentan adaptaciones ecológicas notables (Ocampo, 2004, 2005).

Características etológicas muy particulares como la construcción de túneles y cámaras subterráneas destacan al género. *E. arachnoides* construye un nido subterráneo donde almacena las deyecciones deshidratadas de roedores como vizcacha (*Lagostomus maximus* Desmarest), mara (*Dolichotis patagonum* Zimmermann), conejo de los palos (*Pediolagus salinicola* Burmeister), llama (*Lama glama* Linnaeus) y eventualmente fragmentos de excremento seco de bovino, equino, caprino y ovino (Montesino y Zunino, 2003), que utiliza como recurso trófico. El nido consiste en galerías y cámaras que llegan a unos 90 cm de profundidad donde almacena el alimento desmenuzado.

Ejemplar: MHM-PI 22

Material: Cabeza; tibia, fémur, trocanter y coxa de la pata anterior izquierda articulados al protórax; élitro derecho; ventritos abdominales articulados; tibia y fémur de la pata metatorácica izquierda articulados. Lámina 3.1.

Sulcophanaeus batesi Harold, 1868

Dentro de la subfamilia Scarabaeinae, la tribu Phanaeini es la más conocida en la región neotropical en cuanto a su taxonomía y la distribución general de sus especies (ver Edmonds, 1972, 1994, 2000; Arnaud, 2002; Edmonds y Zídek, 2004). La tribu es endémica de América e incluye aproximadamente 160 especies (Edmonds, 2000).

Son principalmente coprófagos y la mayoría de las especies entierran las bolitas de estiércol en túneles construidos directamente debajo o cerca del excremento.

Por lo general se caracterizan por tener colores metálicos iridiscentes, un dimorfismo sexual notable y, principalmente en los machos, cuernos cefálicos y proyecciones sobre el pronoto bastante conspicuas y con formas muy variadas (Arnaud, 2002).

Sulcophanaeus Olsoufieff es un género neotropical que incluye 14 especies, de las cuales únicamente cuatro están presentes fuera de Sudamérica (Edmonds, 2000). Actualmente habita el noroeste argentino y el centro-sur de Bolivia (Edmonds, 2000).

Ejemplar: MHM-PI 23

Material: Cabeza, protórax, y tibia y fémur de la pata protorácica izquierda articulados. Lámina 3.2.

Dynastinae Dejean 1821

Cyclocephala signaticollis Burmeister 1847

El género *Cyclocephala* Dejean incluye unas 335 especies (Ratcliffe, 2008). Actualmente se distribuye a lo largo de todo el continente americano, desde el sudeste de Canadá al sur de Argentina (Ratcliffe 2003, 2008).

Los adultos del género son nocturnos, y algunas especies juegan un importante rol como polinizadores de plantas tropicales y subtropicales (Young, 1986; Gibernau *et al*., 1999, 2000), Otras, como *C. signaticollis,* alcanzan importancia económica debido a que sus larvas atacan el sistema radical de una amplia gama de cultivos agrícolas, muchas veces en asociación con larvas de otros Scarabaeidae fitófagos (*e.g., Anomala, Archophileurus, Bothynus, Diloboderus, Heterogeniates, Phylochloenia, Phylophaga* etc.).

Ejemplar: MHM-PI 24

Material: Pronoto y élitro izquierdo. Lámina 3.3.

Diloboderus abderus Sturm 1826

Más conocido como "bicho torito", *D. abderus* es contado entre los más importantes insectos del suelo de Argentina. Las larvas se alimentan de semillas, raíces, e incluso el tallo de gramíneas. Suele encontrarselo en gran parte de la provincia de Bueno Aires, principalmente en el noreste de la misma. Muchas veces se encuentran larvas de *D. abderus* y *C. signaticollis* en la misma zona.

Ejemplar: MHM-PI 25

Material: Cuerno frontal, tibia y parte del fémur protorácico derecho. Lámina 3.3.

Aphodiinae Leach 1815

Aphodius (Labarrus) pseudolividus Baltazar 1941

La subfamilia Aphodiinae agrupa a unas 3,400 especies en todo el mundo (Dellacasa y Dellacasa, 1997). Esta subfamilia, junto a Scarabaeinae y Geotrupinae, incluyen la mayoría de las especies vivientes de escarabajos

estercoleros (Halffter & Edmonds, 1982). La mayoría de las especies de estas tres subfamilias muestran adaptaciones morfológicas, ecológicas y etológicas asociadas al consumo de excremento de mamíferos (Hanski, 1991a). A diferencia de los Scarabaeinae y Geotrupinae (paracópridos o telecópridos), la mayoría de los Aphodinae presentan un comportamiento endocóprido (se alimentan y reproducen dentro del excremento de mamíferos) (Halffter & Edmonds, 1982; Cambefort, 1991).

El género *Aphodius* Illiger es numeroso y complicado en términos taxonómicos, actualmente está siendo reclasificado en varios nuevos géneros (Smith y Skelley, 2007). *Aphodius (Labarrus) pseudolividus* es parte de un "complejo" de especies distribuidas en todo el mundo (Smith y Skelley, 2007).

Ejemplar: MHM-PI 26

Material: Ejemplar parcialmente articulado. Lámina 3.4.

Elateridae Leach 1815

Conoderus decorus Burmeister 1875

Los adultos de la familia Elateridae se reconocen fácilmente por la presencia de una unión flexible entre el protórax y el mesotórax. Una espina prosternal que, en contacto con el mesosterno, actúa como resorte y les permite saltar.

Según Johnson (2002), los adultos se encuentran asociados a la vegetación, alimentándose de néctar, polen, partes florales, algunos hongos ascomicetes y nectarios extraflorales.

El género *Conoderus* Eschscholtz, presenta distribución cosmopolita, en América se extiende desde la Península Yucatán en Méjico, hasta el sur de la provincia de Río Negro en Argentina, con 150 especies de las cuales 50 son argentinas (Guzmán de Tomé, 2005). El género se divide en tres grupos de

especies (Guzmán de Tomé, 2005) y *C. decorus* pertenece al grupo 2, el cual es exclusivamente neotropical y las especies son fácilmente reconocibles por su coloración castaño rojizas con diseños en el pronoto.

Los adultos son de hábitos nocturnos, fitófagos, se encuentran con gran densidad poblacional cerca de bosques. Sus larvas son omnívoras, pueden alimentarse de pequeños invertebrados; son citadas como plagas agrícolas de varios cultivos, entre ellos cereales, bulbos, etc. (Artigas, 1994).

Ejemplar: MHM-PI 27

Material: Pronoto. Lámina 3.4.

Melyridae Leach 1815

Astylus trifasciatus Guérin-Méneville 1844

La familia Melyridae está constituida por aproximadamente 5000 especies, 68 de las cuales están presentes en la región Neotropical (Costa, 2003). Son escarabajos pequeños, de cuerpo blando, alargado, y deprimido dorso-ventralmente. En su mayoría, son carnívoros en estadio adulto y frecuentemente se los encuentra en las flores. Las larvas son principalmente predadoras, y se las encuentra comúnmente en el suelo, hojarasca o debajo de cortezas (Bright, 1991). Muchas especies presentan coloraciones brillantes y un marcado dimorfismo sexual (Bellamy, 1985).

El género es endémico de la región neotropical (Lawrence y Newton, 1995) y presenta una amplia distribución en Sudamérica llegando a Chile central, provincia de Neuquén (Giganti y Dapoto, 1990).

Ejemplar: MHM-PI 28

Material: Élitro izquierdo fragmentado. Lámina 3.4.

Carabidae Latreille 1802

Carabinae

Calosoma (Castrida) retusum Fabricius, 1775

Conocidas como “Juanitas” o “Catangas”, las especies del género se caracterizan por tener una superficie dorsal multicolor y emanar un olor desagradable al ser molestadas. Tienen importancia como predadores de caracoles, babosas, orugas y sus pupas.

Se conocen 65 especies en América (Martínez, 2005). La mayoría de las especies del subgénero habitan regiones áridas (Gidaspow, 1963). *C. retusum* puede encontrarse desde los bosques del sur de Brasil hasta las llanuras y matorral desértico en Santiago del Estero, Santa Fe y La Pampa, pasando por los pastizales de Mendoza, San Luis y Buenos Aires (Scampini *et al*., 2000).

Ejemplar: MHM-PI 29

Material: Élitro izquierdo fragmentado. Lámina 3.5.

Scaritinae Bonelli 1810

Scarites (Scarites) anthracinus Dejean 1831

La subfamilia Scaritinae contiene aproximadamente 1900 especies y 125 géneros alrededor del mundo (Hogan, 2012). *Scarites* Fabricius presenta una distribución pantropical y está ausente en zonas frías de ambos hemisferios (Hogan, 2012). Se conocen unas 77 especies americanas (Marínez, 2005).

S. anthracinus presenta una amplia distribución en todo el centro y este de la Argentina (Cichino, 2003).

Ejemplar: MHM-PI 30

Material: Cabeza fragmentada, tibia protorácica izquierda y pronoto. Lámina 3.5.

La metodología utilizada para realizar el análisis de rangos climáticos es la expuesta en la sección 2.6. La superposición de los rangos climáticos de las nueve especies dio como resultado un área contenida entre los valores 23°C y 24 °C para la T_{max} y 14 °C y 15 °C para T_{range} (Fig. 3.5).

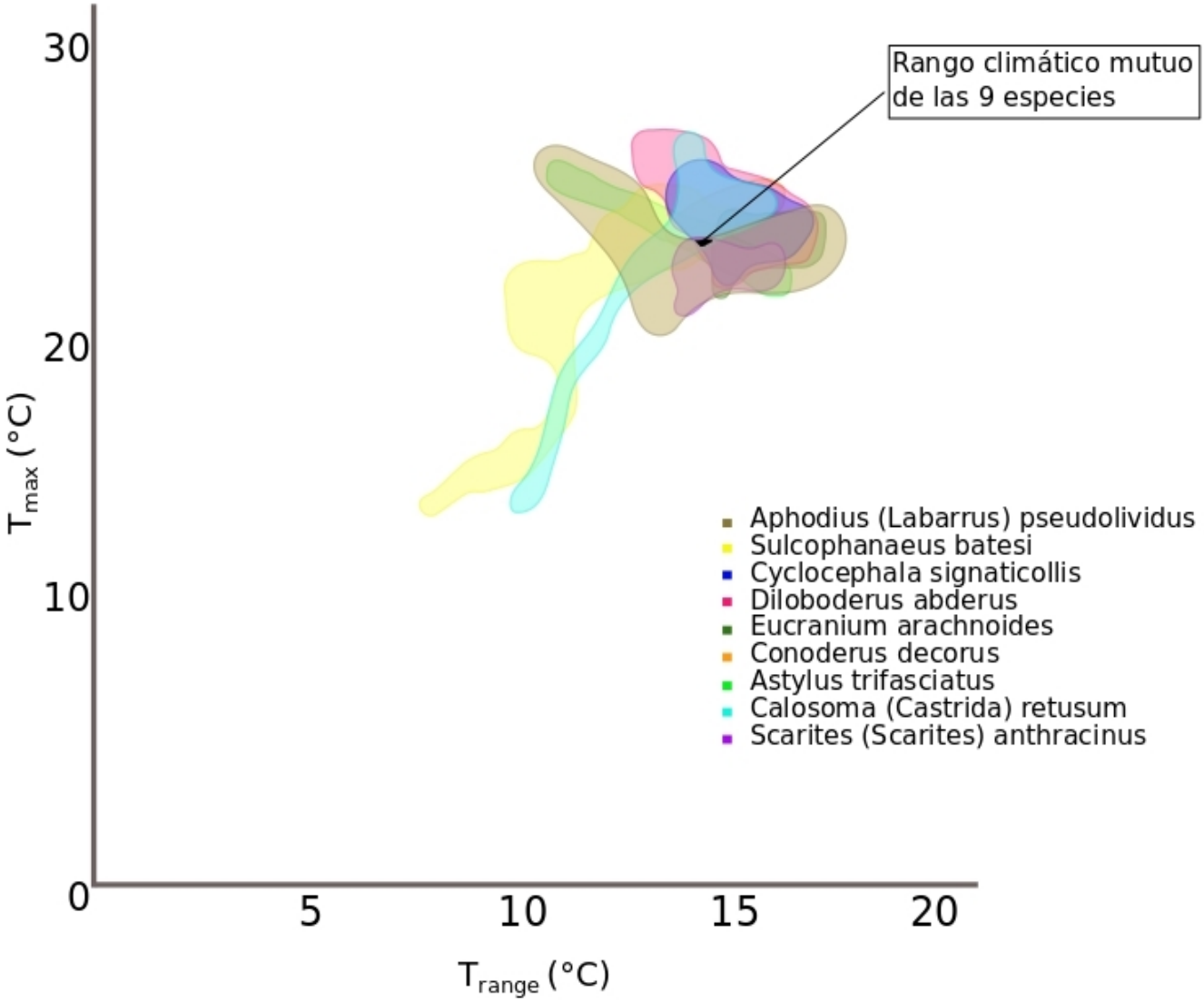


Figura 3.5: El gráfico muestra la superposición de los rangos climáticos de las nueve especies recuperadas de los depósitos negros de la unidad sedimentaria 2. El eje de las X muestra la amplitud térmica y el de las Y la temperatura máxima promedio.

En segundo lugar se presentan los resultados de la asociación recuperada de los depósitos de color azul ubicados debajo de los de color negro en la unidad sedimentaria 2. Pudieron identificarse a nivel específico cuatro ejemplares. No se realizó un análisis de rangos climáticos con estos cuatro taxones, sin embargo, resultaron ser especies con requerimientos ambientales muy particulares, brindando por si mismas, información que resultó importante para realizar inferencias climáticas.

Tenebrionidae Latreille 1802

Los tenebriónidos (Coleoptera: Tenebrionidae) son uno de los grupos de insectos más conspicuos en ecosistemas áridos (Cepeda-Pizarro *et al.*, 2005; Cheli *et al.*, 2010). Su capacidad para sobrevivir en condiciones de extrema aridez yace numerosas adaptaciones de tipo morfológicas (fusión de los élitros en la comisura y fusión de la epipleura con los esternitos abdominales para formar la cámara subelitral, la cual disminuye la pérdida de agua a través de los espiráculos), fisiológicas (el aumento del tamaño corporal favorece el control de la homeostasis), y etológicas (hábito nocturno, que permite evitar las altas temperaturas del día).

En Sudamérica austral, la región árida con mayor extensión es la estepa patagónica. Los tenebriónidos son uno de los grupos de coleópteros dominantes en dicha región.

Pimeliinae Latreille 1802

Nycteliini Solier 1834

Nyctelia nodosa Germar 1824

La tribu Nycteliini presenta unas 298 especies endémicas de zonas aŕidas y semiáridas de Sudamérica austral (Flores 1997, 1999; Flores y Vidal, 2000; Flores y Triplehorn, 2002). *Nyctelia* Latreille incluye 65 especies (Kulzer, 1963) distribuidas desde el noroeste de Argentina y centro de Chile hasta la Patagonia sur. Se conoce una sola especie que llega a Uruguay (Flores 1997). Las especies de *Nyctelia* habitan en las provincias biogeográficas de Patagonia Central, Monte, Prepuna, Santiago, Maule y Pampa (Morrone 2001), siendo dominantes en las faunas de tenebriónidos en la estepa patagónica (Kuschel 1969).

Ejemplar: MHM-PI 31

Material: Ejemplar parcialmente articulado. Lámina 3.7

Epipedonota cristallisata Lacordaire 1830

El género *Epipedonota* Solier incluye 23 especies distribuidas al este de los Andes desde el sur de Bolivia hasta la Patagonia sur en Argentina y Chile (Flores 1997). Sus especies son típicas de ambientes áridos y semiáridos, principalmente en las provincias biogeográficas de Chaco, Monte, Puna árida, Prepuna y centro-oeste de Patagonia (Morrone 1999).

Ejemplar: MHM-PI 32

Material: Fragmento de élitro izquierdo. Lámina 3.6

Tenebrioninae Latreille 1802

Scotobiini Solier 1838

Scotobius miliaris Billberg 1815

El género *Scotobius* Germar incluye 61 especies (Kulzer, 1955) habitantes de ambientes áridos y semiáridos de Sudamérica (Doyen, 1993).

Ejemplar: MHM-PI 33

Material: Élitros y ventritos abdominales articulados. Lámina 3.6.

Orthoptera

Orthoptera indet.

Ejemplar: MHM-PI 34

Material: Impronta de un fragmento de la región anterior de la tegmina derecha. Lámina 3.6.

Por último, la unidad sedimentaria 1 mostró una baja diversidad de taxones. Se recuperaron numerosos ejemplares de *E. arachnoides,* especie presente en las tres asociaciones. Se suma a esta última el hallazgo de la impronta de parte de un ala de un ortóptero, la cual brinda información de carácter tafonómico más que paleoclimático.

3.5 Discusión

El clima de Sudamérica durante el Pleistoceno y Holoceno es poco conocido, sin embargo, existe información climática y bioestratigráfica para las edades locales Lujanense y Platense (Pleistoceno Tardío y Holoceno respectivamente) en la región pampeana. La mayor parte de los datos están basados en asociaciones de mamíferos terrestres, registros polínicos y geológicos (Tonni *et al.*, 1999).

Entre los bioindicadores utilizados con el fin de interpretar las condiciones climáticas que dominaron durante el Cuaternario más reciente, se encuentran los mamíferos. La fauna era significativamente diferente, no solo por la presencia de taxones extintos como *Megatherium americanum* Cuvier, *Equus (Amerhippus) neogeus* Lund, y *Toxodon platensis* Owen entre otros, sino por la presencia de numerosas especies que actualmente habitan territorios áridos de la Patagonia y centro de Argentina, principalmente roedores pequeños.

Los datos obtenidos a partir de estos diversos *proxies* indican condiciones ambientales áridas en la región Pampeana durante la depositación del Miembro Guerrero (ca. 21.000-13.000 AP), asociadas con un mayor efecto de la continentalidad a causa de un marcado descenso del nivel del mar durante el último máximo glacial (Clapperton, 1993a, 1993b; Prieto, 1996; Tonni *et al.*, 1999; Quattrocchio *et al.*, 2008; Tonello y Prieto, 2010).

Actualmente, el clima en Sudamérica es controlado por los anticiclones semipermanentes del Atlántico y Pacífico Sur, así como por los centros de baja presión térmicos (Clapperton, 1993a). La humedad proviene principalmente del este y noreste a través de Paraguay, sur de Brasil, y Uruguay de donde soplan los vientos cálidos. Como consecuencia de esto las isohietas en la región Pampeana se ubican en dirección noroeste-sudeste.

Durante el último máximo glacial, la región este del sur de Sudamérica se encontraba muy expandida, principalmente la línea de costa bonaerense, debido a la caída del nivel del mar en unos 120 metros (Caldenius, 1932; Clapperton, 1993a). Las líneas de costa uruguayas y del sur de Brasil no sufrieron grandes cambios durante la caída del nivel del mar (Tonni *et al.*, 1999), en consecuencia el aporte de humedad desde el noreste mediante los vientos cálidos (generados por el gradiente de presión entre el anticiclón semipermanente del Atlántico sur y los centros ciclónicos térmicos continentales) no debió haber sido muy diferente al actual. De esta manera, el clima seco propuesto para el último máximo glacial no podría explicarse con un incremento en el efecto de la continentalidad.

Desde el punto de vista sedimentológico, la predominancia de depósitos lacustres y fluvio-lacustres reconocidos en la localidad estudiada indica que alrededor de los 14.000 años AP prevalecieron condiciones de mayor humedad que las previamente sugeridas (Scanferla *et al.*, 2013).

Desde un punto de vista paleoecológico, la interpretaciones climáticas realizadas para la región Pampeana durante el Pleistoceno Tardío pueden ser cuestionadas en varios puntos. En un número importante de trabajos (*e.g.* Tonni *et al.*, 1999; Vizcaíno, 2000; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Bargo y Vizcaíno, 2008) se discute de que manera la megafauna de mamíferos, reportada en numerosas localidades de la región, pudo desarrollarse en un ambiente árido. Scanferla y colaboradores (2013) indican que, al menos en la cuenca del río Salado, la megafauna de mamíferos fue exitosa y muestra un importante desarrollo.

La abundancia de restos vegetales en los sedimentos que corresponden al paleoestanque estudiado (particularmente en los depósitos de color negro de

la unidad sedimentaria 2), entre los cuales pudieron identificarse restos de *Ruppia* Horaninow, contradicen claramente la idea de un clima árido. Las Ruppiaceae son plantas acuáticas de distribución cosmopolita capaces de sobrevivir en condiciones mixohalinas. En Argentina, suelen encontrarse en cuerpos de agua interiores, como probablemente lo fuera el paleoestanque de General Belgrano.

En lo que respecta a los insectos, los depósitos estudiados cuentan una interesante historia sobre la evolución de las condiciones climáticas. Los depósitos de la unidad sedimentaria 1 mostraron un bajo contenido de materia orgánica, tanto vegetal como restos de insectos. La única especie identificada fue *E. arachnoides,* un habitante de zonas áridas con adaptaciones ecológicas muy particulares que le permiten sobrevivir bajo condiciones desfavorables para la mayoría de los insectos. Como se mencionó anteriormente, esta especie se alimenta de las deyecciones deshidratadas de roedores típicos de ambientes áridos, probablemente presentes en los tiempos en que se depositaron los sedimentos estudiados. Los ejemplares de *E. arachnoides* recuperados en mejores condiciones fueron los extraídos de la unidad sedimentaria 1, probablemente la construcción de nidos por parte de este taxón haya sido determinante en su permanencia en el registro fósil . El potencial de preservación de los taxones que construyen nidos subterráneos es significativamente mayor que el de los que no lo hacen debido a que pueden quedar sepultados dentro de sus nidos durante algún evento, evitando así el transporte y la consecuente desarticulación.

Las poblaciones de esta especie generalmente presentan una distribución en parches pequeños y, consecuentemente, son susceptibles a extinciones locales ante cambios en las condiciones ambientales (Ocampo, 2010). Los únicos

restos diferentes a *E. arachnoides* corresponden a un fragmento de ala de Orthoptera. Aún no se ha podido realizar asignación taxonómica del ejemplar debido a la pérdida de muchos caracteres importantes. Dichos restos no brindan información paleoclimática relevante.

Las características sedimentológicas de los depósitos de la unidad sedimentaria 1 parecen indicar la existencia de cursos fluviales de baja energía y la ausencia de taxones como moluscos y plantas acuáticas podría indicar que se trataba de sistemas no permanentes.

Podría interpretarse el ambiente de manera similar a los que hoy dominan el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, norte de Río Negro, y sur de La Pampa, área de distribución actual de *E. arachnoides.* Un paisaje donde una escasa vegetación diera marco a poblaciones de *E. arachnoides* y roedores íntimamente relacionadas, acompañadas por el desarrollo de sistemas fluviales efímeros, podría ser la imagen que mejor describa las condiciones ambientales durante la depositación de la unidad sedimentaria 1.

La unidad sedimentaria 2 cuenta una historia algo más completa. Además de los restos de *E. arachnoides*, se recuperaron ejemplares identificables de otras tres especies, *Epipedonota cristallisata*, *Scotobius miliaris*, y *Nyctelia nodosa.* Estas tres especies son habitantes de ambientes áridos, lo que brinda solidez a la interpretación del ambiente representado por los sedimentos infrayacentes. Actualmente, los patrones de distribución de las tres especies de tenebriónidos y el de *E. arachnoides* tienen cierto solapamiento. En particular la distribución de *Scotobius miliaris* está en revisión, pero se registró su presencia en el sur y sudeste de la provincia de Buenos Aires (Ramírez, obs. Pers.).

Los restos de las cuatro especies mencionadas fueron recuperados de los sedimentos de color azul de la unidad sedimentaria 2. En estos depósitos la

cantidad de materia vegetal fue significativamente mayor, pudiéndose reconocer algunas raíces. El estado de preservación de los ejemplares es similar al de la unidad sedimentaria 1, muchos se encontraron articulados, incluso conservando estructuras delicadas como pelos y espinas.

En función de la especies identificadas, las condiciones climáticas debieron continuar siendo semiáridas. Sin embargo, los sedimentos arcillosos correspondientes a depósitos de un paleoestanque indicarían condiciones más húmedas.

Varios ejemplares de *N. nodosa* fueron hallados en asociación directa con los restos de varios megamamíferos, probablemente estos insectos consumieran los restos de los cadáveres de los mamíferos que habitaban el área. Este tipo de asociación es evidencia de cierta madurez y estabilidad en el ecosistema. Probablemente las condiciones climáticas capaces de albergar tanto a los megamamíferos de la asociación como a estas especies de insectos típicas de ambientes semiáridos se mantuvieron durante un tiempo prolongado, permitiendo que se establezcan estas interacciones.

La información obtenida a partir de los sedimentos de color negro de la unidad sedimentaria 2 es diferente de varias maneras. En primer lugar, el número de especies de insectos identificadas permitió realizar un análisis de rangos climáticos, brindando así, información cuantitativa de las condiciones climáticas. La superposición de los rangos climáticos de las especies identificadas indicó que la temperatura máxima en el área de estudio debió oscilar entre 23°C y 24 °C y la amplitud térmica entre el mes más cálido y el más frío entre 14 °C y 15 °C. Estos valores de temperatura no distan demasiado de los valores actuales en la localidad de Gral. Belgrano. El notable

incremento en la diversidad de insectos así como en la cantidad de restos vegetales parece indicar un mejoramiento climático en la región.

La presencia de *E. arachnoides* en los sedimentos negros de esta unidad sedimentaria parecería contradecir la idea de mejoramiento en las condiciones climáticas. Sin embargo, los restos de esta especie son significativamente menos abundantes que en los depósitos subyacentes y además, presentan un alto grado de desarticulación y fragmentación. Podría tratarse de algún tipo de retrabajo y posterior redeposición de depósitos previos. Durante este proceso los ejemplares pudieron sufrir un gran deterioro, de hecho, si uno de los posibles factores que favorecieron la excelente preservación de los ejemplares de esta especie en los depósitos previos es el enterramiento dentro de sus propios nidos, la exposición de los cuerpos a agentes de transporte pudo haber generado altos grados de desarticulación y fragmentación.

Podría pensarse también en una población relictual en la zona, un grupo de individuos que habitaran una pequeña área donde al menos las condiciones del suelo respondieran aún a sus requerimientos.

En las unidades sedimentarias 3 y 4 no se hallaron restos de insectos, únicamente los “manchones” negros incluidos en la unidad sedimentaria 3 fueron portadores de pequeños fragmentos no identificables de lo que parecen ser coleópteros. Puede explicarse esta situación si se considera a estos “manchones negros” como intraclastos resedimentados por la acción fluvial dominante durante la depositación de la unidad sedimentaria 3. Como se expone en el capítulo 1, los coleópteros son los insectos con mayor potencial de preservación en depósitos cuaternarios, esto podría explicar la presencia de restos de insectos en intraclastos. El grado de fragmentación de los restos es notablemente mayor al de los ejemplares recuperados de las unidades

sedimentarias 1 y 2, debido probablemente a una mayor energía en el agente de transporte de los sedimentos.

Las inferencias realizadas a partir de los datos obtenidos del análisis de restos de insectos como indicadores independientes, contradice la propuesta de un ambiente árido para la localidad de Gral. Belgrano durante el Lujanense superior. El aumento en la diversidad de insectos a medida que se asciende en el perfil hasta el techo de la unidad sedimentaria 2, indicaría un aumento significativo en la humedad. Probablemente, la temperatura haya aumentado de manera gradual durante el desarrollo del ecosistema del paleoestanque hasta alcanzar los valores inferidos mediante el análisis de rangos climáticos realizado para los depósitos del techo de la unidad sedimentaria 2. El recambio entomofaunístico, que pasa desde una asociación de restos prácticamente monoespecífica a una de cuatro especies típicas de ambientes áridos similares a los de la estepa patagónica, para culminar en una asociación diversa, rica en taxones habitantes de zonas más húmedas y cálidas, constituye una evidencia clara de un mejoramiento climático.

La presencia de escarabajos estercoleros se relaciona directamente con el éxito que tuvo la megafauna de mamíferos según Scanferla y colaboradores (2013). A su vez, la presencia de taxones como *C. signaticollis* y *D. abderus* da cuenta de un alto grado de madurez y estabilidad del ecosistema. Estos últimos están vinculados a consumo de raíces de monocotiledoneas, entre ellas muchas especies de cultivo. De esta manera, la cobertura vegetal del área de estudio durante el tiempo de desarrollo del paleo estanque debió ser diferente de la esperada en un ambiente árido y frío. La megafauna de mamíferos pudo haber sido sustentada por una vegetación de buen desarrollo y haber establecido los vínculos ecológicos con insectos coprófagos.

En resumen, los depósitos estudiados cuentan la historia de unos cursos fluviales efímeros de baja energía que comenzaron a acumular sedimento sobre el loess Pampeano sepultando numerosos ejemplares de la especie que habitaba la zona bajo condiciones climáticas áridas. Estos cursos de agua dieron lugar a un estanque relativamente pequeño que, a través del tiempo y un marcado mejoramiento climático, permitió el desarrollo de un ecosistema complejo y diverso que quedó representado en el registro fósil. Posteriormente, los depósitos del paleoestanque fueron retrabajados por sistemas fluviales de mayor energía, concluyendo así la secuencia.

Excepto por los mamíferos extintos, el paisaje que acompañó la etapa final del desarrollo del paleoestanque de General Belgrano debió ser similar al actual. La entomofauna, el aumento de la cobertura vegetal y los valores de temperatura inferidos, pudieron ser el inicio, o al menos uno de los pulsos iniciales del establecimiento del ecosistema y clima actuales.

La asociación de insectos del yacimiento de General Belgrano es la primera en brindar datos paleoclimáticos basados en coleópteros como bioindicadores independientes. Trabajos futuros de estas características cobrarán relevancia a la hora de realizar nuevas inferencias climáticas en la región o discutir interpretaciones previas realizadas con los bioindicadores clásicos.

3.6 Láminas

Lámina 3.1: MHM-PI 22. *Eucranium arachnoides.* Cabeza (B); tibia, fémur, trocanter y coxa de la pata anterior izquierda articulados al protórax (C); élitro derecho (E); ventritos abdominales articulados (D); tibia y fémur de la pata metatorácica izquierda articulados (A).

Lámina 3.2: MHM-PI 23. *Sulcophanaeus batesi*. Cabeza (A); protórax (B); tibia y femur de la pata protorácica izquierda articulados (C).

Lámina 3.3: MHM-PI 24. *Cyclocephala signaticollis.* Pronoto (A); élitro izquierdo (B).

MHM-PI 25. *Diloboderus abderus.* Cuerno frontal (D), tibia y parte del fémur protorácico derecho (C).

Lámina 3.4: MHM-PI 26. *Aphodius (Labarrus) pseudolividus.* Ejemplar parcialmente articulado (A).

MHM-PI 27. *Conoderus decorus.* Pronoto (B).

MHM-PI 28. *Astylus trifasciatus.* Élitro izquierdo fragmentado (C).

Lámina 3.5: MHM-PI 29. *Calosoma (Castrida) retusum.* Élitro izquierdo fragmentado (D).

MHM-PI 30. *Scarites (Scarites) anthracinus.* Cabeza fragmentada (A); tibia protorácica izquierda (B); pronoto (C).

Lámina 3.6: MHM-PI 32. *Epipedonota cristallisata.* Fragmento del élitro izquierdo (A).

MHM-PI 33. *Scotobius miliaris.* Élitros y ventritos abdominales articulados (B).

MHM-PI 34. Orthoptera indet. Impronta de un fragmento anterior de la tegmina derecha (C).

Lámina 3.7: MHM-PI 31. *Nyctelia nodosa.* Vista ventral de un ejemplar parcialmente articulado (A); pronoto y élitros en vista dorsal (B).

Lámina 3.1

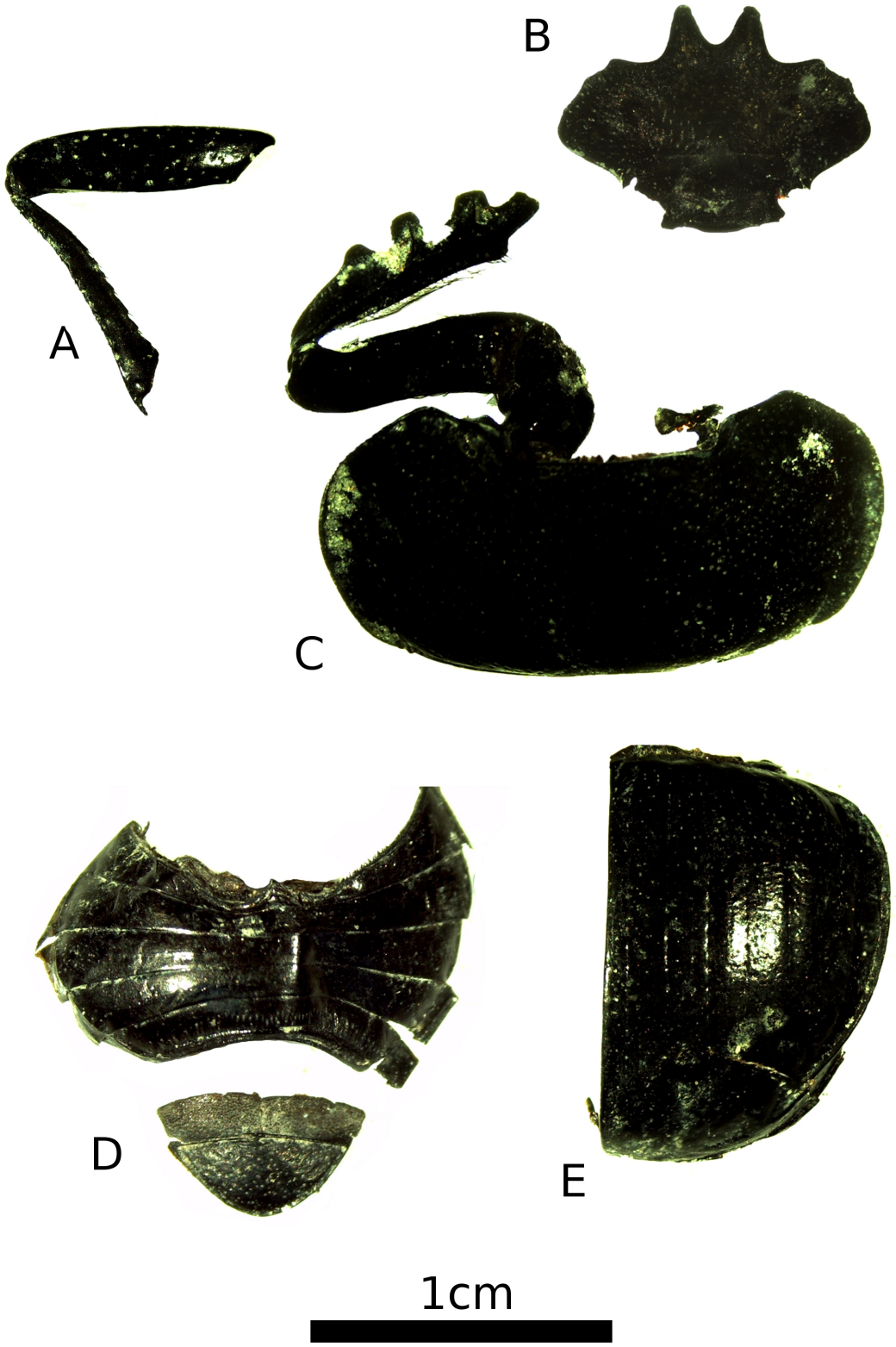


Lámina 3.2

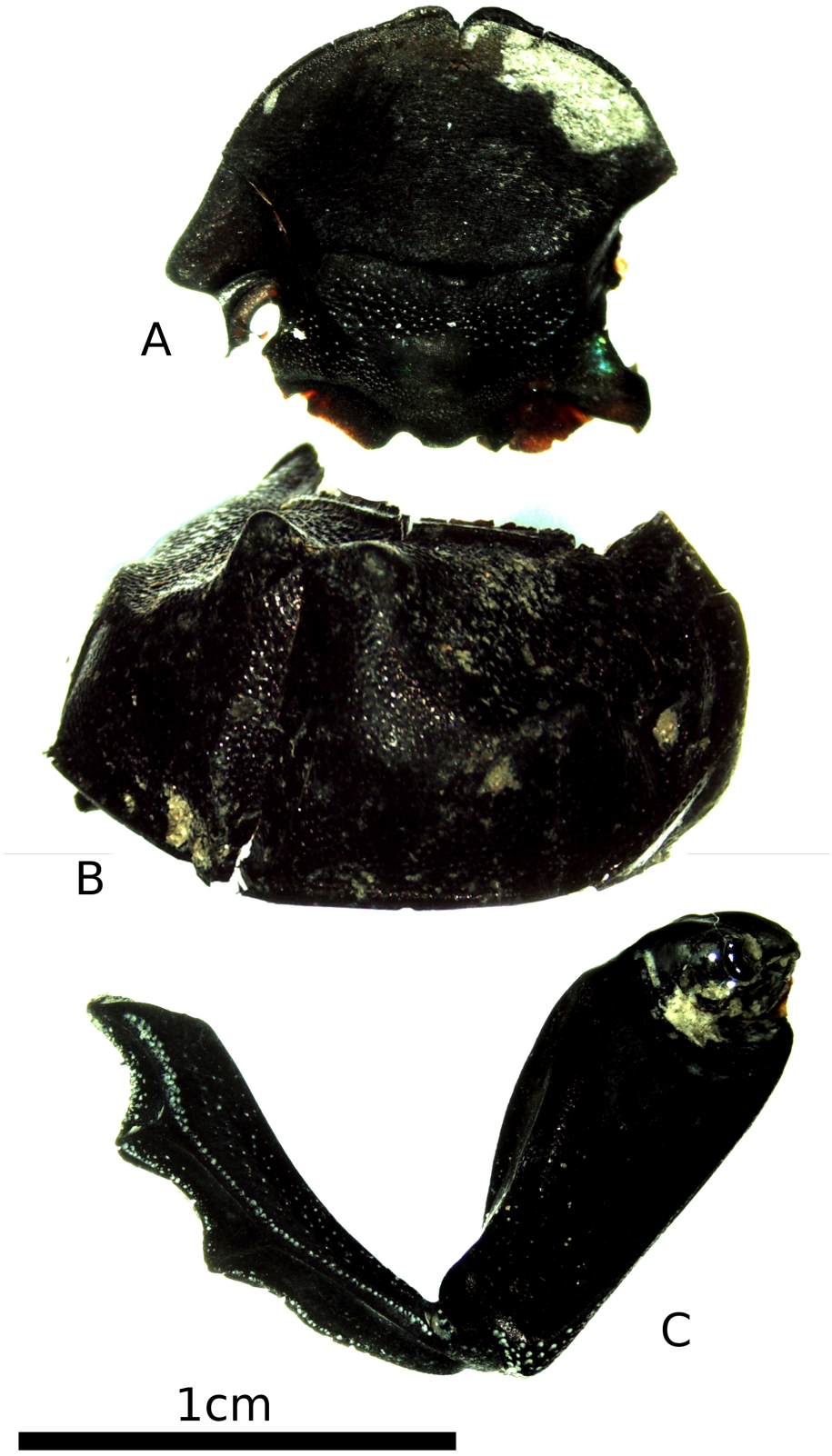


Lámina 3.3

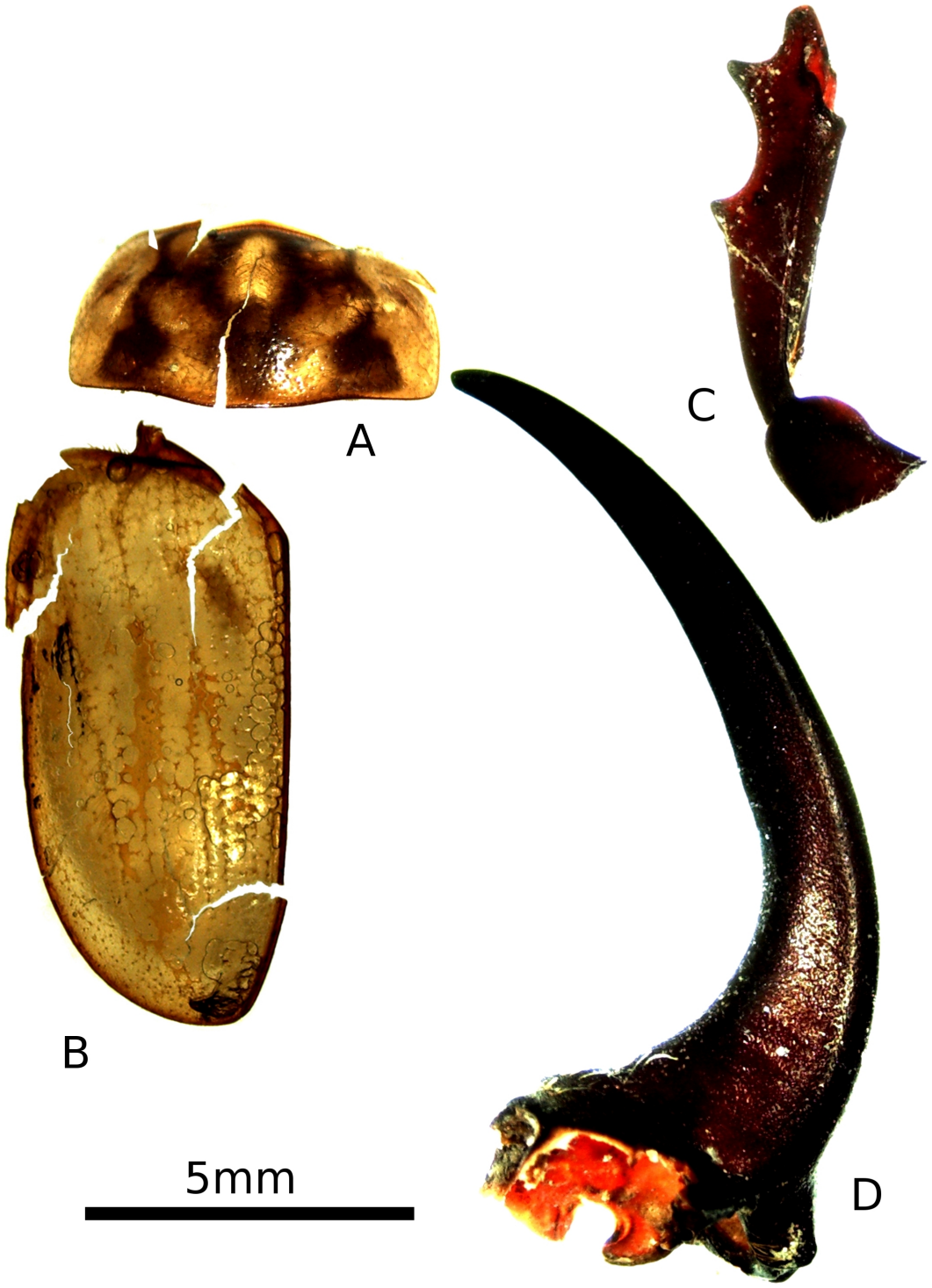


Lámina 3.4

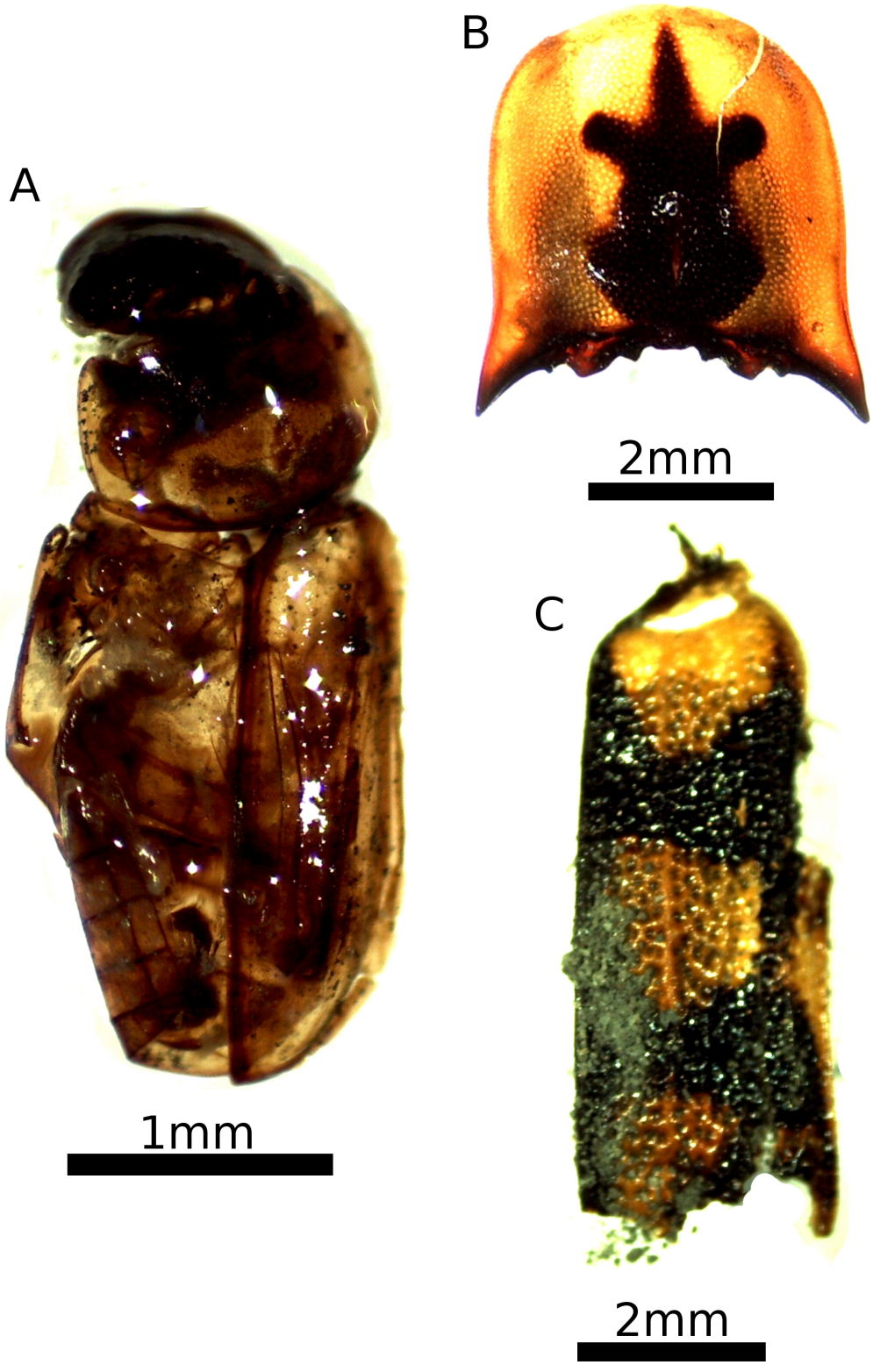


Lámina 3.5

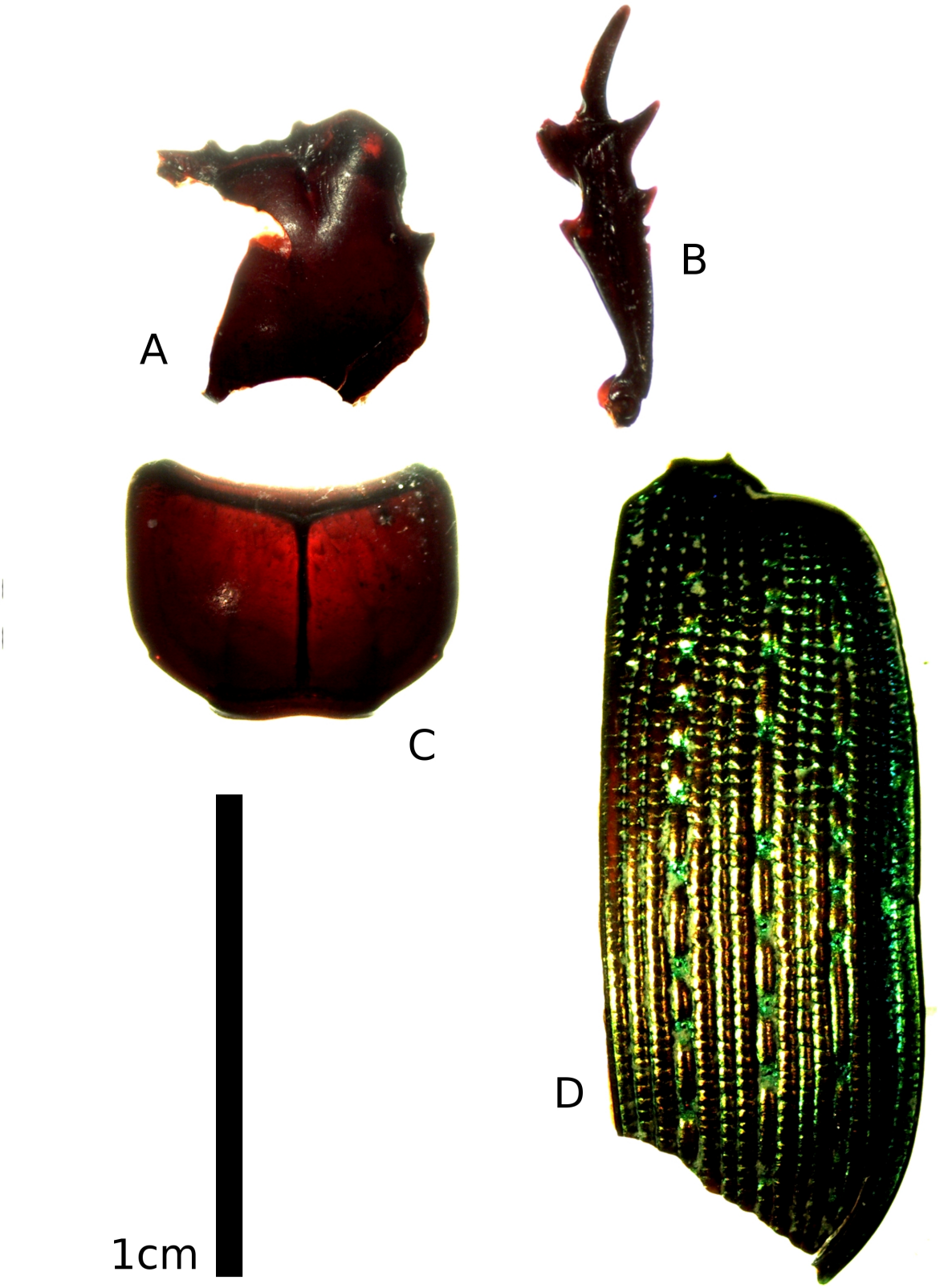


Lámina 3.6



A



B

5mm



C

1cm

Lámina 3.7



Capítulo 4

Insectos fósiles del Pleistoceno Medio de Ramallo, provincia de Buenos Aires, Argentina

4.1 Resumen

En este capítulo se aborda el estudio de la entomofauna representada en los sedimentos expuestos en las barrancas del río Paraná, en la localidad de Ramallo. Los sedimentos estudiados corresponden a depósitos predominantemente fluviales de una edad inferior a 780.000 años AP. Son abundantes los restos fósiles de varios taxones, principalmente micromamíferos, aunque también se detectó la presencia de restos vegetales e insectos. Estos últimos presentan un excelente grado de preservación, no muestran reemplazo de sus exoesqueletos y conservan sus colores originales. De los restos de insectos recuperados pudieron identificarse cuatro ejemplares a nivel genérico y pudieron inferirse características del ambiente, dando soporte a las interpretaciones realizadas previamente para los depósitos de Ramallo. No se realizó un análisis de rangos climáticos debido al inadecuado número de ejemplares identificados, sin embargo los datos aportados resultan de gran importancia para inferir las condiciones climáticas durante el Pleistoceno Medio en la región.

4.2 Marco Geológico

La localidad de estudio se ubica 100 metros aguas arriba del puerto de Ramallo, sobre la margen derecha del río Paraná (33° 31’ 30” S, 60° 00’ 05” O), partido de Ramallo, provincia de Buenos Aires (Fig. 4.1). Las exposiciones

presentan una altura cercana a los 15 metros y están constituidas por sedimentos arenosos en la base y limosos en su parte superior (Fig. 4.2).

Nabel y colaboradores (1990, 1993, 1999) refieren las secciones inferiores y medias a la Formación Ensenada (Ensenadense) y la superior a la Formación Buenos Aires (Bonaerense). También destacan la importancia del nivel paleoedáfico (geosuelo Hisisa) sobre el límite paleomagnético, el cual constituye un indicador cronomagnetoestratigráfico de carácter regional. Este geosuelo marca la base de la secuencia sedimentaria, de este modo, el límite Brunhes-Matuyama (acotado mundialmente en 0,78 Ma AP.) se ubicaría en la base del perfil que aflora en las barrancas de Ramallo. El sector C del perfil (Fig. 4.3) es portador de restos de mamíferos extintos, entre ellos *Theriodictis platensis* Mercerat. Prevosti y Palmqvist (2001) han revisado los hallazgos de *T. platensis*, restringiendo la parte superior de su biocrón al Ensenadense cuspidal. La edad del límite Ensenadense-Bonaerense ha sido discutida por varios autores (Cione y Tonni, 1999; Tonni *et al.*, 1999b; MacFadden, 2000) y parece existir un consenso en que este límite es más joven que 0,78 Ma. y que el Ensenadense se extiende, en su porción cuspidal, en la época paleomagnética Brunhes. Cione y Tonni (1999) han fijado tentativamente el límite Ensenadense y Bonaerense en torno a los 0,5 millones de años AP, mientras que MacFadden (2000) lo ubica en 0,6 millones de años AP. En consecuencia, los niveles portadores de fósiles en el afloramiento de Ramallo tendrían una edad acotada entre 0,5-0,6 y 0,78 millones de años AP.

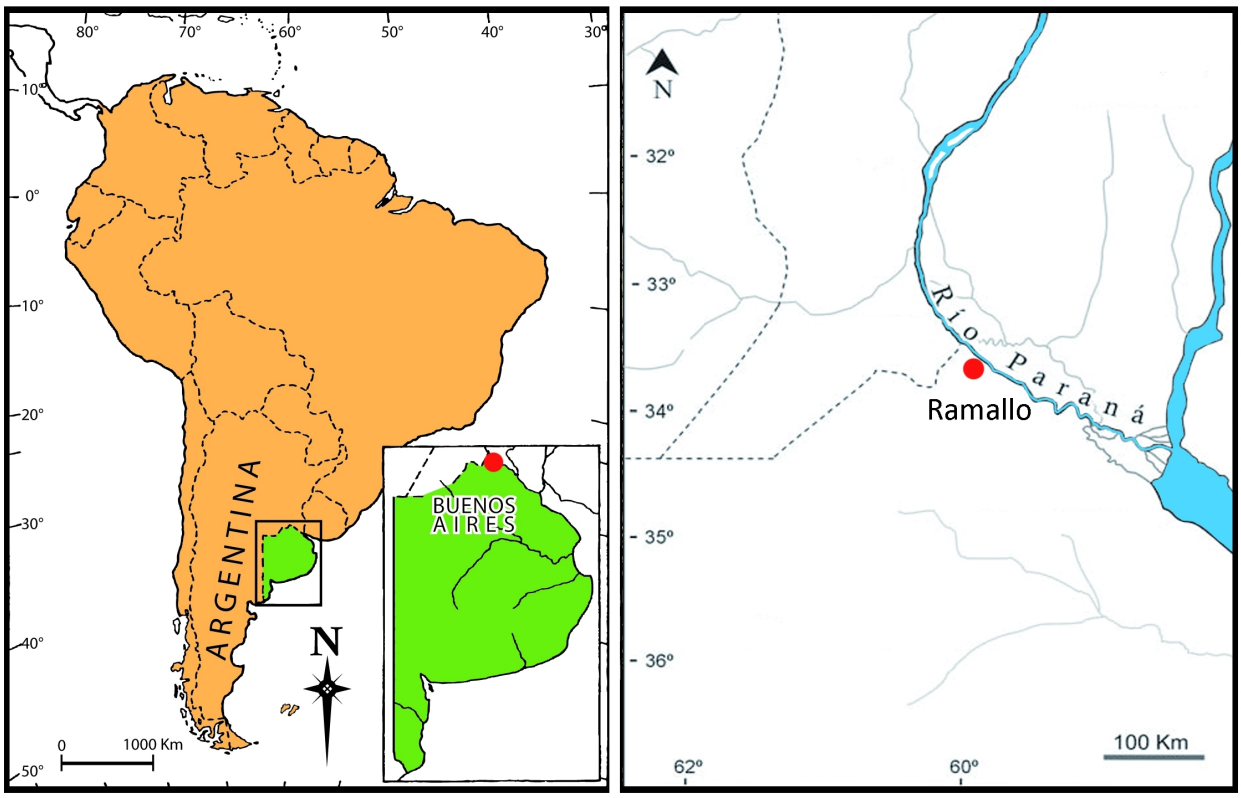


Figura 4.1: Muestra la ubicación de la localidad fosilífera



Figura 4.2: A, se muestra el perfil sedimentario; **B**, se muestra el aspecto general de las barrancas del río Paraná en la localidad de Ramallo.

Voglino y Pardiñas (2005) describen en detalle el perfil sedimentario del afloramiento (Fig. 4.3). Dividen la unidad estratigráfica portadora de los restos fósiles (unidad estratigráfica 8) en cuatro sectores los cuales describen de la siguiente manera:

Sector A. Depósitos conglomerádicos integrados por clastos de “tosca” lenticulares a subredondeados, con dimensiones de aproximadamente 20 x 50 mm, contenidos por una matriz de pelitas rodadas de entre 1 y 5 mm de diámetro. Ambos elementos texturales se encuentran aglutinados por un limo arenoso, friable, con presencia de canales radiculares y una marcada porosidad. Hacia la cúspide de este sector, las dimensiones y la proporción de los clastos disminuyen gradualmente. Color 10YR 6/3. Espesor promedio 0,4 m.

Sector B. Limos arenosos, altamente porosos, tornándose francos hacia la cúspide. En algunos sectores se observan finos agregados granulares de textura arcillosa. En toda la masa se destaca su moderada resistencia a la presión entre los dedos. Presenta estructuras laminares referibles a paleocanales. El contacto con el sector C es neto. Color: hacia la base 10 YR 7/2 (ligth gray); hacia la cúspide 10 YR 6/3. Espesor promedio 1 m.

Sector C. Limos en agregados granulares finos a gruesos, presentando una débil resistencia a la presión. Se destaca la intercalación de arenas muy finas y diamicton (formando masas caóticas compuestas por pequeños clastos angulosos de limolitas, bloques de arcilitas de estructura laminar y fragmentos óseos, contenidos por una matriz pelítica). Abundantes artesas e impresiones radiculares. Se observan bioturbaciones características, representadas por tubos meniscados. Color: 10 YR 6/3; en las concentraciones de arenas 10 YR 7/3; en las concentraciones de arcillas 10 YR 8/3 (very pale brown). Espesor promedio 1 m.

Sector D. Limos arenosos con gran cantidad de concreciones de carbonato de calcio de formas redondeadas o ramificadas y bancos calcáreos de extensión regional. Color: 10 YR 7/3 en sectores de consistencia deleznable; 10 YR 6/3 en sectores parcialmente diagenizados. Espesor promedio 1 m.

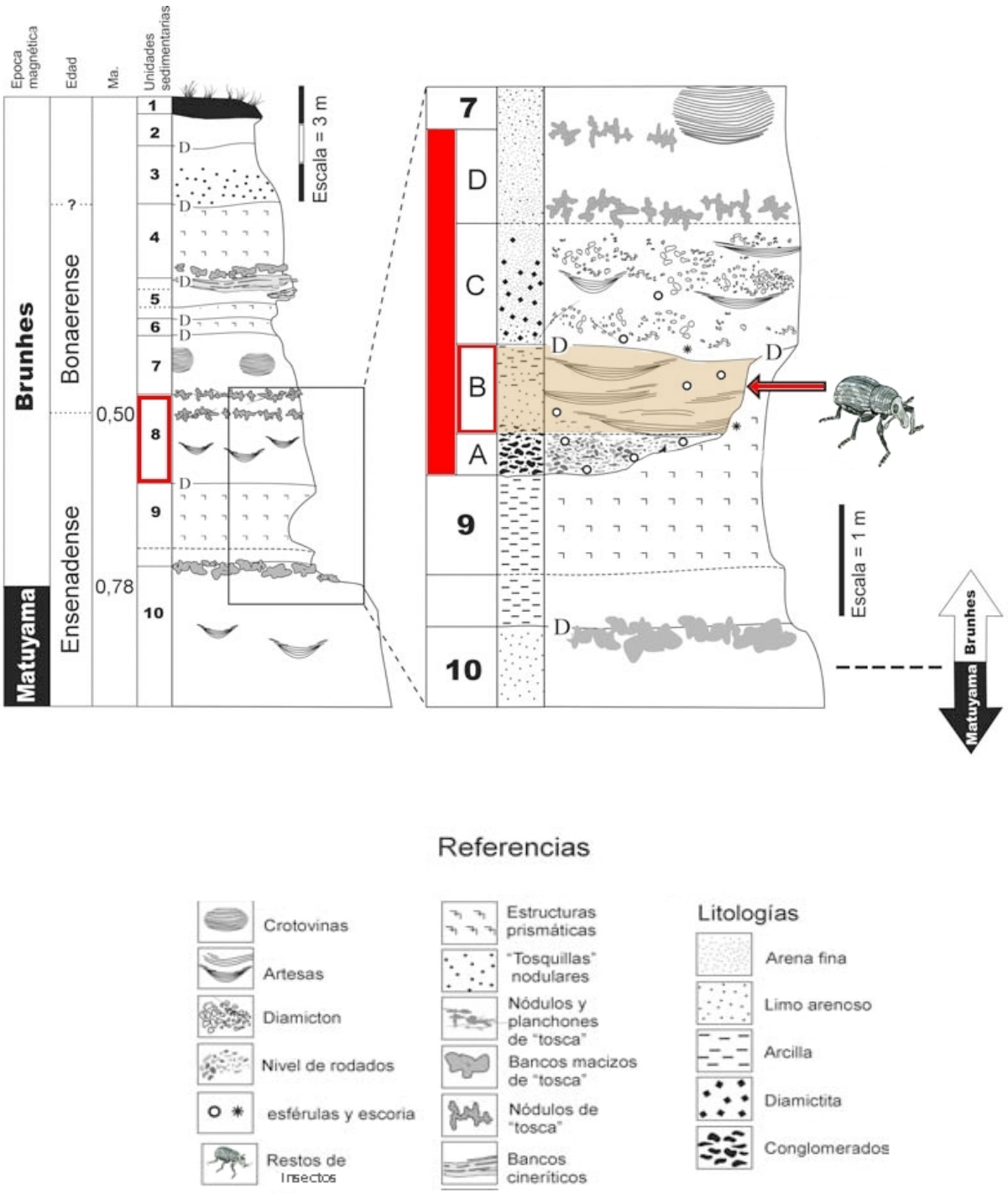


Figura 4.3: Perfil sedimentario de los afloramientos de Ramallo con detalle de la unidad sedimentaria 8. Modificado de Voglino y Pardiñas (2005).

4.3 Materiales y Métodos

El material fósil estudiado fue colectado por Damián Voglino durante el año 2004. Posteriormente, se llevó a cabo una campaña en el mes de marzo de 2012 donde volvieron a tomarse muestras de material sedimentario y se colectaron insectos actuales con trampa de caída para una eventual comparación con los ejemplares fósiles.

Los aspectos generales de las metodologías utilizadas para el estudio de los insectos fósiles del Cuaternario fueron expuestos en el capítulo 2.

Existen ciertas particularidades en el modo en que se procesaron las muestras provenientes de los depósitos de las barrancas del río Paraná en Ramallo. En primer lugar, los ejemplares fueron extraídos de manera individual luego de ser localizados visualmente en el perfil, esta situación particular (no es habitual visualizar ejemplares de tan pequeña talla en una exposición sedimentaria) deja de lado el proceso de tamizado de las muestras.

El procedimiento fue simple, pero requirió cierta delicadeza. Una vez que se identificaron las estructuras expuestas de los ejemplares, se redujo mecánicamente la cantidad de sedimento circundante. La naturaleza del sedimento que contenía los fósiles condicionó el método de extracción. Los limos finos que contenían los restos presentaban gran contenido de carbonatos, por lo cual fueron tratados con ácido clorhídrico. Una vez que los sedimentos comenzaron a desagregarse se continuó la extracción con métodos mecánicos (aguja y pincel). Los ejemplares fueron lavados con agua luego de tratarlos con ácido y almacenados en microtubos *safe-lock* Eppendorf de 0,5 mililitros con alcohol 70%. El estudio taxonómico de las muestras fue realizado siguiendo los métodos presentados en la sección 2.4.

El material estudiado en este capítulo se encuentra depositado en la Colección de Micropaleontología del Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, bajo los números LM-FCEN Nº 3074 al 3077 inclusive.

4.4 Resultados

Se identificaron a nivel genérico cuatro especímenes. Tres de ellos se encuentran mayormente articulados, mientras que el cuarto está representado por un fragmento de hemiélitro.

La tabla 4.1 enumera los ejemplares recuperados.

Taxones	N° de ejemplares	Unidad sedimentaria
Coleoptera		
Scarabaiedae		
Aphodius sp.	1	U8 (sector B)
Curculionidae		
Hilipinus sp.	1	U8 (sector B)
Histeridae		
Phelister sp.	1	U8 (sector B)
Hemiptera		
Corixidae		
Sigara sp.	1	U8 (sector B)

Scarabaeidae Latreille 1802

Aphodiinae Leach 1815

***Aphodius* sp.**

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3074

Material: Ejemplar completo parcialmente articulado (ver página 49). Lámina 4.1.

Histeridae Gyllenhal 1808

Exosternini Bickhardt 1914

Phelister Marseul 1853

La familia Histeridae está constituida por unas 4.252 especies y 391 géneros de todo el mundo, agrupados en 11 subfamilias (Mazur, 2011), con 139 géneros y 1.047 especies en la región Neotropical (Almeida y Mise, 2009). En su mayoría son predadores de larvas y huevos de dípteros ciclorrafos (cuyas larvas se desarrollan en los excrementos de mamíferos), aunque también pueden alimentarse de materia orgánica en descomposición (Yélamos, 2002). Tienen un fuerte sentido del olfato lo que les permite detectar una fuente de alimento a gran distancia (Garrido *et al*., 2008). Se los ha encontrado estableciendo una especie de simbiosis en nidos de vertebrados y colonias de insectos sociales (Kovarik y Caterino, 2001).

El género *Phelister* es endémico de Centro y Sudamérica aunque ha sido citado en Norteamérica y Europa (Mazur, 1997; Yélamos, 2002). Las especies de este género son atraídas por materia fecal y cadáveres (Kovarik y Caterino 2001).

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3075

Material: Ejemplar completo parcialmente articulado. Lámina 4.2.

Curculionidae Latreille 1802

Molytinae Schönherr 1826

Hylobiini Kirby 1837

Hilipinus Champion 1902

Los curculiónidos comprenden alrededor de 60.000 especies en todo el mundo, agrupados en 6.000 géneros (Thompson, 1992). En Sudamérica hay descriptas

aproximadamente 10.000 especies distribuidas en unos 1.000 géneros (Wibmer y O'Brien, 1986; Alonso-Zarazaga y Lyal, 1999).

En su mayoría, larvas y adultos son fitófagos alimentándose de raíces de las plantas, tallos, hojas, flores, frutas o semillas.

La mayoría de las especies de Molytinae están asociadas a las plantas leñosas y sus larvas se alimentan de materia vegetal muerta y en descomposición. El género *Hilipinus* presenta una alta diversidad en la región Neotropical (Anderson, 2002).

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3076

Material: Ejemplar completo parcialmente articulado. Lámina 4.3.

Corixidae Leach 1815

***Sigara* sp.** Fabricius 1775

Los Heteroptera son un componente importante de la biota de insectos acuáticos alrededor del mundo. Se los encuentra en todos los continentes excepto la Antártida, y presentan una mayor diversidad en las regiones Neotropical y Oriental con 1.289 y 1.103 especies respectivamente (Melo, 2009). Habitan una gran variedad de ecosistemas acuáticos, y son muy vulnerables a cambios ambientales.

La familia Corixidae pertenece al infraorden Nepomorpha, el cual agrupa a las especies que viven sumergidas o en márgenes anegables.

Se conocen 36 especies en Argentina (Contartese y Bachmann, 1985; Bachmann, 1998). El límite sur de la distribución del género *Sigara* en Argentina se encuentra en la provincia de Chubut (Melo, 2009).

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3077

Material: Clavus del hemiélitro izquierdo fragmentado. Lámina 4.4.

4.5 Discusión

La interpretación realizada por Voglino y Pardiñas (2005) sobre la evolución paleoambiental del área de estudio durante el Ensenadense superior se basó principalmente en el estudio detallado de los micromamíferos, los restos vegetales, y elementos accesorios como moluscos terrestres. La evolución de la unidad estratigráfica 8, subdividida en 4 sectores, fue interpretada por estos autores como una secuencia que representa un paulatino desmejoramiento climático con una marcada caída en las precipitaciones y temperatura.

Los depósitos del sector A corresponden a un colmatamiento o corrimiento de un cause. Los restos vegetales indican una colonización temprana de ambientes aún inestables. La gran cantidad de semillas registradas en el sector B indica una complejización del ambiente el cual alcanza una madurez comparable a la observada actualmente en algunos sectores de Ramallo. Los depósitos de los sectores C y D muestran una marcada disminución en el contenido de restos de roedores y vegetales, lo cual sugiere un paulatino desmejoramiento climático.

Los insectos, recuperados del sector B, brindaron importante información de tipo paleoecológica. La presencia de *Aphodius* sp. y *Phelister* sp. en el mismo nivel y con un mínimo grado de desarticulación (directamente relacionado con el poco transporte) da cuenta del estrecho vínculo entre los nichos ecológicos de ambos taxones. Los Aphodiinae son detritívoros y saprófagos, y muchas veces se encuentran tanto estadios adultos como larvales asociados a excrementos de diferentes animales. Por su parte, los Histeridae son predadores de insectos, principalmente larvas de dípteros, y muchas veces establecen una especie de simbiosis con otros taxones como mamíferos e inclusive otros insectos. La presencia de estos dos taxones asociados brinda

soporte a la idea de un ecosistema terrestre en una etapa madura. La relación de *Aphodius* sp. con el excremento de los mamíferos que poblaban el área es un claro indicio de un sistema bien establecido. Sumado a esto, *Phelister* sp. probablemente se alimentara en los mismos ambientes de larvas de dípteros.

Como ya se ha mencionado, los taxones predadores pueden cambiar sus patrones de distribución de manera veloz en respuesta a cambios ambientales, debido a que no establecen una estrecha relación con su fuente de alimento (como si lo hacen los insectos fitófagos). La presencia de *Hilipinus* sp*.,* indica que el sistema tiene el tiempo de desarrollo necesario como para albergar una especie estrechamente relacionada con su hospedador vegetal. Por lo tanto, el nivel B representa una etapa madura de un ecosistema ribereño. El hallazgo de *Sigara* sp., es evidencia de la dinámica del ambiente acuático en lo que respecta a predadores, pero no es parámetro a la hora de evaluar la madurez del sistema.

Todos los taxones identificados presentan actualmente un patrón de distribución que abarca el área de estudio. Esto brinda cierto soporte a la propuesta de que las condiciones climáticas dominantes durante la depositación del sector B fueran similares a las actuales.

No se obtuvo información cuantitativa respecto del clima durante el Pleistoceno Medio, sin embargo, al considerar la relación que existe entre *Aphodius* sp. y *Phelister* sp. con los excrementos de mamíferos, y la de *Hilipinus* sp*.* con la flora, se obtiene información ecológica de relevancia. Estos tres taxones dan soporte a la propuesta de un ecosistema maduro y estable durante la depositación del sector B de la unidad estratigráfica 8.

4.6 Láminas

Lámina 4.1: LM-FCEN Nº 3074. *Aphodius* sp. Vista dorsal del ejemplar antes de ser extraído del sedimento (A); élitro izquierdo (B); (C) élitro derecho; protibia y profémur izquierdos (D); mesotibia derecha (E); metatibia izquierda con los espolones articulados (F); vista dorsal de la cabeza (G); escutelo (H); vista ventral de meso y metatórax articulados al abdomen (I); vista ventral del protórax (J).

Lámina 4.2: LM-FCEN Nº 3075. *Phelister* sp. Vista dorsal del ejemplar antes de ser extraído del sedimento (A); vista dorsal del ejemplar antes de ser extraído del sedimento (B); vista dorsal de meso y metatórax articulados al abdomen (C); vista ventral de meso y metatórax articulados al abdomen (D); vista frontal de la cabeza articulada al protórax (E); vista lateral de la cabeza con las mandíbulas articuladas (F); vista dorsal de la cabeza y protórax articulados (G); mesofémur, mesotibia y tarso articulados (H); metatibia y metafémur articulados (I). Cabeza (A); protórax (B); tibia y femur de la pata protorácica izquierda articulados (C).

Lámina 4.3: LM-FCEN Nº 3076. *Hilipinus* sp. Vista lateral izquierda (A); vista lateral derecha con el élitro articulado (B); vista dorsal del protórax (C); vista frontal de la cabeza (D); élitros en vista dorsal (E).

Lámina 4.4: LM-FCEN Nº 3077. *Sigara* sp. Vista dorsal del clavus izquierdo.

Lámina 4.1

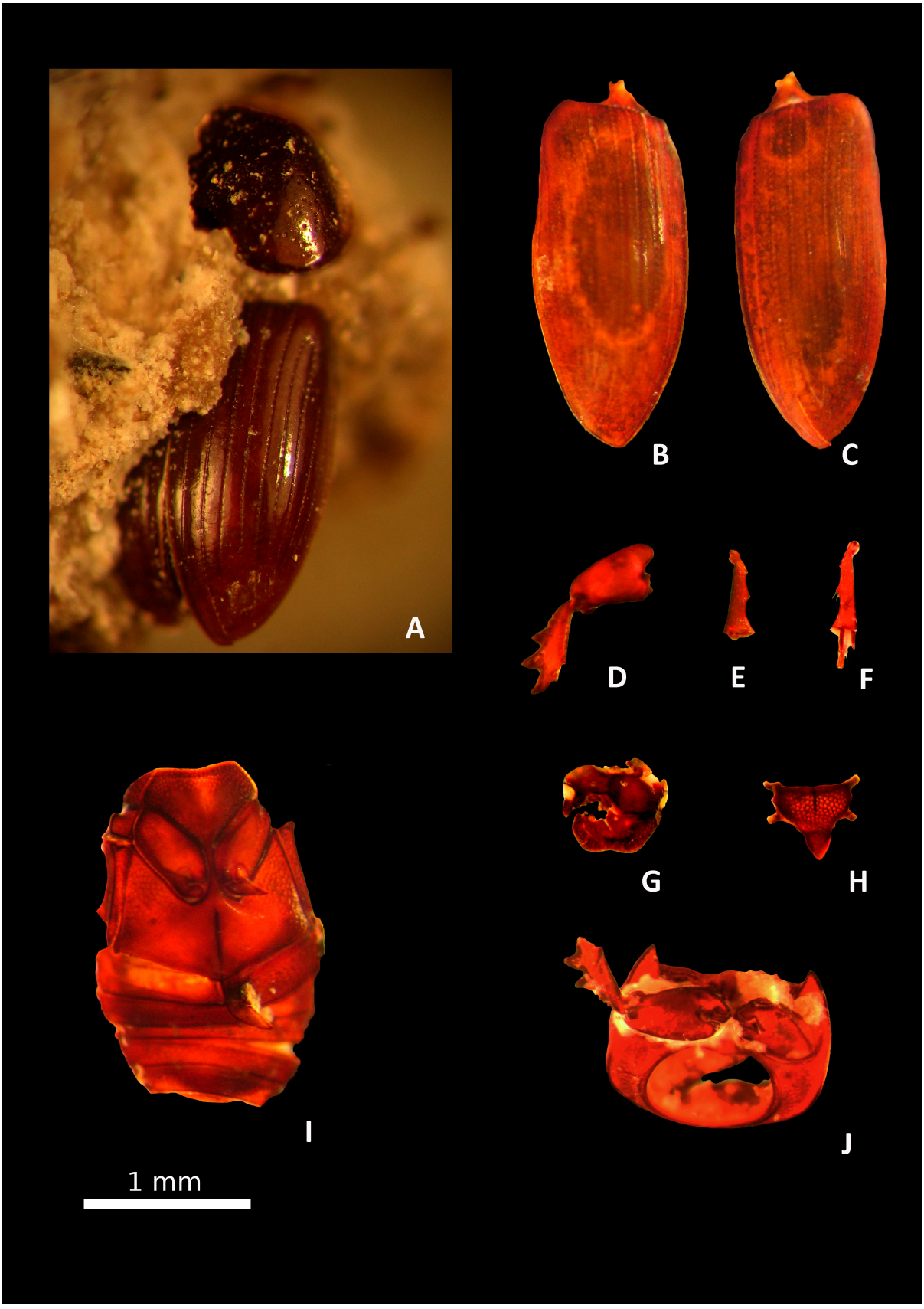


Lámina 4.2

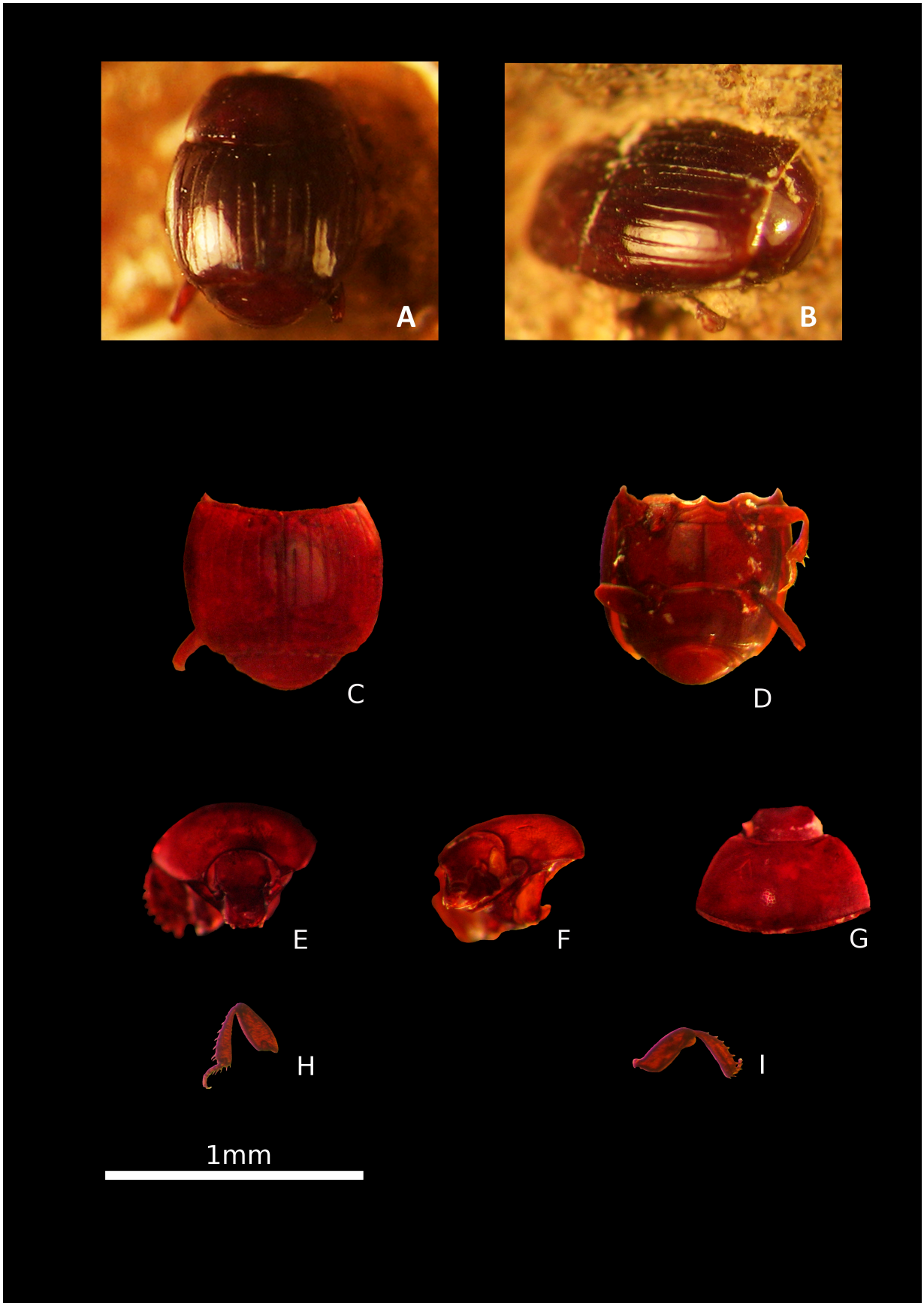


Lámina 4.3

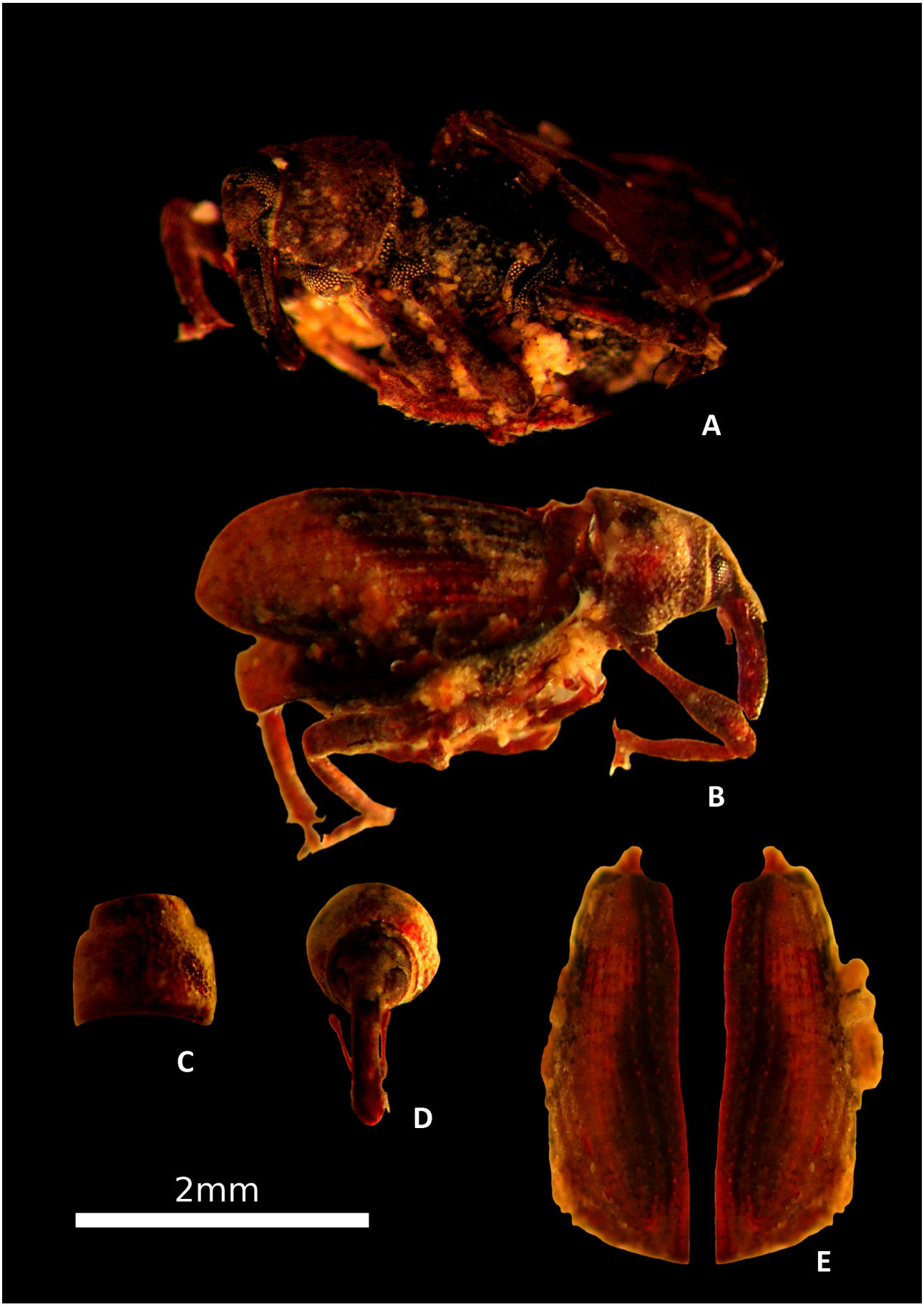
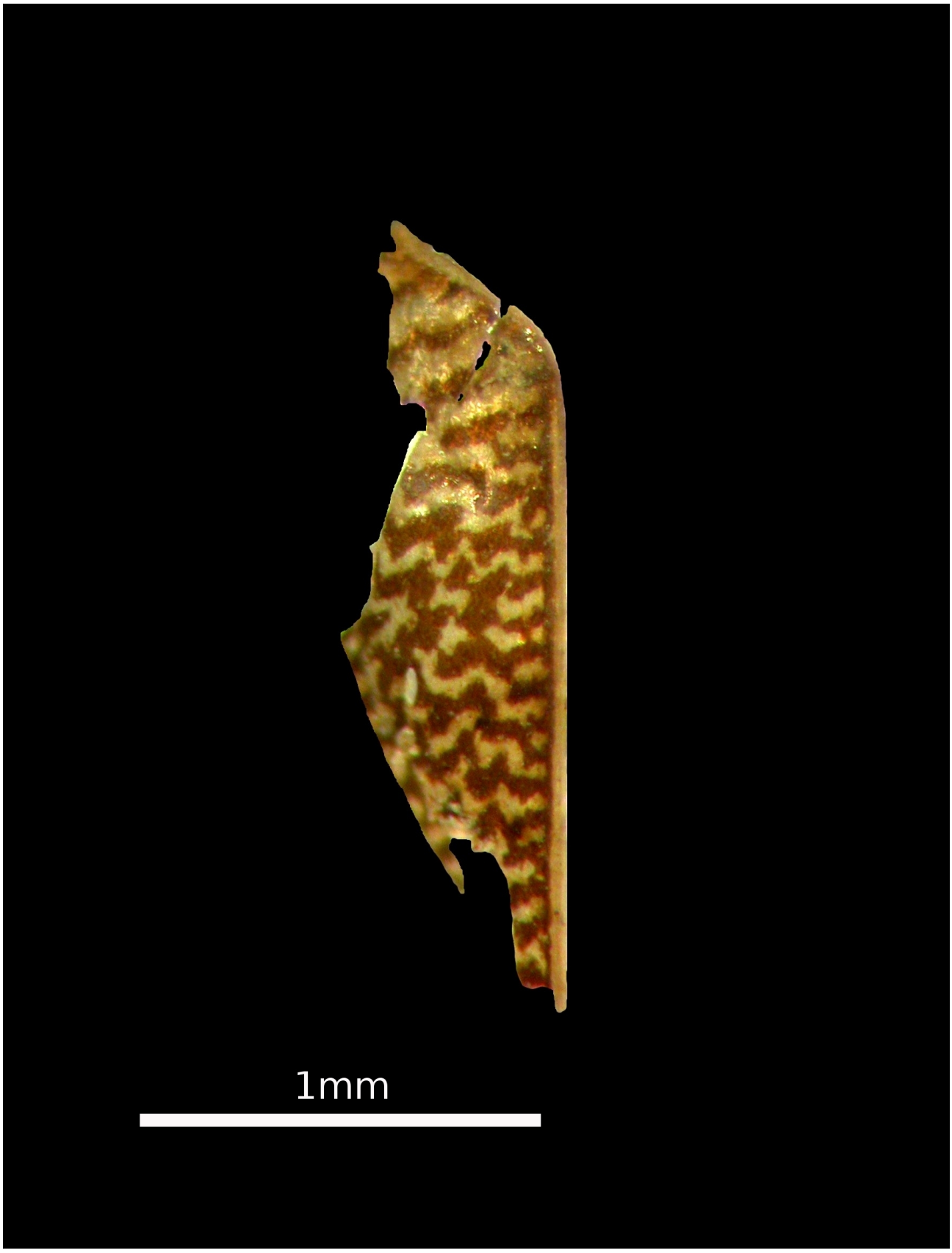


Lámina 4.4



Capítulo 5

Insectos fósiles del Pleistoceno Superior de Camet Norte, provincia de Buenos Aires, Argentina.

5.1 Resumen

En este capítulo se aborda el estudio de los restos de insectos hallados en el yacimiento Camet Norte ubicado 1 km al noreste de Santa Clara del Mar, en la región costera de la provincia de Buenos Aires. Los sedimentos estudiados, atribuibles a la Formación Santa Clara, corresponden a depósitos predominantemente lacustres de una edad de 24.550± 600 años ^{14}C AP y provienen de la base de un acantilado marino activo.

Son abundantes los restos fósiles de varios taxones, entre ellos, restos vegetales, micromamíferos, crustáceos e insectos. Estos últimos presentan un excelente grado de preservación, no muestran reemplazo de sus exoesqueletos y conservan sus colores originales.

Se identificaron a nivel genérico y específico dos ejemplares entre los restos recuperados. A pesar de no ser suficientes las especies para realizar análisis de rangos climáticos, estas permitieron inferir indirectamente parámetros climáticos así como el tipo de vegetación presente en Camet Norte en tiempos próximos al máximo glacial.

Uno de los ejemplares considerados para las interpretaciones climáticas resultó ser una especie nueva para la ciencia.

5.2 Marco Geológico

Los sedimentos estudiados afloran en la base de un acantilado marino activo ubicado 1 km al NE de Santa Clara del Mar (37° 49'S, 57° 29'O), partido de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires (Fig. 5.1). Los depósitos son predominantemente lacustres y constituyen el relleno de una pequeña depresión excavada en limos arcillosos. Los niveles sedimentarios expuestos en estos acantilados se han originado a partir de sedimentos loéssicos retrabajados por acción ácuea y/o eólica desde el Pleistoceno a la actualidad (Alberdi y Prado, 2008).

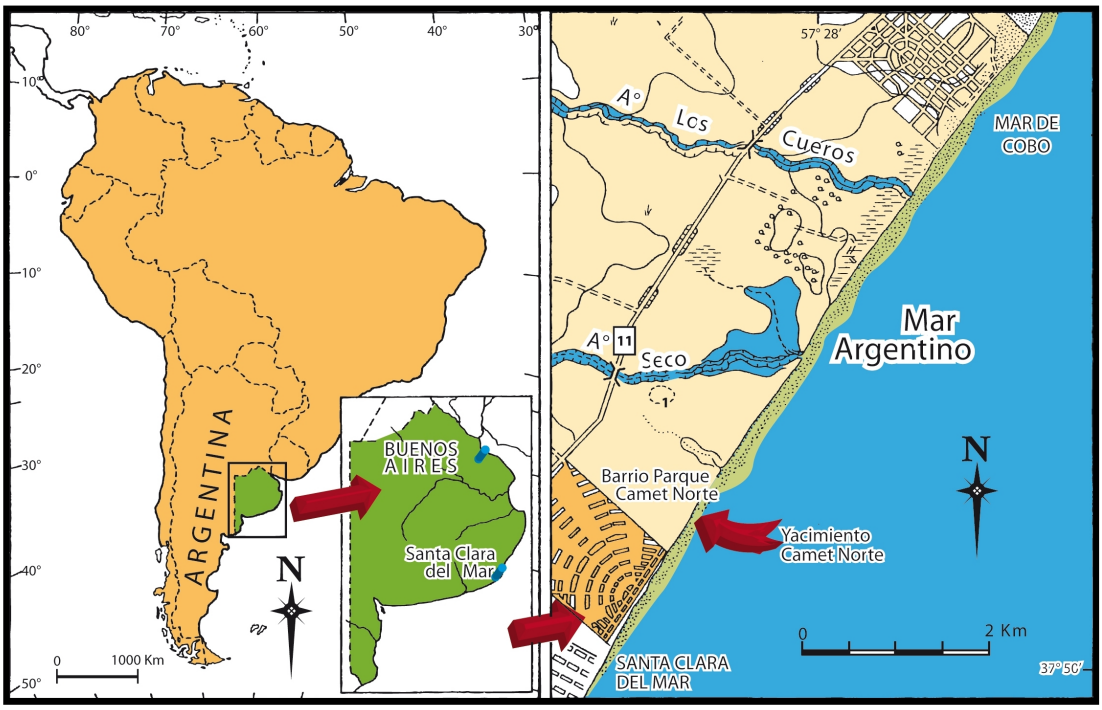


Figura 5.1: Muestra la ubicación del yacimiento de Camet Norte.

Los depósitos que afloran al Norte de Mar del Plata fueron asignados por Ameghino (1908) a la cima de la Formación Ensenada y a la Formación Buenos Aires. Posteriormente, Kraglievich (1953), correlaciona el área entre Mar del Plata y Santa Clara del Mar, con la parte superior de las secuencias descriptas entre Mar del Plata y Miramar (Kraglievich 1952). Más recientemente, Schnack y colaboradores (1982), definieron la Formación Santa Clara (Pleistoceno

Superior), la cual correlacionan parcialmente con la Formación Pampiano de Fidalgo y colaboradores (1973). Por su parte, Fasano (1991), divide la Formación Pampiano en dos miembros: un miembro inferior de edad Pleistoceno Inferior a Medio y un miembro superior del Pleistoceno Superior. El miembro inferior, aflora a 1 metro por encima del nivel de pleamar en Santa Clara del Mar, y lo correlaciona con el Ensenadense de Ameghino (1908), con la parte inferior de la Formación Pampiano de Fidalgo *et al*. (1973) y con la Formación Miramar de Kraglievich (1952). Por su parte, el miembro superior que aflora desde Mar del Plata hasta unos kilómetros al norte de Mar de Cobo, lo correlaciona con el Bonaerense de Frenguelli (1950, 1957), con la parte superior de la Formación Pampiano de Fidalgo y colaboradores (1973), y con la Formación Arroyo Seco de Kraglievich (1952).

Según Bidegain y colaboradores (2005), el perfil geológico de Santa Clara del Mar tiene un espesor de unos 7,50 metros, de los cuales, aproximadamente 5 metros corresponderían a la Formación Santa Clara (Fig. 5.2, B y C) correlacionables con la Formación Buenos Aires del norte de la provincia de Buenos Aires.

Fasano y colaboradores (1984) describen en detalle el perfil estratigráfico de la sección tipo en la facies Camet Norte dividiéndolo en seis sectores. Posteriormente Pardiñas y colaboradores (1998) hacen una descripción con marcado énfasis en el nivel portador de la mayor cantidad de restos fósiles.

A pesar de la erosión activa de este sector de la costa, la base del perfil generalmente se presenta cubierta de arena. Observaciones realizadas en situaciones excepcionales indican que la cubeta fue excavada en limos arenosos muy duros de color marrón a marrón rojizo con un contacto netamente discordante (Fig. 5.2, A), que forman las restingas litorales en el

área de Camet Norte (Pardiñas *et al.*, 1998). Estos niveles son portadores de restos de *Mesotherium cristatum* Serrés y *Neuryurus rudis* (Gervais) que sugieren su asignación al Ensenadense (Pleistoceno temprano a tardío temprano) (Pardiñas *et al.*, 1998).

Basalmente se presenta un nivel de arcillas finas muy plásticas, color verde azulado (10G 4/1), portador de la mayor concentración de fósiles de todo el perfil (Fig. 5.2, B). Los mamíferos registrados son característicos de la biozona de *Equus (Amerhippus) neogeus* Lund, que constituye la base bioestratigráfica para el reconocimiento del Lujanense Superior (Pardiñas *et al.*, 1998). Abundan restos vegetales, micromamíferos, crustáceos e insectos, los cuales presentan un excelente grado de preservación. Los insectos se encuentran desarticulados y en ciertos casos fragmentados, sin reemplazo de sus exoesqueletos y con sus colores originales (Ramírez y Petrulevicius, 2008).

Suprayacen arcillas finamente laminadas de color verde claro (10G 6/2). Esta capa presenta restos fósiles en su base y niveles brechosos intraformacionales con clastos angulosos de limos endurecidos (Fig. 5.2, C). El nivel D está formado por limos arenosos marrón claros (5YR 5/2) a marrón verdosos, con concreciones de carbonato de calcio abundantes hacia el tope, generalmente macizos, aunque en algunos sectores se presenta laminado. En la parte media de esta sección se observan relictos de un depósito de cenizas blancas finas con un espesor máximo de 0,15 metros. Se observan por lo menos dos paleosuelos (Fig. 5.2, E) en el tope de la secuencia, separados y cubiertos por niveles arcillosos macizos marrón claro grisáceos (5YR 6/1), con abundantes moluscos de aguas continentales (*Biomphalaria* Preston*, Heleobia* Stimpson*, Lymnaea* Lamarck). El paleosuelo superior presenta abundantes bioturbaciones

correspondientes a galerías de roedores bien conservadas. El perfil culmina con arenas eólicas (Fig. 5.2, F) de la cadena de médanos costeros.

Desde un punto de vista bioestratigráfico, la Formación Santa Clara es referible a la edad mamífero Lujanense de Pascual y colaboradores (1965) y a las biozonas locales de *Equus (Amerhippus) neogeus* y *Megatherium americanum* Cuvier (Cione y Tonni, 2001). Por su parte, la Formación Ensenada, es referible a la edad mamífero Ensenadense y la biozona local de *Tolypeutes pampaeus* Frenguelli, reemplazado recientemente por el Notoungulata *Mesotherium cristatum* (Cione y Tonni, 2005).

Los estudios paleomagnéticos efectuados en la zona de Santa Clara muestran únicamente la existencia de polaridad normal (Brunhes), con niveles que se consideran transicionales al pie del acantilado (Bidegain *et al.*, 2005). El límite Brunhes/Matuyama probablemente esté representado a una profundidad mayor que la base del acantilado expuesto.

Para los niveles portadores de fósiles se han obtenido edades comprendidas entre 24.550 ± 600 y 21.000 ± 700 años AP (Osterrieth, 2004; Pardiñas *et al.*, 1998), las cuales indican, respectivamente, la antigüedad carbono 14 de los restos vegetales hallados en la unidad A y la edad de la ceniza volcánica intercalada en la unidad B de la Facies Camet Norte (Fasano *et al.*, 1984).

La edad del nivel portador de fósiles resulta próxima al último máximo glacial.

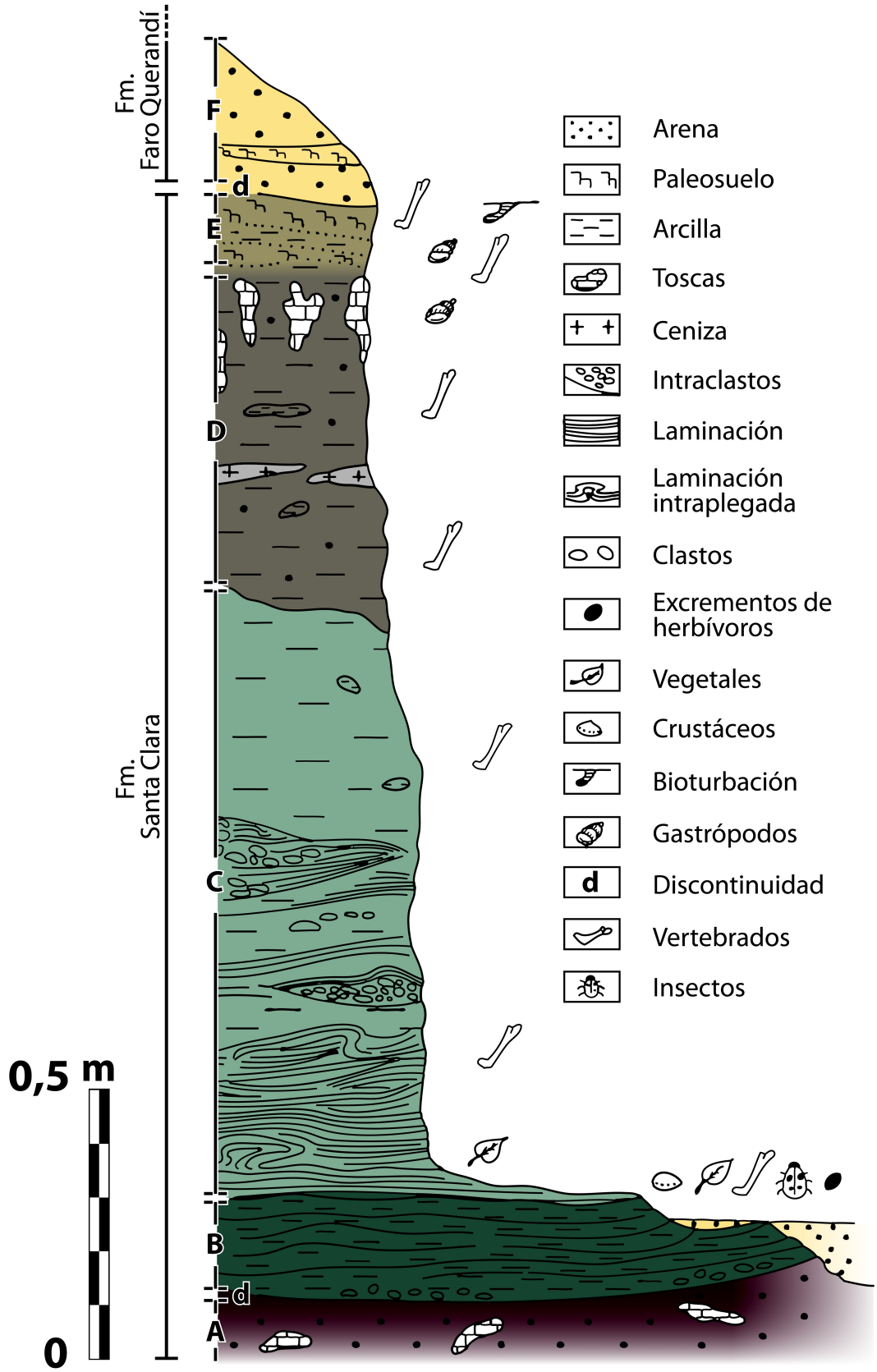


Figura 5.2: Perfil estratigráfico esquemático de la sección tipo en el yacimiento Camet Norte (Modificado de Pardiñas *et al.*, 1998). Los colores en los sectores A-F respetan la *Rock-Color Chart*.

5.3 Materiales y Métodos

Los aspectos generales de las metodologías utilizadas para el estudio de los insectos fósiles del Cuaternario fueron expuestos en el capítulo 2. A pesar de esto, existen ciertas particularidades en el modo en que se procesaron las muestras provenientes de los depósitos de Camet Norte. La principal diferencia es que el material fue extraído de los acantilados por el Dr. Petrulevičius en el año 1998 y fue almacenado durante más de diez años. Si bien las bolsas que contuvieron los sedimentos eran las adecuadas, la pérdida de humedad en un lapso de tiempo tan prolongado es inevitable. Esta situación favoreció el endurecimiento de las arcillas y en consecuencia dificultó el proceso de desagregado mecánico y químico mediante el desfloculante. En el intento de sortear esta dificultad, se mantuvo el material durante dos días en agua con desfloculante, lo cual favoreció en gran medida el desagregado de las arcillas.

El proceso de tamizado fue el expuesto en la sección 2.3, la única diferencia fue que un 15% del material permaneció como pequeños agregados de arcilla, los cuales tuvieron que ser desagregados mecánicamente.

El brusco tratamiento del material lleva generalmente a aumentar el grado de desarticulación y fragmentación de los ejemplares, pero en algunos casos no queda otro camino.

El estudio taxonómico y almacenamiento de las muestras fue realizado siguiendo los métodos presentados en el capítulo 2.

El material estudiado en este capítulo se encuentra depositado en la Colección de Micropaleontología del Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

5.4 Resultados

Se recuperaron 137 ejemplares durante el procesamiento de los sedimentos de Camet Norte. Un alto porcentaje de los restos consistió en fragmentos de élitros y escleritos desarticulados. Todos los restos pudieron asignarse a diferentes niveles taxonómicos, y solamente 2 ejemplares pudieron asignarse a niveles genéricos y específicos.

Taxones	N° de ejemplares
Coleoptera	
Scarabaiedae	
sp.1	12
sp.2	11
sp.3	17
sp.4	7
sp.5	8
Curculionidae	
sp.1	6
sp.2	7
sp.3	8
sp.4	6
sp.5	9
sp.6	2
sp.7	1
sp.8	3
sp.9	4
sp.10	4
sp.11	1
sp.12	3
sp.13	3
Cerambycidae	
Xystochroma incomptum	4
Carabidae	
sp.1	2

Taxones	N° de ejemplares
Diptera	
Sciaridae	
Bradysia aliciae	1
Syrphidae	
sp.1	1
Ephydridae	
sp.1	2
Diptera	
sp.1	5
sp.2	4
sp.3	2
sp.4	3
Hymenoptera	
Formicidae	
sp.1	1
Total	137

Tabla 5.1: enumera los ejemplares recuperados.

Coleoptera

Cerambycidae Latreille 1802

Callichromatini Blanchard 1845

Xystochroma incomptum Napp y Martins 2005

La familia Cerambycidae constituye uno de los grupos más grandes de Coleoptera con aproximadamente 35.000 especies en el mundo (Minelli 1993). Son un grupo de distribución amplia en la región Neotropical, y se los encuentra desde el nivel del mar hasta los 4000 msnm tanto en zonas secas como en húmedas (Martínez, 2000). La familia está constituida por especies fitófagas con un amplio espectro de fuentes de alimentación, principalmente madera viva o muerta, semillas y raíces. Las larvas pueden ser xilófagas, lignívoras o espermófagas, perforadoras caulinares o radiculares (Carrasco, 1978). Estos insectos se encuentran estrechamente asociados a ciertos

elementos florales específicos (generalmente a ciertos grupos de géneros), y por lo tanto, pueden ser excelentes indicadores del estado de conservación de un ecosistema (Hovore 1998). Según Martínez (2000), viven en todos los lugares donde exista vegetación leñosa.

X. incomptum actualmente habita en áreas no perturbadas de la selva amazónica. La localidad tipo para esta especie es Surumoni (Venezuela), donde la temperatura media anual oscila entre 25,5°C y 26,5°C y la humedad relativa usualmente alcanza un 85-90% (Anhuf y Winkler, 1999). Se han encontrado ejemplares asociados a sapindaceae, y aunque no se conoce mucho sobre sus plantas hospedadoras, se sabe que algunas especies del género *Callichroma* (género perteneciente a la misma tribu, Callichromatini)) han sido relacionadas con plantas hospedadoras de una única familia (*e.g. C. vittata electrinum* asociada a Sapotaceae; vease González y Di Iorio, 1997).

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3078

Material: Fragmento de élitro que conserva el patrón de coloración estructural. Lámina 5.1.

Diptera Linnaeus 1758

Sciaridae Billberg 1820

Bradysia aliciae Ramírez y Alonso 2014

Los Sciaridae son un grupo extremadamente uniforme de moscas pequeñas de distribución cosmopolita. Sus estadios larvales se desarrollan en lugares húmedos y se alimentan de hongos y materia orgánica en descomposición (Steffan, 1981).

Las especies del género *Bradysia* son comunes en invernáculos, en macetas con flores, y las larvas producen daños en bulbos y también en hongos de cultivo (Bischoff y Najt, 1973).

Ejemplar: LM-FCEN Nº 3079

Material: Ala anterior derecha completa con microtrichias. Lámina 5.1.

5.5 Discusión

El número de ejemplares identificados entre los restos de insectos provenientes de los depósitos de Camet Norte no fue suficiente para realizar un análisis de rangos climáticos. En los casos donde el número de especies identificadas no es el adecuado para dicho análisis, es esperable poder identificar algún taxón con requerimientos ambientales puntuales, o al menos, que guarde una estrecha relación con algún elemento de la flora o fauna que permita inferir parámetros ambientales.

Una de las características más valiosas de los insectos a la hora de realizar inferencias paleoclimáticas a partir de sus restos es que, en su mayoría, las especies están íntimamente vinculada a ciertos elementos del medio en uno o más estadios de su ciclo de vida.

Los dos ejemplares identificados a nivel genérico-específico provenientes del yacimiento Camet Norte guardan una íntima relación con la flora del lugar donde se desarrollan, lo cual permitió inferir ciertos parámetros que fueron muy útiles para discutir el entorno climático.

Esta relación entre ciertos taxones y sus plantas hospedadoras es la que permite afirmar que es altamente improbable que los restos hallados de *X. incomptum* pertenezcan a un individuo errante. Es mucho más probable que una población de esta especie se haya establecido en las inmediaciones de la

paleolaguna Camet Norte asociada, en el peor de los casos, a un “parche” con la vegetación adecuada. Es importante destacar que la localidad donde fueron hallados los restos fósiles se encuentra a más de 2000 km al sur del que podría ser el límite austral de distribución de la especie.

En cuanto a los Sciaridae, si bien la familia es cosmopolita, hay un punto en común a todos los géneros y especies. Todas prefieren lugares húmedos para el desarrollo de sus estadios larvales, los cuales están íntimamente asociados a la presencia de hongos. Esto constituye un buen indicio, claramente no es un taxón que pueda desarrollarse en condiciones de extrema aridez.

La presencia de los restos de *B. aliciae* en los depósitos de Camet Norte sorprende por las condiciones que debieron darse para que se preserve el ala membranosa de un ejemplar tan delicado. Al igual que para *X. Incomptum,* los restos no podrían pertenecer a un individuo errante, estas moscas rara vez son encontradas lejos del área de alimentación de las larvas.

Camet Norte comparte los mismos mamíferos extintos con otros yacimientos del Lujanense tardío, desde la cuenca del río Luján hasta Playa del Barco, en las inmediaciones de Bahía Blanca (Pardiñas, *et* al., 1998). Esta uniformidad taxonómica fue interpretada como indicadora de una homogeneidad ambiental en el sector este de la región pampeana. El hallazgo de *X. incomptum* y *B. aliciae* en el Lujanense tardío de Camet Norte contradice la idea de una homogeneidad ambiental dominada por condiciones climáticas áridas-semiáridas en el este de la región pampeana durante tiempos cercanos al último máximo glacial (ver Pardiñas, 1998; Tonni y Cione, 1995; Iriondo y Kröhling, 1995).

La presencia de ciertos taxones subtropicales fue considerada como evidencia de condiciones climáticas en sí mismas, lo cual constituye una práctica habitual

en paleontología cuando no se cuenta con una representación amplia de la fauna y flora fósiles. Conforme fue incrementándose el número de aportes al conocimiento de los taxones representados en el yacimiento de Camet Norte (*e.g.* Noriega y Arieta, 2005; Ramírez y Alonso, 2014) pudieron ajustarse las interpretaciones previas.

Si las condiciones climáticas reinantes fueron áridas o semiáridas podría explicarse la presencia de taxones como *Holochilus brasiliensis* Desmarest y *Myocastor* Kerr (asociados a cuerpos de agua), de modo que fuesen habitantes de algún tipo de isla relictual del ecosistema que hubiese dominado en tiempos anteriores.

Incluso, pudieron haber existido estucturas tipo mosaico, como sugieren Noriega y Areta (2005) donde coexistieran asociaciones faunísticas típicas de climas áridos-semiáridos y fríos junto con asociaciones subtropicales y húmedas. Sin embargo, la presencia de los restos de *Sarcoramphus papa* Linaeus (Ciconiiformes: Vulturidae) descriptos por Noriega y Areta (2005) no puede explicarse de esta manera. *S.papa* no podría haber sobrevivido en una estabilidad microclimática (Noriega y Arieta, 2005).

Estudios realizados en norteamérica sobre rangos de distribución de mamíferos durante el Cuaternario Tardío (*e.g.* Graham *et al.*, 1996 FAUNMAP group) muestran que las especies se desplazan individualmente en diferentes momentos, direcciones, y velocidades durante períodos de cambios climáticos, generando así comunidades mixtas.

Considerando lo anterior, podría decirse que tanto *X. incomptum* como *B. aliciae* fueron, durante el Lujanense tardío parte de un ecosistema en mosaico, una comunidad mixta establecida en las proximidades de la paleolaguna de Camet Norte. De este modo, la presencia de estos taxones junto con los datos

obtenidos a partir del estudio de vertebrados, argumentan en contra de la idea de un paisaje uniforme, con predominancia de formas adaptadas a condiciones climáticas áridas y frías. Probablemente los valores de temperatura y humedad no fuesen tan bajos como se ha estimado anteriormente y la flora presentara especies con un buen desarrollo arbóreo capaz de sustentar a las especies aquí identificadas.

5.6 Láminas

Lámina 5.1: LM-FCEN Nº 3072. *Bradysia aliciae*. Ala anterior derecha completa con microtrichias (B); esquema del patrón de venación de *B. aliciae* (C). LM-FCEN Nº 3073. *Xystochroma incomptum*. Fragmento de élitro (A).

Lámina 5.2: Ephydridae indet. (A); Diptera indet. sp.1 (B); Diptera indet. sp.2 (C y D); Syrphidae indet. (E); Diptera indet. sp.3 (F); Diptera indet. sp.4 (G).

Lámina 5.3: Curculionidae indet. sp.1 (A); Curculionidae indet. sp.2 (B); Curculionidae indet. sp.3 (C); Curculionidae indet. sp.4 (D); Curculionidae indet. sp.5 (E, F y G).

Lámina 5.4: Curculionidae indet. sp.6 (A); Curculionidae indet. sp.7 (B); Curculionidae indet. sp.8 (C); Curculionidae indet. sp.9 (D); Curculionidae indet. sp.10 (E); Curculionidae indet. sp.11 (F); Curculionidae indet. sp.12 (G); Curculionidae indet. sp.13 (H).

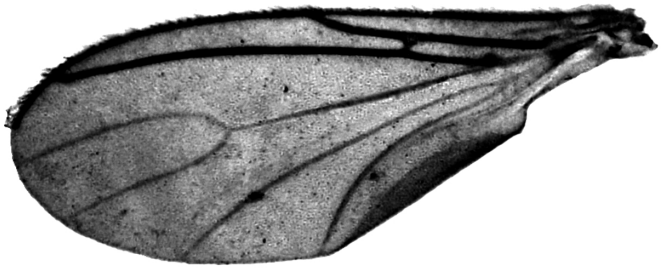
Lámina 5.5: Scarabaeidae indet. sp.1 (A); Scarabaeidae indet. sp.2 (B); Scarabaeidae indet. sp.3 (C); Scarabaeidae indet. sp.4 (E); Scarabaeidae indet. sp.5 (G); Formicidae sp.1 (D); Carabidae sp.1 (F).

Lámina 5.1

A

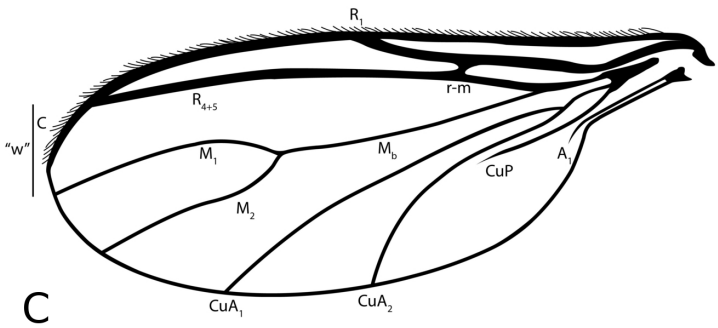


5mm



B

0,5mm



C

Lámina 5.2

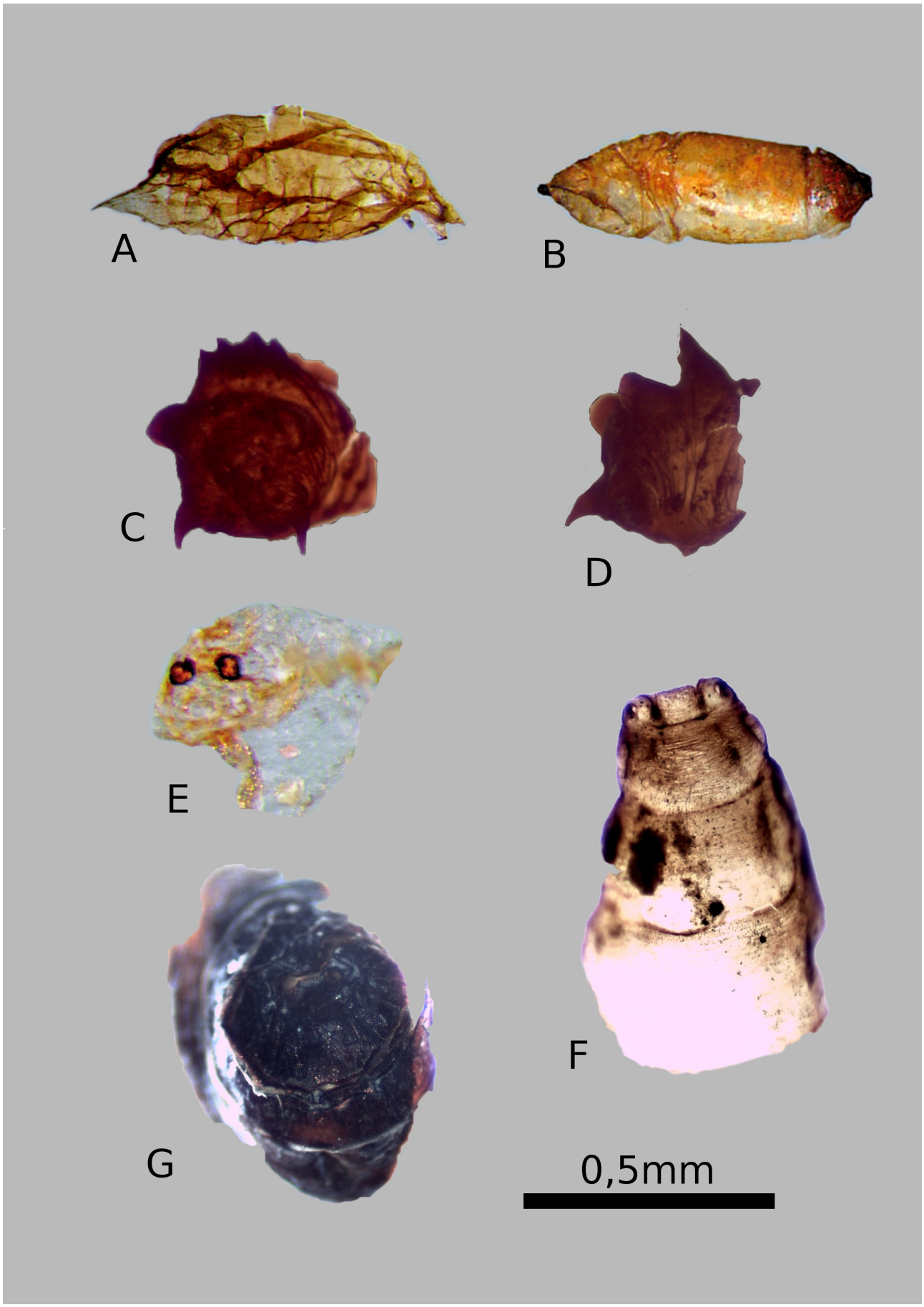


Lámina 5.3

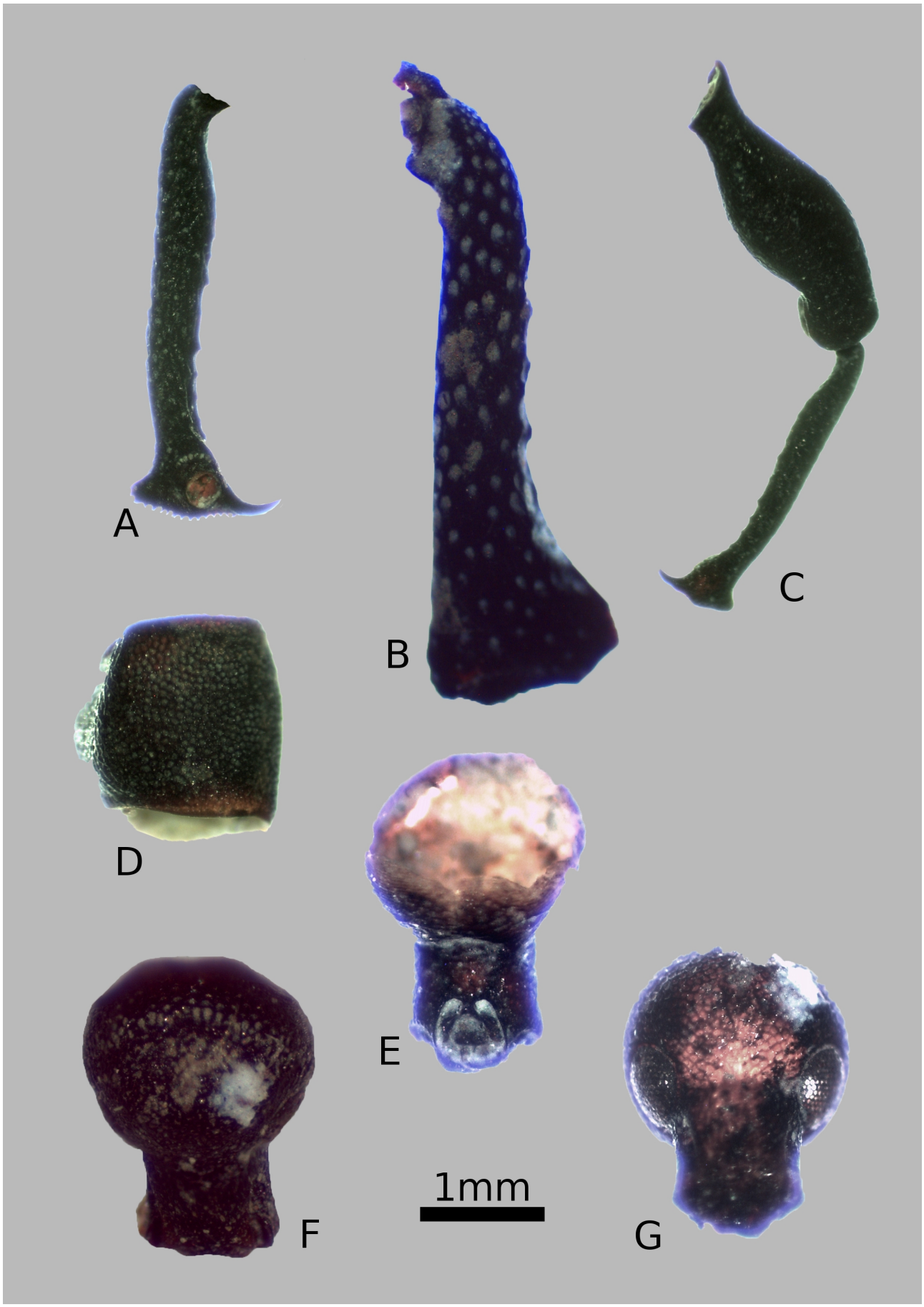


Lámina 5.4

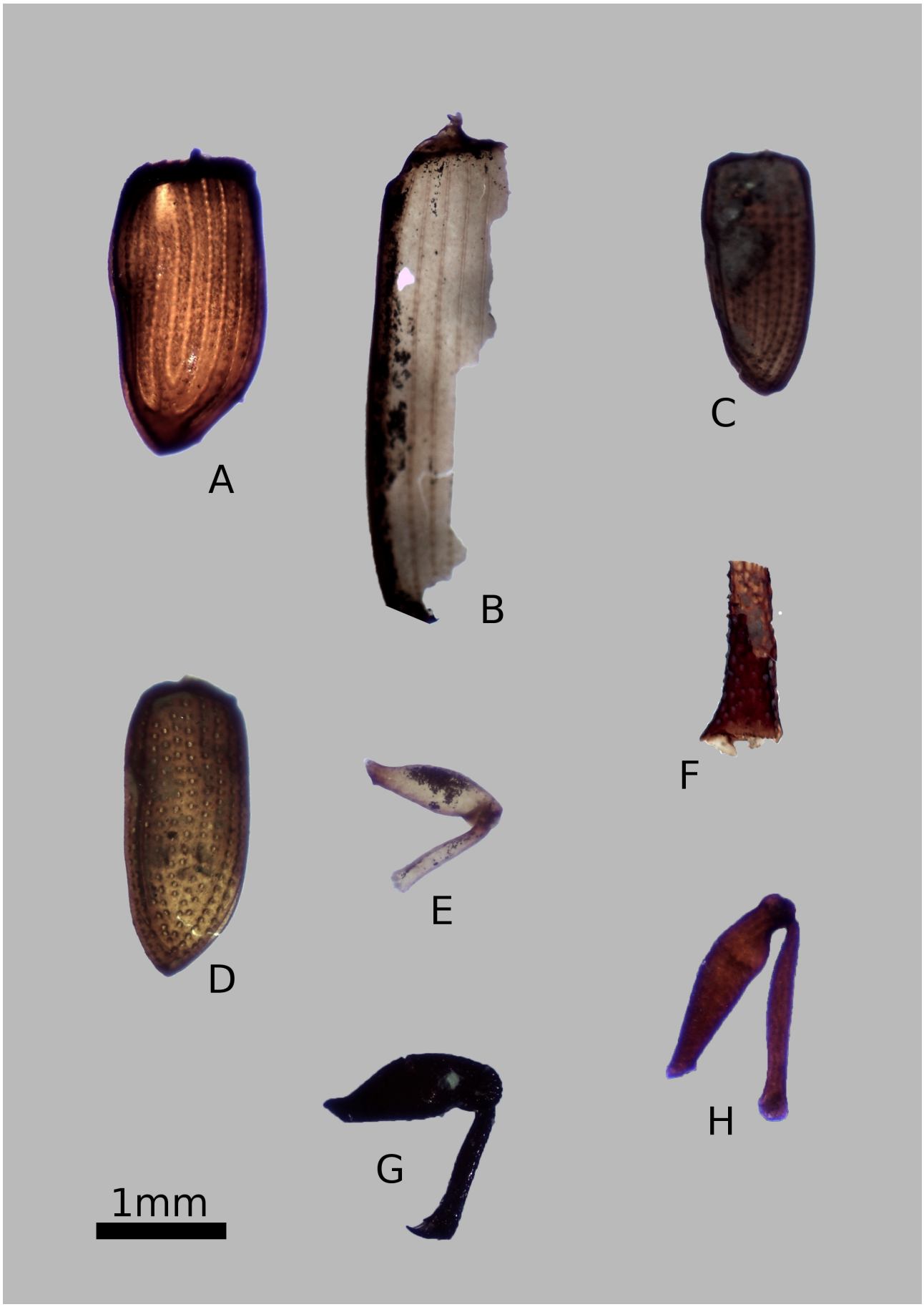
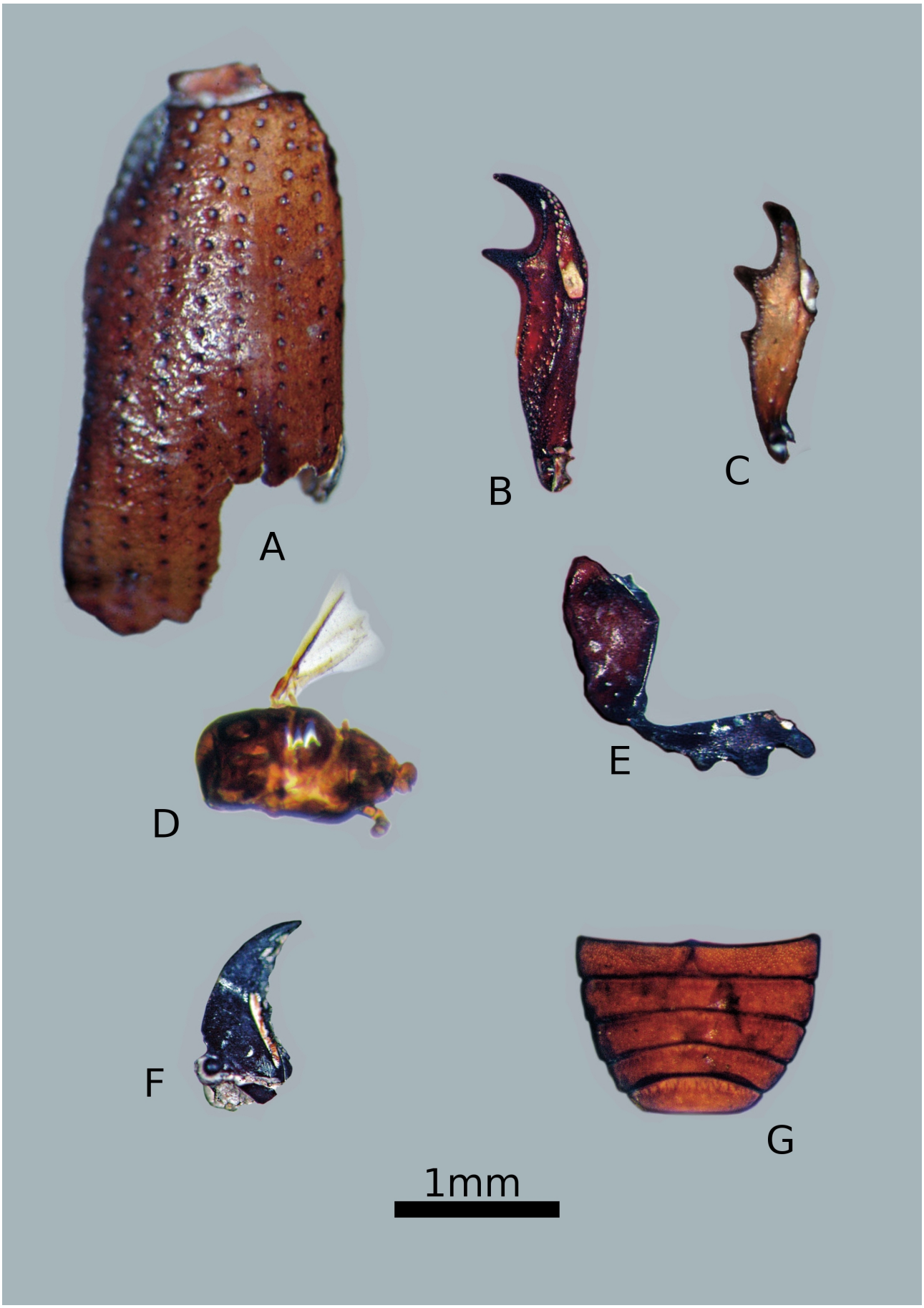


Lámina 5.5



Capítulo 6

Tafonomía6.1 Introducción

Como he mencionado antes, el registro fósil de los insectos es prometedor en el camino al entendimiento de su evolución, paleobiogeografía, y de los climas y ambientes del pasado. Sin embargo, el interés en los procesos que actúan en la preservación de los insectos es relativamente reciente. Comprender estos procesos será importante para determinar las limitaciones de los datos obtenidos a partir de los restos de insectos, y para distinguir verdaderos patrones de artefactos tafonómicos.

La tafonomía, definida por Efremov (1940) como “el estudio de la transición de los restos de la biosfera a la litósfera”, cumple un papel importante a la hora de hacer inferencias paleoecológicas. Tradicionalmente se asoció la tafonomía con la documentación de la información perdida en el registro fósil (Martin, 1999), interfiriendo con los intereses reconstructivos de la paleontología. Según Wilson (1988) la observación de los efectos de muerte y enterramiento aportan valiosa información, fundamentalmente cuando se piensa en reconstrucciones paleoambientales. Por lo tanto, los distintos modos en que puede preservarse un organismo no solo indican cuan fidedigno es el registro del mismo, sino que también aportan datos sobre el contexto paleoambiental y las condiciones de muerte y soterramiento del mismo.

La tafonomía consta de dos subdiciplinas, la bioestratinomía y la diagénesis fósil. La primera incluye todos los procesos mecánicos y biológicos que ocurren entre la muerte de un organismo y su emplazamiento final en el sedimento, mientras que la segunda refiere a los procesos físicos y químicos que ocurren luego del enterramiento final (Brett y Baird, 1986). En este trabajo solo se consideran los procesos bioestratinómicos ya que los procesos diagenéticos

fueron prácticamente nulos y los materiales originales no sufrieron mayores modificaciones.

6.2 Aspectos ecológicos, morfológicos y depositacionales

La combinación de los aspectos ecológicos, morfológicos y la dinámica depositacional relacionados con los especímenes afecta directamente su potencial de preservación y en última instancia afecta la resolución espacial, temporal y composicional de una asociación fósil.

Los aspectos ecológicos de los insectos incluyen el hábitat, hábito alimenticio, abundancia, fenología, y movilidad (influye en la probabilidad de que el insecto ingrese a un cuerpo de agua para luego ser emplazado en el sedimento). Las variables morfológicas como organización estructural, tamaño, forma, y dureza del exoesqueleto tienden a influir en el potencial de preservación a nivel individuo una vez que este ha alcanzado el cuerpo de agua. Los factores que cobran relevancia durante los procesos depositacionales son el tipo de sedimento, la batimetría del cuerpo de agua, los niveles de energía del sistema, la química del agua, y la influencia de otros organismos (predadores, carroñeros, etc.). Dichos factores pueden tener impacto positivo o negativo en el potencial de preservación.

En combinación, estas variables influyen directamente en la calidad de los especímenes individuales y finalmente controlan la precisión con la que representa la asociación fósil a la asociación original en términos de tiempo, espacio y composición.

El estudio de la preservación de insectos fósiles es un área reciente de la tafonomía comparado con otros grupos taxonómicos como invertebrados marinos, plantas y vertebrados. Se han empleado métodos analíticos,

actualísticos y comparativos para aproximarse al estudio tafonómico de los insectos.

Los estudios analíticos hacen foco en la química y la estructura de los exoesqueletos. Por ejemplo, estudios de la cutícula de insectos fósiles mostraron que aunque la composición química de la cutícula haya sido alterada, la ultraestructura original del exoesqueleto de los insectos se mantiene (McCobb *et al.*, 1998), incluso la coloración en el caso de insectos con colores estructurales (McNamara *et al.*, 2012a, 2012b).

Otros han intentado comprender los procesos diagenéticos que afectan la supervivencia de biomoléculas en el exoesqueleto y cómo la composición de la cutícula puede ser alterada durante los procesos de fosilización. Trabajos en esta área mostraron que la quitina y compuestos proteicos pueden ser resistentes. Restos de este tipo de compuestos fueron identificados en insectos fósiles provenientes de depósitos Oligocenos (Stankiewicz *et al.*, 1997).

Los estudios actualísticos, incluyendo las comparaciones de las comunidades “vivas-muertas” y “vivas-fósiles” (Smith, 2000), y experimentos de laboratorio con insectos modernos (*e.g.* Martínez-Delclós y Martinell, 1993; Duncan *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2006), se han enfocado en comprender la influencia del modo de muerte, descomposición, hundimiento, y la desarticulación en la preservación selectiva de insectos en el registro fósil. Dichos estudios han demostrado que la baja fidelidad composicional de las asociaciones de insectos fósiles se debe principalmente a la preservación selectiva de los diferentes taxones basada en el modo de muerte (Martínez-Delclós y Martinell, 1993; Duncan *et al.*, 2003), hábitat primario, preferencia alimenticia (McCobb *et al.*, 1998; Smith, 2000), tamaño corporal y robustez del exoesqueleto (Smith, 2000; Smith *et al.*, 2006).

6.3 Resolución espacial, temporal y composicional

Los insectos preservados en ambientes lénticos, generalmente, presentan una buena resolución espacio-temporal, especialmente cuando se los compara con otros taxones del registro fósil (Behrensmeyer *et al.*, 2000). La resolución temporal para los insectos fósiles se mantiene en la escala de meses a años (Smith, 2000; Thoene *et al.*, 2012). Durante el muestreo, la resolución disminuye cuando se incurre en el error de combinar ejemplares de diferentes niveles durante la extracción. Esto puede llevar a una sobrestimación de la diversidad agrupando ejemplares con edades que difieren en cientos de años.

Una limitación particular en la resolución espacio-temporal se observa en depósitos cuaternarios, donde numerosos grupos taxonómicos pueden preservarse en distintos estadios de desarrollo. Esto representa un problema tafonómico propio de cada grupo, ¿cómo cuantificar la abundancia cuando se preservan múltiples estadios de desarrollo? Adicionalmente, la batimetría del cuerpo de agua (asociada a cada estadio de desarrollo de los individuos) puede jugar un rol importante controlando el transporte *post-mortem*. Las asociaciones halladas en depósitos de línea de costa pueden diferir notablemente de las que se encuentran en la región central del cuerpo de agua (Smith, 2000).

Las asociaciones de insectos fósiles no reflejan la composición original de la asociación “viva”, y el principal foco de la tafonomía de insectos es entender cuales grupos de insectos se preservarán y cuáles no. Mayormente, los controles tafonómicos que actúan sobre los insectos dependen de sus características y de las variables depositacionales.

Una de las primeras cosas que influyen en la probabilidad de que un insecto se preserve en el registro fósil es la composición original de la asociación.

Una vez que el insecto alcanza el agua debe romper la tensión superficial, lo que puede estar controlado por la presencia de alas, tamaño, el modo de muerte, y el nivel de agitación del agua (Martínez-Delclós y Martinell, 1993; Zherikin, 2002). Aquellos insectos que no rompen la tensión superficial pueden ser arrastrados hasta la orilla donde pueden ser enterrados, o descomponerse y ser removidos del registro. Los predadores, peces por ejemplo, pueden remover del registro fósil insectos que aún vivos luchan en la superficie del agua. Insectos predadores que patrullan al acecho de otros insectos atrapados en la superficie del agua producen el mismo efecto.

El hundimiento rápido es importante para mejorar la calidad de preservación. La tasa de hundimiento está determinada por el tamaño y robustez del insecto y la velocidad con la que se llena de agua el cuerpo (Martínez-Delclós *et al.*, 2004; Smith *et al.*, 2006). Adicionalmente, algunos investigadores creen que cuberturas orgánicas, especialmente las producidas por diatomeas, juegan un papel importante en la preservación de los insectos protegiéndolos de agentes de descomposición y dándoles un pasaje seguro a través de la columna de agua para llegar al bentos, donde ocurre el proceso de fosilización (ver Harding y Chant, 2000; O'Brien *et al.*, 2002, 2008; Martínez-Delclós *et al.*, 2004).

Una vez que los insectos alcanzan el fondo quedan sujetos a la dinámica depositacional la que regula el grado de desarticulación y resolución temporal de la asociación.

Los insectos pueden fosilizarse conservando la quitina original, bajo alguna forma de reemplazo mineral o como improntas en roca del organismo original.

Cualquiera de estos resultados depende de la química del agua y la presencia de actividad microbiana (Martínez-Delclós *et al.*, 2004).

Luego de pasar toda la serie de "filtros tafonómicos", las asociaciones muestran dos típicos patrones en función del ambiente donde se hayan depositado. Las asociaciones generadas en aguas profundas y lejos de la costa generalmente tienden a un número bajo de especies e incluyen taxones terrestres que son buenos voladores. Los especímenes varían mucho en tamaño corporal y tienden a estar articulados y bien preservados. Si la resolución temporal es baja, usualmente se debe a la baja tasa de sedimentación, resultando en una acumulación de insectos de la asociación durante un largo periodo de tiempo. En contraste, los depósitos generados en ambientes costeros someros, las asociaciones tienden a un alto número de especies e incluyen taxones que no son buenos voladores. Los ejemplares suelen ser de pequeño tamaño, se encuentran con un grado de desarticulación mayor y la calidad de preservación es variable. Estas asociaciones presentan una mejor resolución debido al rápido enterramiento.

6.4 Relación del tamaño corporal de los ejemplares con su potencial de preservación

Las especies pequeñas tienden a hundirse y desarticularse más rápido que las de mayor tamaño. El hundimiento rápido es de suma importancia para la preservación de los insectos ya que evita que queden susceptibles a la degradación fúngica, microbiana y por carroñeros (Norlin, 1967; Duncan *et al.*, 2003). Basándose en el registro fósil en depósitos lacustres, el tiempo de hundimiento sería más importante que el tiempo de desarticulación para la preservación de los coleópteros. Esto se debe a que como las especies de

menor tamaño se hunden más rápido son removidas de la columna de agua donde son sometidas a procesos que llevan a la desarticulación. Esto se condice con los resultados de trabajos que muestran la tendencia de los coleópteros pequeños a estar sobre representados en depósitos lacustres (Wilson, 1988; Smith, 2000; Martínez Delclós *et al*., 2004).

Los coleópteros en sistemas lacustres tienden a hundirse más rápido de lo que se desarticulan. Hay que tener en cuenta que al sumergirse, los exoesqueletos ganan cierta flexibilidad, lo que los hace menos susceptibles a la degradación mecánica (rotura) disminuyendo su grado de desarticulación. Una mayor degradación mecánica incrementa la descomposición microbiana (Briggs, 1995) lo que reduce su potencial de preservación.

El potencial de preservación de los coleópteros parece estar correlacionado con el tamaño y la robustez del exoesqueleto debido a que las características físicas están íntimamente relacionadas con los rangos de desarticulación y hundimiento. Adicionalmente, la velocidad con que se llenan de agua aumenta la flexibilidad del exoesqueleto disminuyendo potencialmente el efecto negativo del transporte y desarticulación de los restos. Debido a que el registro fósil de coleópteros en depósitos lacustres sugiere que las especies de menor tamaño están sobre-representadas o sobre-estimadas, la tasa de hundimiento podría jugar un papel más importante en la preservación en sistemas lacustres que la tasa de desarticulación debido a que las especies de menor tamaño se hunden más rápidamente que las de mayor tamaño y son más resistentes a la desarticulación.

Aunque sean más resistentes a la desarticulación, el hecho que las especies de mayor tamaño permanezcan en la columna de agua las hace susceptibles a la

acción de predadores, carroñeros y a la descomposición microbiana y fúngica (Norlin, 1967; Duncan *et al.*, 2003).

6.5 Preservación del color

Los colores llamativos de muchos insectos son generados por la ultraestructura de la cutícula, la cual dispersa la luz (Vukusic y Sambles, 2003). Estos colores estructurales pueden ser preservados en el registro fósil (Parker *et al.*, 1998; Parker y McKenzie, 2003; Tanaka *et al.*, 2010; McNamara *et al.*, 2011, 2012a,b). La preservación de los colores estructurales en los fósiles, no asegura que los que se preserven sean los colores originales (McNamara *et al.*, 2012a). Las variaciones en los tonos originales durante la diagénesis pueden ser atribuidas a un cambio en el índice de refracción (McNamara *et al.*, 2012a), aunque el proceso no está claro.

La fidelidad de la preservación de los colores metálicos en coleópteros fósiles del Cenozoico en depósitos lacustres es influenciada por varios factores diagenéticos que actúan a nivel de individuo como a nivel de la asociación completa. Estos factores son la alteración térmica, degradación microbiana, deformación física, deshidratación, y oxidación. Todos pueden alterar o destruir las estructuras epicuticulares que generan los colores estructurales. Estos procesos pueden ocurrir en diferentes etapas de la historia tafonómica de los restos, por ejemplo, previo a la depositación, durante el enterramiento, al ser extraído de los sedimentos o luego de ser colectado. Los factores que pueden afectar o impedir la preservación de los colores originales son varios, sin embargo, la combinación específica de variables que actúan en este proceso es desconocida.

La preservación de los colores estructurales en coleópteros fósiles se ve favorecida por enterramientos someros, la saturación de los sedimentos con fluidos pobres en oxígeno, y por la resistencia de la cutícula a la degradación (Stankiewicz *et al.*, 1997; Gupta *et al.*, 2007).

6.6 Aspectos tafonómicos de las asociaciones estudiadas

La mayor parte de los coleópteros de las asociaciones estudiadas corresponden a ejemplares “pequeños” como es de esperarse. Sin embargo, los taxones mejor preservados e identificables no fueron necesariamente los de menor tamaño.

Puede asumirse por el bajo grado de desarticulación y la mínima fragmentación de muchos de los ejemplares recuperados de los sedimentos de General Belgrano, que el ambiente depositacional era de muy baja energía. La preservación de los colores originales podría ser evidencia de ambientes anóxicos o al menos hipóxicos. El alto número de taxones que no son buenos voladores podría indicar que se trataba de un cuerpo de agua no muy profundo, o que los depósitos corresponden a un área próxima a la línea de costa.

La variación en el número de ejemplares a lo largo del perfil parece corresponderse con la abundancia y desarrollo de las asociaciones originales más que con un sesgo tafonómico. La granulometría es prácticamente homogénea en todo el perfil y las estructuras sedimentarias no muestran variaciones que pudiesen explicar un cambio significativo en la energía del ambiente. Sumado a lo anterior, tanto ejemplares pequeños como de mayor tamaño presentan una buena preservación.

Los ejemplares de mayor tamaño fragmentados y desarticulados como *S. batesi* y *Diloboderus abderus*, corresponden a restos que estuvieron expuestos a la acción mecánica de los agentes de transporte o de organismos predadores. Probablemente, la baja velocidad de hundimiento de ejemplares tan voluminosos haya jugado un papel importante en el deterioro de los restos.

En lo que respecta a *E. arachnoides*, los ejmplares mejor preservados se encontraron en la unidad sedimentaria 1. Podría tratarse de ejemplares enterrados dentro de sus nidos. Esta situación elimina por completo la acción de los agentes de transporte y permite una preservación excepcional de los restos. Muchos conservan las espinas y pelos de las tibias. Estas estructuras son extremadamente frágiles y únicamente pueden preservarse si las condiciones de energía del medio son mínimas. Las antenas no se encontraron en conexión con la cabeza, pero en algunos casos las mandíbulas permanecieron articuladas. Los ejemplares de *E. arachnoides* recuperados de la unidad sedimentaria 2 presentan un mayor grado de desarticulación y fragmentación, además de ser menos abundantes. Podría ser producto de un mayor transporte y exposición a los agentes de meteorización.

Los ejemplares extraídos de los depósitos de Camet Norte muestran una marcada diferenciación en la calidad de preservación. Prácticamente la totalidad de los coleópteros se encontraron desarticulados y fragmentados, mientras que taxones más frágiles mostraron un excelente grado de preservación.

Una posible explicación a esta particular situación podría basarse en el hábito acuático de las larvas, estas pudieron pasar de la columna de agua al emplazamiento final en el sedimento sin exposición a los agentes del medio

aéreo. Un rápido hundimiento de los ejemplares alados podría ser el motivo de su buena preservación.

No puede descartarse el importante papel que jugó el procesamiento de las muestras provenientes del yacimiento de Camet Norte. El tiempo que permanecieron almacenados los sedimentos luego de ser extraídos del perfil, sumado al daño producido al material durante el tamizado, podría ser la causa de la baja calidad de preservación.

Respecto de los depósitos de la localidad de Ramallo, lo más probable es que los insectos hayan sido incorporados a los sedimentos en una planicie de inundación. La baja energía de este tipo de ambiente permite un enterramiento con mínimas perturbaciones, conservando los ejemplares mayormente articulados.

Conclusiones generales

Las tres asociaciones estudiadas resultaron muy interesantes y brindaron importante información paleoclimática y paleoecológica.

Los restos recuperados del yacimiento de General Belgrano permitieron realizar un análisis de rangos climáticos y obtener valores de temperatura máxima y amplitud térmica para el lapso de tiempo representado por los sedimentos portadores de insectos. Esta asociación de insectos fósiles es la primera en ser estudiada con estas técnicas y brindar datos paleoclimáticos basados en coleópteros como bioindicadores independientes en estas latitudes. Los valores estimados sugirieron condiciones climáticas similares a las actuales para los depósitos más jóvenes del paleoestanque, contradiciendo en cierta medida las interpretaciones previas que sugieren ambientes áridos y fríos estables. Considerando la secuencia completa del paleoestanque podría decirse que el aumento en la abundancia de restos vegetales y de insectos muestra un aumento gradual de la humedad, mientras que el recambio entomofaunístico a lo largo del perfil es evidencia de un paulatino mejoramiento climático.

Por el contrario, los insectos recuperados de los sedimentos expuestos en las barrancas del río Paraná, en la localidad de Ramallo no brindaron información directa sobre las condiciones climáticas del sitio durante el Pleistoceno Medio. Sin embargo, al considerar la relación que existe entre los taxones identificados y la flora, se obtuvo información ecológica relevante, dando soporte a interpretaciones previas de un ecosistema maduro y estable.

De los ejemplares extraídos del yacimiento Camet Norte, únicamente 2 de ellos pudieron identificarse a nivel genérico y específico. La presencia de estos taxones, utilizados como “especies indicadoras”, en conjunto con datos obtenidos a partir de estudios previos de vertebrados, argumentan en contra

de la idea de un paisaje uniforme con predominancia de formas adaptadas a condiciones climáticas áridas y frías. Probablemente los valores de temperatura y humedad no hayan sido tan bajos como se ha estimado anteriormente para el último máximo glacial. A su vez, la flora pudo haber tenido un buen desarrollo arbóreo, y sido capaz de sustentar a las especies aquí identificadas.

El estudio de estas 3 asociaciones de insectos fósiles obligó, en cierto modo, a encarar su análisis desde diversos ángulos. En primer lugar y desde una postura paleoecológica clásica, la coexistencia de ciertos taxones identificados en los depósitos de Ramallo permitió inferir características del paleo-ecosistema. Por otra parte, considerando los requerimientos ambientales particulares de algunas especies y su presencia en los sedimentos de Camet Norte, pudo afirmarse que ciertas características del sistema (como por ejemplo el tipo de vegetación) debieron coincidir con las mínimas necesarias para sustentar a dichos taxones, considerándoselos así “especies indicadoras”. Por último, utilizando técnicas de análisis modernas, se obtuvieron datos cuantitativos a partir de los restos hallados en General Belgrano.

Sin duda, se exploraron diversas técnicas y métodos de análisis con el fin de obtener y descifrar la información paleoecológica y paleoclimática contenida en estas tres asociaciones de insectos cuaternarios. De buena manera, las dificultades que fueron presentándose durante el desarrollo de esta tesis llevaron a probar y desarrollar nuevas técnicas para sortearlas. Particularmente, los métodos de extracción del material fósil de la masa sedimentaria fueron puestos bajo la lupa. Con el fin de obtener ejemplares en mejores condiciones y, disminuir el sesgo tafonómico, se utilizó la técnica de reflotado de material vegetal, obteniendo excelentes resultados. Pudieron incluirse en el análisis taxones de gran tamaño que habitualmente terminan

desarticulados y fragmentados durante el proceso de tamizado. Con solo comparar el número de ejemplares identificables de las localidades de Camet Norte y General Belgrano puede apreciarse el valor de esta metodología.

Existen nuevas líneas de investigación muy interesantes en lo que respecta a la paleoentomología del Cuaternario. Muchas de ellas se enfocan en obtener nuevos datos a partir de los ejemplares fósiles, como por ejemplo el estudio del ADN antiguo y el de isótopos estables en la cutícula de los insectos. Estas novedosas técnicas son el camino hacia la utilización de nuevos *proxies*, los cuales muy probablemente brinden valiosa información paleoclimática. En contraste, en nuestro territorio aún hay un sin número de yacimientos cuaternarios donde no se ha evaluado si quiera la presencia de insectos. Scott Elias (Elias, 2006) dice: “Como entomólogo del Cuaternario, encuentro excitante que la disciplina se extienda a regiones no estudiadas previamente, como Australia, Nueva Zelandia, Japón y el norte de Asia”. Uno de los referentes más importantes de la paleoentomología del Cuaternario no hace mención a trabajos en Sudamérica sino hasta su publicación en 2010 *Advances in Quaternary Entomology,* donde incluye los trabajos de Allan Ashworth en territorio chileno. Esta situación habla por si misma, era necesario abordar este tipo de estudios en nuestro territorio. Probablemente, esta tesis constituya el primer paso en el largo camino del estudio de las paleoentomofaunas cuaternarias de Argentina y sus implicancias en el entendimiento de los climas de nuestro pasado reciente.





Bibliografía citada

Alberdi, M.T., y Prado, J.L., 2008. Presencia de *Stegomastodon* (Gomphotheriidae, Proboscidea) en el Pleistoceno Superior de la zona costera de Santa Clara del Mar (Argentina). *Estudios Geológicos* 64: 175-185.

Almeida, L.M., y Mise, K.M., 2009. Diagnosis and key of the main families and species of South American Coleoptera of forensic importance. *Revista Brasileira de Entomologia* 53(2): 227–244.

Alonso-Zarazaga, M., y Lyal, C.H.C., 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). *Entomopraxis*, Barcelona. 215 pp.

Ameghino, F., 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires*, Serie 3ª, X: 843-428.

Andersen, S.O., 2010. Insect cuticular sclerotization: A review. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* 40: 166-178.

Anderson, R.S., 2002. Curculionidae Latreille 1802. En: Arnett, R.H., Thomas, M.C., Skelley, P.E., y Frank, J.H. (eds) American beetles, Volume 2, Polyphaga: Scarbaeoidea through Curculionoidea. CRC Press, Boca Raton. pp. 722–815.

Anhuf, D., y Winkler, H., 1999. Geographical and ecological settings of the Surumoni-Cane-Project (Upper Orinoco, Estado Amazonas, venezuela). *Anzeiger* 135: 3-23.

Ariztegui, D., Bianchi, M.M., Massaferro, J., Lafargue, E., Niessen, F., 1997. Interhemispheric syncrony of late-glacial climatic instability as recorded in proglacial Lake Mascardi, Argentina. *Journal of Quaternary Science* 12: 333-338.

Arnaud, P., 2002. Phanaeini. Les coléoptères du monde, vol. 28. Hillside Books; Canterbury, 151 pp.

Artigas, J., 1994. Entomología Económica. Insectos de interés agrícola, forestal, médico y veterinario. Universidad de Concepción. Chile, 943 pp.

Ashworth, A.C. y Hoganson, J.W., 1987. Coleoptera bioassociations along an elevational gradient in the Lake Region of southern Chile, and comments on the postglacial development of the fauna. *Annals of the Entomological Society of America* 80: 865-895.

Ashworth, A.C. y kuschel, G., 2003. Fossil Weevils (Coleoptera: Curculionidae) from latitude 85°S Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 191: 191-202.

Ashworth, A.C. y Markgraf, V., 1989. Climate of the Chilean Channels between 11,000 and 10,000 yr B.P. based on fossil beetle and pollen analysis. *Revista Chilena de HIstoria Natural* 62: 61-74.

Ashworth, A.C. y Markgraf, V., y Villagran, C., 1991. Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen and beetle analysis, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. *Journal of Quaternary Science* 6: 279-291.

Ashworth, A.C., 1979. Quaternary Coleoptera studies in North America: past and present. En: Erwin, T.L., Ball, G.E., y Whitehead, D.R. (Eds.), *Carabid Beetles: Their Evolution, Natural History, and Classification* 395–406.

Ashworth, A.C., 1996. The response of beetles to Quaternary climatic changes. En: Huntley, B., Cramer, W., Morgan, A.V., Prentice, H.C., y Allen, J.R.M. (Eds.) *Past and Future Rapid Environmental Changes: the Spatial and Evolutionary Response of Terrestrial Biota,* 119-127, Springer-Verlag, Berlin.

Ashworth, A.C., 2007. Beetle records: Late Pleistocene of South America. En: Elias, S.A. (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science. Amsterdam, Elsevier*, 212-221.

Ashworth, A.C., Harwood, D.M., Webb, P.N., Mabin, M.C.G., 1997. A weevil from the heart of Antarctica. En: Ashworth, A.C., Buckland, P.C., Sadler, J.P. (eds.), Studies in Quaternary Entomology. *Quaternary Proceedings* 5: 15-22.

Ashworth, A.C., Hoganson, J., y Gunderson, M., 1989. Fossil beetle analysis. En: Dillehay, T.D. (Ed.), Monte Verde: a Late Pleistocene settlement in Chile, Vol. 1, Washington, DC, Smithsonian Institution Press, 211-226

Atkinson, T.C., Briffa, K.R. y Coope, G.R., 1987. Seasonal temperatures in Britain during the last 22,000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature*, 325: 587-592.

Atkinson, T.C., Briffa, K.R., Coope, G.R., Joachim, M.J. y Perry, D.W., 1986. Climatic calibration of Coleopteran data. En: Berglund, B. (Ed.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Paleohidrology,* 852-858, Wiley & Sons Ltd., New York.

Bachmann, A.O., 1998. Heteroptera acuáticos. En: Morrone, J.J., y Coscarón, S. (eds) Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur, La Plata, pp. 163-180.

Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175-196.

Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., y Gastaldo, R.A., 2000, Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 26: 103–147.

Bellamy, C.L., 1985. Cleroidea. En: Scholtz, C.H. y Holm, E. (eds) The Insects of Southern Africa, Butterworths, Durbanpp. pp. 237-240.

Bianchi, M.M., Massaferro, J., Ross, G.R., Amos, A.J., Lami, A., 1999. Late Pleistocene and early Holocene ecological response of Lake El Trébol (Patagonia, Argentina) to environmental changes. *Journal of Paleolimnology* 22: 137-148.

Bidegain, J.C., Osterrieth, M., Van Velzen, A. y Rico, Y., 2005. Geología y registros magnéticos entre arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar, Mar del Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 60 (3): 599-604.

Binford, M.W., 1982. Ecológical history of Lake Valencia, Venezuela: interpretation of animal microfossils and some chemical, physical, and geological features. *Ecological Monographs* 52: 307-333.

Bischoff, A., y Najt, J., 1973. Sobre algunos dípteros Sciaridae de la República Argentina. *Physis* 32: 329-342.

Borror, D.J., Triplehorn, C.A., y Johnson, N.F., 1989. An Introduction to the Study of Insects. Saunders College Publishing, Philadelphia, Pennsylvania, 875pp.

Brett, C.E., y Baird, G.C., 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios,* 1: 207-227.

Bright, D.E., 1991. Family Melyridae. En: Bousquet, Y. (de), Checklist of Beetles of Canada and Alaska. *Research Branch, Agriculture Canada Publication* pp. 211-213.

Buckland, P.C. y Hammond, P.M., 1997. The origins of the biota of the Falkland Islands and South Georgia. *Quaternary Proceedings* 5: 59-69.

Caldenius, C.C., 1932. Las glaciaciones cuaternarias en la Patagonia y Tierra del Fuego. *Publicación de la Dirección de Minas y Geología,* 95: 1-147.

Camberfort, Y., 1991. From saprophagy to coprophagy. En: Hanski, I. y Camberfort, Y. (eds) Dung beetles ecology. Princeton, New Jersey, pp. 22-35.

Carrasco, F., 1978. Cerambícidos (Insecta: Coleóptera) sur-peruanos. *Revista peruana de Entomología* 21: 75-78.

Cepeda-Pizarro, J., Pizarro-Araya, J., y Vásquez, H., 2005. Variación en la abundancia de Artropoda en un transecto latitudinal del desierto costero transicional de Chile, con énfasis en los tenebriónidos epígeos. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 651–663.

Cheli, G.H., Corley, J., y Bruzzone, O., 2010. The ground dwelling arthropod community of Península Valdés (Patagonia, Argentina). *Journal of Insect Science* 10: 1–16.

Churcher, C.S., 1966. The insect fauna from the Talara tar-seeps, Peru. *Canadian Journal of Zoology* 44: 985-993.

Cicchino, A.C., 2003. La carabidofauna edáfica de los espacios verdes del tejido urbano y suburbano marplatense. Su importancia como herramienta de manejo de estos espacios. *Revista de Ciencia y Tecnología, Facultad de Agronomía, UNSdE* 8: 145-164.

Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. Bioestratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: Tonni, E.P., y Cione, A.L. (eds.) Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12: 23-51.

Cione, L.A., y Tonni, P., 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino della Società di Paleontologia Italiana* 40: 167-173.

Cione, L.A., y Tonni, P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: De Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., y Llambías, E. (eds) Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino XI: 183-200.

Clapperton, C., 1993a. Nature and environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 101: 189-208.

Clapperton, C., 1993b. Quaternary Geology and Geomorphology of South America. Elsevier, Amsterdam.

Contartese, A.L., y Bachmann, A.O., 1985. Distribución geográfica de las Corixidae argentinas (Insecta, Heteroptera). *Physis* 43: 89- 92.

Coope, G.R. y Lemdahl, G., 1995. Regional differences in the Lateglacial climate of northern Europe based on coleopteran analysis. *Journal of Quaternary Science,* 10: 391-395.

Coope, G.R., 2000. The paleoclimatological significance of Late Cenozoic Coleoptera: familiar species in very unfamiliar circumstances. En: Culver, S.J. y Rawson, P.F. (Eds.) *Biotic response to global change: The last 145 million years*, 303-315, Cambridge University Press, Cambridge.

Costa, C., 2003. Estado de conocimiento de los Coleoptera neotropicales. *Boletín de la Sociedad Entomológica Argentina* (Versión Eletronica 32).

Dellacasa, G., y Dellacasa, M., 1997. A new Neotropical species of *Aphodius* sharing large scutellum. *Doriana, supplemento agli Annali del Museo Civico di Storia Naturale "Giacomo Doria"* 7: 1-4.

Doyen, J.T., 1993. Cladistic relationship among Pimeliinae Tenebrionidae (Coleoptera). *Journal of the New York Entomological Society* 101: 443-514.

Duncan, I.J., Titchener, F., y Briggs, D.E.G., 2003. Decay and disarticulation of the cockroach: implications for the preservation of the blattoids of Writhlington (Upper Carboniferous), UK. *Palaios* 18: 256–265.

Edmonds, W.D., 1972. Comparative skeletal morphology, systematic and evolution of the phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 49: 731-874.

Edmonds, W.D., 1994. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a New World genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science* 443: 1-105.

Edmonds, W.D., 2000. Revision of the Neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Heyrovskyana Supplementum* 6: 1-60.

Edmonds, W.D., y J. Zídek., 2004. Revision of the Neotropical dung beetle genus *Oxysternon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana Supplementum* 11: 1-58.

Efremov, I.A., 1940. Taphonomy: a new Branch of paleontology. *Pan-American Geologist,* 74: 81-93.

Elias, S. A., Short, S. K. y Phillips, R. L., 1992. Paleoecology of lateglacial peats from the Bering Land Bridge, Chukchi Sea shelf region, northwestern Alaska. *Quaternary Research* 38: 371–378.

Elias, S.A., 1994. *Quaternary insects and their environments,* 284 pp., Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Elias, S.A., 1997. The Mutual Climatic Range method of palaeoclimate reconstruction based on insects fossils: New applications and interhemispheric comparisons. *Quatenary Sciece Review* 16: 1217-1225.

Elias, S.A., 2006. Quaternary beetle research: the state of the art. *Quaternary Science Reviews* 25: 1731-1737.

Elias, S.A., 2010. Advances in Quaternary Entomology. Developments in Quaternary Sciences, vol. 12, Elsevier, 307p.

Fasano, J., 1991. Geología y geomorfología, Región III, Faro Querandí – Mar de Cobo, provincia de Buenos Aires. *Informe Final para la Evaluación del Recurso Hídrico Subterráneo de la Región Costanera Atlántica de la Provincia de Buenos Aires,* 118 pp., Consejo Federal de Inversiones-Universidad Nacional de Mar del Plata.

Fasano, J., Isla, F. y Schnack, E., 1984. Significado paleoambiental de los depósitos del Pleistoceno tardío de Camet Norte (partido de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina,* 39: 244-250.

Fidalgo, F., de Frencesco, O. y Colado, U., 1973. Geología superficial en las Hojas Castelli, J.M. Cobo y Monasterio (provincia de Buenos Aires). 5° Congreso Geológico Argentino. Actas 4: 27-39.

Flores, G.E., 1997. Revisión de la tribu Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 56: 1–19.

Flores, G.E., 1999. Systematic revision and cladistic analysis of the Neotropical genera *Mitragenius* Solier, *Auladera* Solier and *Patagonogenius* gen. n. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Entomologica scandinavica*, 30: 361–396.

Flores, G.E., y Triplehorn, C.A., 2002. Entomobalia new genus, the first member of Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae) from Brazil. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 104: 602–613.

Flores, G.E., y Vidal, P., 2000. Revalidation and systematic revision of the Chilean genus *Callyntra* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 1052–1075.

Frenguelli, J., 1950. Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. *Laboratorio de Ensayo de Materiales e Investigaciones Tecnológicas,* Serie 2, 33: 1-72.

Frenguelli, J., 1957. Neozoico en Geografía de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos,* 2(3): 1-218.

Fucks, E. y Deschamps, C.M., 2008. Depósitos continentales cuaternarios en el noreste de la provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63: 326-343.

Fucks, E., Pisano, F., Carbonari, J. y Huarte, R., 2012. Aspectos geomorfológicos del sector medio e inferior de la Pampa Deprimida, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 25 (1-2): 107-118.

Garrido, J., Olabarria, C., y Lastra, M., 2008. Colonization of wrack by beetles (Insecta, Coleoptera) on a sandy beach of the atlantic coast. *Vie et Milieu-Life and Environment* 58: 223-232.

Gibernau, M., Barabé, D., Cerdan, P., y Dejean, A., 1999. Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *International Journal of Plant Sciences*, 160: 1135-1143.

Gibernau, M., Barabé, D., y Labat, D., 2000. Flowering and pollination of *Philodendron melinonii* (Araceae) in French Guiana. *Plant Biology*, 2: 331-334.

Gidaspow, T., 1963. The genus *Calosoma* in central America, The Antilles, and South America (Coleoptera, Carabidae). *Bulletin of The American Museum of Natural History,* 124, article 7.

Giganti, H. y Dapoto, G., 1990. Coleópteros de los bosques nativos del Departamento Aluminé (Neuquén-Argentina), *Bosque* 11: 37-44.

González, O.E., y Di Iorio, O.R, 1997. Plantas hospedadoras de Cerambycidae (Coleoptera) en el noroeste de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 44: 167-175.

Graham *et al.*, 1996 (FAUNMAP group). Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuation. *Science* 272: 1601-1606.

Grimaldi, D. y. Engel, M.S., 2005. *Evolution of the insects*, 755 pp., Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.

Gullan, P.J. y Cranston, P.S., 1994. *The insects: An Out Line of Entomology*, 491 pp., Chapman & Hall, London.

Gupta, N.S., Briggs, D.E.G., Collinson, M.E., Evershed, R.P., Michels, R., y Pancost, R.D., 2007. Molecular preservation of plant and insect cuticles from the Oligocene Enspel Formation, Germany: Evidence against derivation of aliphatic polymer from sediment. *Organic Geochemistry* 38: 404–418.

Guzmán de Tomé, M.E., 2005. Clave de las especies de Conoderus Grupo II (Coleoptera: Elateridae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina.* 64: 119-129.

Halffter, G. y Edmonds, W.D., 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Publicaciones del Instituto de Ecología, México D.F.

Hanski, I., 1991. The dung insect community. En: Hanski, I. y Camberfort, Y. (eds) Dung beetles ecology. Princenton, New Jersey, pp. 5- 21.

Harding, I.C., y Chant, L.S., 2000. Self-sedimented diatom mats as agents of exceptional fossil preservation in the Oligocene Florissant lake beds, Colorado, United States. *Geology* 28: 195–198.

Hogan, J.E., 2012. Taxonomy, Systematics and Biogeography of the Scaritinae (Insecta, Coleoptera, Carabidae). PhD Thesis. Oxford Brookes University.

Hoganson, J.W. y Ashworth, A.C., 1992. Fossil beetle evidence for climatic change 18,000 –10,000 years BP in south-central Chile. Quaternary Research 37, 101–116.

Hovore, F., 1998. Estudios ecológicos y taxonómicos de los abejones cerambícidos del Neotrópico. www.ots.ac.cr.docs/new/abejones.html. En línea.

Huang, X., Xu, R., Hawley, M.D., Kramer, K.J., 1997. Model insect cuticle sclerotization: reactions of catecholamine quinones with the nitrogen-centered nucleophiles imidazole and N-acetyldopamine. Bioorg. Chem. 25, 179e202.

Iriondo, M., y Kröhling, D., 1995. El sistema eólico pampeano. *Comunicación del Museo de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"* 5: 1-79.

Jarzembowski, E.A. y Ross, A.J., 1993. Time flies: the geological record of insects. *Geology today,* 9: 218-23.

Johnson, P.J., 2002. Elateridae Leach 1815. En: Arnett, R.H., Thomas, M,C., Skelley, P.E., y Frank, J.H. (eds) American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, volume 2. CRC Press, Gainesville. pp. 160-173.

Kovarik, P.W. y Caterino, M.S., 2001. Histeridae. En: Arnett, R.H. Jr., y Thomas, M.C., (eds) American beetles. Volume 1. Archostemata, Myxophaga, Adephaga, Polyphaga: Staphyliniformia. CRC Press LLC, Boca Raton, pp. 212–227.

Kraglievich, J.L., 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. Provincia de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales,* 1: 1- 8.

Kraglievich, J.L., 1953. La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Revista Mundo Atómico,* 88-98.

Kulzer, H., 1955. Monographie der Scotobiini (Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey* 6: 479–485.

Kulzer, H., 1963. Revision der südamerikanischen Gattung *Nyctelia* Latreille (Coleoptera, Tenebrionidae.) (24 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey* 14: 1–71.

Kuschel, G., 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera. En: Fittkau, J., Kinge, H., Schawake, G.H., y Sioli, H. (eds) Biogeography and Ecology in South America 2: 709–722.

Lawrence, J.F. y Newton, A.F., 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: Pakaluk, J. y Slipinski, S.A. (eds) Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii, Warszawa pp. 559-1092.

MacFadden, B., 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research* 54: 121-131.

Martin, R.E., 1999. *Taphonomy: A Process Aproach*, 508 pp., Cambridge University Press.

Martínez-Delclós, X., Briggs, D.E.G., y Peñalver, E., 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203: 19–64.

Martínez-Delclós, X., y Martinell, J., 1993. Insect taphonomy experiments: Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain. *Kaupia: Darmstader Beitrage zur Naturgeschichte* 2: 133–144.

Martínez, C., 2000. Escarabajos longicórnios (Coleoptera: Cerambycidae) de Colombia. *Biota Colombiana* 1: 76-105.

Martínez, C., 2005. Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia. 546 pp.

Massaferro, J. y Corley, J., 1998. Environmental disturbance and chironomid paleodiversity: 15 kyr BP of history at Lake Mascardi (Patagonia, Argentina). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystem*, 8: 315-323.

Massaferro, J., Ribeiro Guevara, S., Rizzo, A. Y Arribere, M., 2004. Short term environmental changes in Lake Morenito (41_ S, Patagonia, Argentina) from the analysis of subfossil chironomids. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 123–134.

Mazur, S., 1997. A world catalogue of the Histeridae (Coleoptera: Histeroidea). *Biologica Silesiae*, Wrocław, 377 pp.

Mazur, S., 2011. A concise catalogue of the Histeridae (Insecta: Coleoptera). Warzaw University of Life Sciences. SGGW Press, 332 pp.

McCobb, L.M.E., Duncan, I.J., Jarzembowski, E.A., Stankiewicz, B.A., Wills, M.A., y Briggs, D.E.G., 1998, Taphonomy of the insects from the Insect Bed (Bembridge Marls), late Eocene, Isle of Wight, England: *Geological Magazine* 135: 553–563.

McNamara, M.E., Briggs, D.E. y Orr, P.J., Noh, H., y Cao, H., 2012a, The original colours of fossil beetles: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1114–1121.

McNamara, M.E., Briggs, D.E., y Orr, P.J., 2012b. The controls on the preservation of structural color in fossil insects. *Palaios*, 27: 443-454.

McNamara, M.E., Briggs, D.E.G., Orr, P.J., Wedmann, S., Noh, H., y Cao, H., 2011. Fossilized biophotonic nanostructures reveal the original colors of 47- million-year-old moths. *PLoS Biology.* 10.1371/journal. Pbio.1001200. En línea.

Melo, M.C., 2009. Biodiversidad de Heteroptera (Hemiptera) acuáticas y semiacuáticas de la Patagonia argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 68: 177-185.

Minelli, A., 1993. Biological systematics. Chapman & Hall. Londres. 386 pp.

Monteresino, E.M., Zunino, M., 2003. Sobre el comportamiento de la alimentación de Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) .En: Onor,e G., Reyes Castillo, P., y Zunino, M., (eds) Escarabaeidos de Latinoamérica, estado Actual del Conocimiento pp. 75-80.

Morrone, J.J., 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75: 1-6.

Morrone, J.J., 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa,Zaragoza, Spain. Vol. 3, 148 pp.

Morrone, J.J., 2006. Biogeographical areas and transition zones of Latin America and the Caribbean Islands based on pangeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.

Nabel, P., Camilion, M., Machado, G., Spiegelman, A. y Mormeneo, L., 1993. Magneto y litoestratigrafía de los sedimentos pampeanos en los alrededores de la ciudad de Baradero, Provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 48: 193-209.

Nabel, P., Machado, G., y Luna, A., 1990. Criterios diagnósticos en la estratigrafía de los “sedimentos pampeanos” del noreste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. 11o Congreso Geológico Argentino, Actas 2: 121-124.

Nabel, P., Morrás, H., Petersen, N. y Zech, W., 1999. Correlation of magnetic and lithologic features of soils and Quaternary sediments from the Undulating Pampa, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 311-323.

Noriega, J.I., y Areta, J.I., 2005. First record of *Sarcoramphus* Dumeril 1806 (Ciconiiformes: Vulturidae) from the Pleistocene of Buenos Aires province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 73-79.

Norlin, A., 1967. Terrestrial insects in lake surfaces: their availability and importance as fish food. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottingholm* 47: 40–55.

O'Brien, N.R., Meyer, H.W., Reilly, K., Ross, A., y Maguire, S., 2002. Microbial taphonomic processes in the fossilization of insects and plants in the late Eocene Florissant Formation, Colorado. *Rocky Mountain Geology* 37: 1–11.

O'Brien, N.R., Meyer, H.W., y Harding, I.C., 2008. The role of biofilms in fossil preservation, Florissant Formation, Colorado. En: Meyer, H.W., y Smith, D.M. (eds) Paleontology of the Upper Eocene Florissant Formation, Colorado. Geological Society of America Special Papers, pp. 19–31.

Ocampo, F.C., 2004. Food relocation behavior and synopsis of the southern South American genus Glyphoderus Westwood (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Eucraniini). *The Coleopterists Bulletin* 58: 295-305.

Ocampo, F.C., 2005. Revision of the southern South American endemic genus *Anomiopsoides* Blackwelder 1944 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Eucraniini) with description of its food relocation behavior. *Journal of Natural History* 39: 2537-2557.

Ocampo, F.C., 2010. A revision of the Argentinean endemic genus Eucranium Brullé (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) with description of one new species and new synonymies. *Journal of Insect Science* 10:205

Osterrieth, M., 2004. Mineralogía y micromorfología de suelos y paleosuelos de la llanura fluvioeólica bonaerense. Resúmenes del XIX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, 351 pp.

Pardiñas, U.F.J., Tonni, E.P. y Figini, A., 1998. Camet Norte: diversidad faunística próxima al Ultimo Máximo Glacial en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica, Actas* 1: 257-262.

Parker, A.R., Hegedus, Z., y Watts, R.A., 1998. Solar-absorber antireflector on the eye of an Eocene fly (45 Ma). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265: 811–815.

Parker, A.R., y McKenzie, D., 2003. The cause of 50 million-year-old colour. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 151–153.

Pascual, R., Ortega Hinojosa, E., Gondar, D. y Tonni, E.P., 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del Territorio Bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6: 165–193.

Petrulevičius, J.F., 1999. Insectos del Cenozoico de La Argentina. *Revista de La Sociedad Entomológica Argentina* 58: 95-103.

Petrulevičius, J.F., Voglino, D., Galvis Llanos, J.P., Ramírez-Viturro, L.C., Di Iorio, O.R., 2012. Asociaciones de insectos Del Pleistoceno Medio (Cuaternario) Del norte de Buenos Aires, Argentina. En Resúmenes VIII Congr. Arg. Entomol. p. 403.

Ponel, P., 1995. Rissian, Eemian and Würmian Coleoptera assemblages from La Grand Pile (Vosges, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114: 1-41.

Porch, N., y Elias, S.A., 2000. Quaternary beetles: a review and issues for Australian studies. *Australian Journal of Entomology* 39: 1-9.

Prevosti, F., y Palmqvist, P., 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* Mercerat (Mammalia, Carnivora), basado en un nuevo ejemplar del Pleistoceno de Argentina. *Ameghiniana* 38: 375-384.

Prevosti, F.J., Vizcaíno, S.F., 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 407-422.

Prieto, A.R., 1996. Late quaternary vegetational and climatic changes in the Pampa grassland of Argentina. *Quaternary Research* 45: 73-88.

Pryor, M.G.M., 1940. On the hardening of the cuticle of insects. Proc. R. Soc. Lond. B 128, 393e407.

Quattrocchio, M.E., Borromei, A.M., Deschamps, C.M., Grill, S.C., y Zavala, C.A., 2008. Landscape evolution and climate changes in the Late Pleistocene-Holocene, southern Pampa (Argentina): evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary International* 181: 123-138.

Ramírez-Viturro L.C., 2010. Insectos del Pleistoceno tardío de la Formación Santa Clara, provincia de Buenos Aires, Argentina. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, realizados en la ciudad de La Plata, Buenos Aires, Argentina. En resúmenes: 110.

Ramírez-Viturro, L.C., Galvis Llanos, J.P., Voglino, D., Petrulevicius, J.F., 2012. Coleoptera y Formicidae (Insecta) del Pleistoceno Medio del norte de Buenos Aires, Argentina. I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del centro y norte de Argentina.

Ramírez, L. C., Petrulevičius, J. F., 2008. Nuevos hallazgos de insectos del Pleistoceno Superior de Buenos Aires, Argentina. En: Resúmenes VII Congreso Argentino de Entomología. Sección Sistemática p. 237.

Ramírez, L.C. y Alonso, C.P., 2014. *Bradysia aliciae* sp. nov. (Diptera: Sciaridae) del Pleistoceno de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 73: 81-83.

Ratcliffe, B.C., 2003. The Dynastinae scarab beetles of Costa Rica and Panamá. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 16: 1-506.

Ratcliffe, B.C., 2008. More new species of *Cyclocephala* Dejean, 1821 from South America. *The Coleopterists Bulletin*, 62: 221-241.

Ross, A.J., Jarzembowski, E.A. y Brooks, S.J., 2000. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global change. En: Culver, S.J. y Rawson, P.F. (Eds.) *Biotic response to global change: The last 145 million years*, 288-302, Cambridge University Press, Cambridge.

Scampini, E., Osterrieth, M.L., y Martínez, P., 2000. Relación entre propiedades físico-químicas y mesofauna asociada de una bordura en Argiudoles de la Llanura Pampeana. *Neotropica* 44: 3-12.

Scanferla, A., Bonini, R., Pomi, L., Fucks, E., y Molinari, A., 2013. New late pleistocene megafaunal assemblage with well-supported chronology from the Pampas of southern South America. *Quaternary Internactional* 305: 97-103.

Schnack, E.J., Fasano, J.L. e Isla, F.I., 1982. The evolution of Mar Chiquita lagoon coast, Buenos Aires province, Argentina. En Colquhom, D.J. (Ed.) *Holocene Sea Level Fluctuations, Magnitude and Causes,* 143-155. IGCP-INQUA, Columbia.

Smith, A., y Skelley, P., 2007. A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa*. 1458: 1-8.

Smith, D.M., 2000. Beetle taphonomy in a recent ephemeral lake, southeastern Arizona. *Palaios* 15: 152–160.

Smith, D.M., Cook, A., y Nufio, C.R., 2006. How physical characteristics of beetles affect their fossil preservation. *Palaios* 21: 305–310.

Stankiewicz, B.A., Briggs, D.E.G., Evershed, R.P., Flannery, M.B., y Wuttke, M., 1997. Preservation of chitin in 25 million-year-old fossils: *Science* 276: 1541–1543.

Steffan, W.A., 1981. Sciaridae. En: McAlpine, J.F., Peterson, B.V., Shewell, G.E., Teskey, H.J., Vockeroth, J.R., y Wood, D.M. (eds.) Manual of Neartic Diptera, Research Branch Agriculture, Canada, pp. 247-255.

Tanaka, G., Taniguchi, H., Maeda, H., y Nomura, S.I., 2010. Original structural color preserved in an ancient leaf beetle. *Geology* 38: 127–130.

Thoene, J., Smith, D.M., Nufio, C.R., y Meyer, H.W., 2012. Depositional setting and fossil insect preservation: A study of the late Eocene Florissant Formation, Colorado *Palaios* 27, p. 481-488.

Thompson, R.T., 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups. *Journal of. Natural History* 26: 835–891.

Tonello, M.S., Prieto, A.R., 2010. Tendencias climáticas para los pastizales pampeanos durante el Pleistoceno tardío-Holoceno: estimaciones cuantitativas basadas en secuencias polínicas fósiles. *Ameghiniana* 47: 501-514.

Tonni, E.P., Cione, A.L. Y Figini, A.J., 1999a. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 147: 257-281.

Tonni, E.P., Huarte, R.A., Carbonari, J.E., Figini, A.J., 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International* 109-110: 45-48.

Tonni, E.P., Nabel, P., Cione, A.L., Etchichury, M., Tofalo, R., Scillato Yane, G., San Cristobal, J., Carlini, A., y Vargas, D., 1999b. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 273-291.

Vincent, F.V. y Wegst, G.K., 2004. Design and mechanical properties of insect cuticle. *Arthropod Structure & Development* 33: 187-199.

Vizcaíno, S.F., 2000. Vegetation partitioning among Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) armored herbivores in the Pampean region. *Current Research in the Pleistocene* 17: 135-137.

Voglino, D. y Pardiñas, U.F.J., 2005. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos pleistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal. *Ameghiniana* 42: 1-18.

Vukusic, P., y Sambles, J.R., 2003. Photonic structures in biology. *Nature* 424: 852–855.

Wibmer, G.J., y O'Brien, C.W., 1986. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of South America (Coleoptera:

Curculionoidea). Memoirs of the American Entomological Institute 39: 1–563.

Wilson, M.V.H., 1988. Taphonomic processes: information loss and information gain. *Geoscience Canada,* 15 (2): 131-149.

Yélamos, T., 2002. Coleoptera. Histeridae. En: Ramos, M.A. (ed.) Fauna Ibérica. Vol. 17. Museo Nacional de Ciencias Naturales y Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 411 pp.

Young, H.J., 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany*, 73: 931-944.

Zherikin, V.V., 2002, Pattern of insect burial and conservation. En: Rasnitsyn, A.P., y Quicke, L.J. (eds.) History of Insects. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 17–62.