

Cámaras pupales fósiles de coleópteros: el icnogénero *Rebuffoichnus* Roselli

Jorge F. GENISE¹, José H. LAZA², Wilfredo FERNÁNDEZ³ & Jorge FROGONI³

¹CONICET, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Av. Fontana 140 (9100) Trelew, Chubut, Argentina. jgenise@mef.org.ar. ²CONICET, División Icnología, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Av. Angel Gallardo 470 (1405) Buenos Aires, Argentina. ³Museo Municipal "Lucas Roselli", Lucas Roselli 1041 Nueva Palmira, Uruguay

Abstract: Coleopteran fossil pupal chambers: the ichnogenus *Rebuffoichnus* Roselli. The ichnogenus *Rebuffoichnus* was created by Roselli in 1987 to include a single ichnospecies, *R. casamiquelai*. In this contribution, this ichnotaxon is redescribed and compared with similar trace fossils attributed to coleopterans based on the examination of the holotype using computerized tomography and a large series of specimens collected recently from another locality of different age. Differences among *Rebuffoichnus*, *Monesichnus*, *Teisseirei*, and particularly *Fictovichnus*, are analyzed based on the type of wall, chamber fillings, and chamber shape.

Key words: insect trace fossils, Coleoptera, pupal chambers, *Rebuffoichnus*, late Cretaceous-Paleogene.

En 1987, Roselli publicó una contribución en la que describió nueve icnotaxones nuevos atribuidos a trazas fósiles de insectos de la Formación Asencio (Cretácico Superior-Paleógeno) de la República Oriental del Uruguay. En una serie de trabajos recientes, donde se describen con mayor detalle el contexto geográfico y geológico de esta Formación, se han venido revisando algunos de estos icnogéneros (Genise & Bown, 1996; Genise & Laza, 1998; Genise & Hazeldine, 1998 a y b). El objetivo de esta nueva contribución es redescribir uno de los icnogéneros menos conocidos aún, *Rebuffoichnus*. La colección reciente de una larga serie de ejemplares en la Formación Laguna Palacios (Cretácico Superior) de Chubut, Argentina, atribuidos preliminarmente a este icnogénero (Genise *et al.*, 2002), junto con el análisis de la estructura interna del holotipo a través de tomografía computada presentado aquí, permiten actualizar la diagnosis de este icnotaxón a la vez que compararlo con icnogéneros morfológicamente similares como *Teisseirei* Roselli (1938), *Monesichnus* Roselli (1987) y *Fictovichnus* Johnston *et al.* (1996), todos ellos adjudicados a coleópteros.

MARCO GEOLOGICO

La Formación Asencio del Uruguay (Figura 1), de hasta 30 m de espesor y expuesta principalmente en canteras de extracción de ripio en el

oeste de ese país, esta compuesta por una sucesión de paleosuelos apilados desarrollados sobre areniscas de grano fino a medio y altamente ferruginosas (Genise & Bown, 1996). Estos paleosuelos fueron interpretados como oxisoles desarrollados en un ambiente de bosque tropical húmedo (Genise & Bown, 1996; Veroslavsky & Martínez, 1996) y posteriormente como ultisoles sobre la base de su micromorfología por González (1999). A su vez, el ambiente fue reinterpretado como de vegetación mas abierta, posiblemente savanas o praderas, sobre la base de la estructura paleoedáfica y la icnofauna dominante (González *et al.*, 1998), ambientes compatibles con la icnofacies de *Coprinisphaera* (Genise *et al.*, 2000). La Formación Asencio contiene una de las icnofaunas de insectos más diversificada, mejor preservada y abundante hasta hoy conocidas. La preservación de las trazas fósiles fue favorecida por procesos diagenéticos que incluyeron silicificación, ferrificación y cementación carbonática, los que permitieron que se mantuvieran detalles morfológicos de las trazas (Genise & Bown, 1996). La edad de esta Formación ha sido motivo de discusión y aún se mantiene la incertidumbre, siendo asignada tradicionalmente al Cretácico tardío-Paleógeno por su posición estratigráfica (p. ej. Genise & Bown, 1996; Veroslavsky & Martínez, 1996). Recientemente Pazos *et al.* (1998, 2002) reconocieron una paleosuperficie de carácter regional entre sus dos

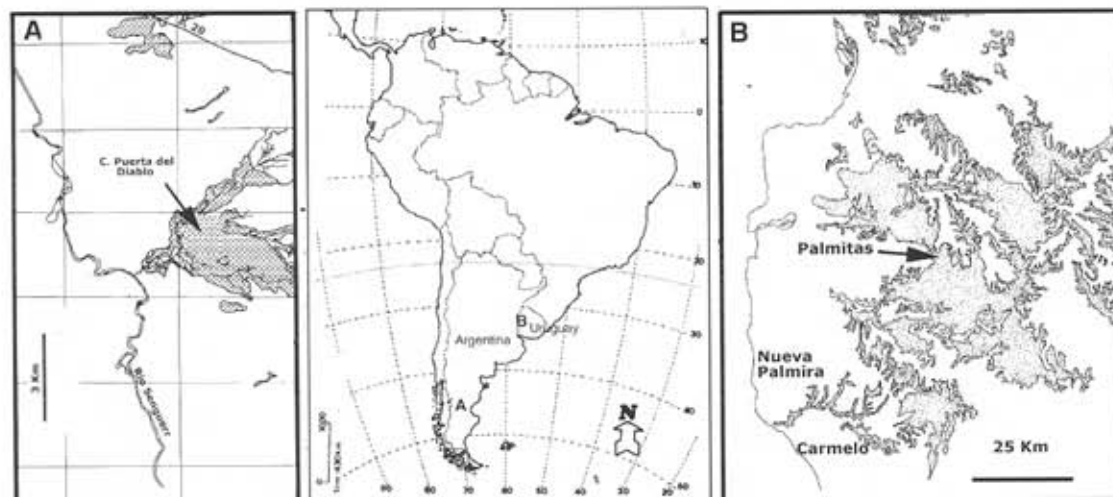


Fig. 1. Ubicación geográfica de las localidades con *Rebuffoichnus casamiquelai* en (A) la Formación Asencio (Uruguay) y en (B) la Formación Laguna Palacios (Chubut, Argentina). Las áreas sombreadas corresponden a los afloramientos de dichas formaciones en las áreas de estudio.

miembros originales, el inferior, Yapeyú, conteniendo restos de dinosaurios y el superior, del Palacio, conteniendo exclusivamente los nidos de insectos. Estos autores incluyen al Miembro Yapeyú en la subyacente Formación Mercedes de probable edad campaniana-maastrichtiana y restringen la Formación Asencio al Miembro del Palacio donde se encuentran los nidos fósiles, asignándole una probable edad paleógena. La diversidad de su icnofauna, entre la que se destacan los icnogéneros *Coprinisphaera*, *Teisseirei*, y *Palmiraichnus* se corresponde más con aquellas descritas de depósitos terciarios (p. ej. Laza, 1986; Genise *et al.*, 2000; Bellosi *et al.*, 2001) que cretácicos (Genise *et al.*, 2002) sugiriendo también una edad paleógena. La Formación Asencio está cubierta por la Formación Fray Bentos de edad oligocena, lo que acotaría la edad de la primera al Paleoceno o Eoceno. La cantidad y diversidad de nidos de escarabajos coprófagos en la Formación Asencio (Genise, 1999) indicaría una gran disponibilidad de excrementos de herbívoros, los que a su vez, alcanzaron una mayor diversificación y abundancia durante el Eoceno (Marshall & Cifelli, 1990; Pascual *et al.*, 1996), sugiriendo que la Formación Asencio podría corresponderse con ese período mas que con el Paleoceno.

La Formación Laguna Palacios (Santoniano-Maastrichtiano) alcanza 300 metros de espesor en la localidad de Cañadón Puerta del Diablo, de donde proviene el material (Figura 1). Pertenece al Grupo Chubut y se compone de tobas, tufitas, areniscas, conglomerados y escasos flujos piroclásticos (Sciutto, 1981, 1999; Genise *et al.*, 2002;

Bellosi & Sciutto, 2002). Las trazas fósiles descritas aquí fueron halladas en el miembro superior, en una sucesión de paleosuelos de 2 metros de espesor, que muestra horizontes iluviales y eluviales apilados, desarrollados sobre tobas originadas en lluvias de cenizas. Los paleosuelos fueron interpretados como alfisoles/molisoles desarrollados bajo un clima subhúmedo a semiárido y estacional, con paisajes dominados por vegetación herbácea y escasos árboles (Genise *et al.*, 2002).

ICNOTAXONOMÍA

Rebuffoichnus Roselli, 1987

Figuras 2 A-B, 3 A-D

1925. "Calcareous insect puparia" Lea, p. 35.
 1987. *Rebuffoichnus* Roselli, p. 24.
 1998. *Rebuffoichnus*: Genise y Laza, p. 213.
 2002. *Rebuffoichnus*: Genise *et al.*, p. 230.

ICnoespecie tipo. *Rebuffoichnus casamiquelai* Roselli 1987.

Etimología. Roselli dedicó este icnogénero al paleontólogo Bautista Rebuffo, quien encontró el primer ejemplar, actualmente el holotipo.

Diagnosis. Estructuras sub-ovoides a sub-cilíndricas compuestas de una pared construida cuya superficie externa es rugosa e irregular, mientras que la interna es lisa o muestra una microescultura tenue. La cámara interior es ovoide, tiene sección transversal circular, y puede estar conectada con el exterior a través de un agujero circular.

Rebuffoichnus casamiquelai Roselli,
1987
(Figs. 2 A-B, 3 A-D)

1987. *Rebuffoichnus casamiquelai* Roselli, p. 24
1996. *Fictovichnus isp* Johnston et al, p. 522.
1999. *Rebuffoichnus casamiquelai*: Genise et al,
p. 29.
2002. *Rebuffoichnus casamiquelai*: Genise et al,
p. 230.

Etimología. Roselli dedicó esta icnoespecie al icnólogo argentino Rodolfo Casamiquela.

Holotipo. Un ejemplar rotulado 703 y depositado en la colección del Museo Francisco Lucas Roselli (MFLR 703), en la ciudad de Nueva Palmira, Uruguay. Este ejemplar fue descrito e ilustrado por Roselli (1987, figura 4).

Paratipo. Un ejemplar rotulado 703a, depositado en la misma colección del holotipo e ilustrado por Roselli (1987, figura 4a) (MFLR 703a).

Material examinado. Una muestra de 122 ejemplares de la Formación Laguna Palacios (Cretácico Superior) expuesta en el Cañadón Puerta del Diablo, Departamento de Sarmiento, Chubut, Argentina, coleccionados en 1999 por dos de nosotros (JFG, JHL) y depositados en la Colección de Icnología de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Comodoro Rivadavia, Chubut (UNPSJB-IC 14, 15, 16, 17 y 18; 45 ejemplares); Museo Desiderio Torres, Sarmiento, Chubut, (MDT 453 a 477; 24 ejemplares); Museo Argentino de Ciencias Naturales, Laboratorio de Icnología, Buenos Aires (MACN-LI 1181 a 1233; 53 ejemplares). Otros dos ejemplares examinados provienen de la misma localidad del holotipo (MACN-LI 1335 y 1336).

Procedencia y edad. El holotipo proviene de afloramientos de la Formación Asencio (Cretácico Superior-Paleógeno) de la localidad de Palmitas, República Oriental del Uruguay (Figura 1). El paratipo proviene de la misma formación, de la localidad de Cerro Carmelo (Figura 1). El material de la Argentina, proviene del miembro superior de la Formación Laguna Palacios (Santoniano-Maastrichtiano) en la localidad de Cañadón Puerta del Diablo, Departamento de Sarmiento, provincia del Chubut, Argentina (Figura 1).

Diagnosis. Siendo la única icnoespecie conocida, la diagnosis es la misma que para el icnogénero.

Descripción. En la localidad tipo los escasos ejemplares de *Rebuffoichnus casamiquelai* conocidos se presentan como estructuras discretas y sueltas en el piso de las canteras donde la Formación Asencio queda expuesta. Es una de las trazas fósiles menos abundantes de todas las descriptas

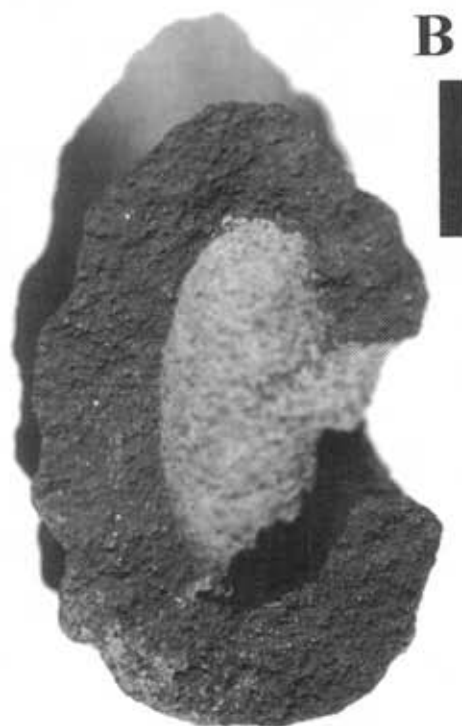
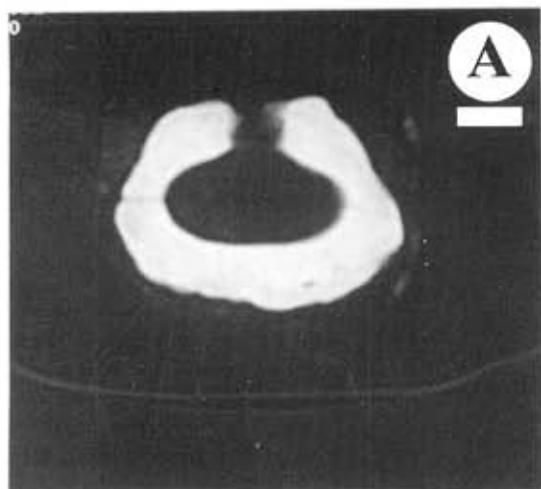


Fig. 2. *Rebuffoichnus casamiquelai* de la Formación Asencio mostrando la cámara interna y el agujero de emergencia. A, tomografía del holotipo (MFLR 703); B, ejemplar roto (MACN-LI 1335). Escalas: 1 cm.

por Roselli (1938, 1987). Externamente no muestra caracteres muy conspicuos: la forma es subovoide a sub-cilíndrica e irregular, y la superficie externa es rugosa. Es así, que los ejemplares sin

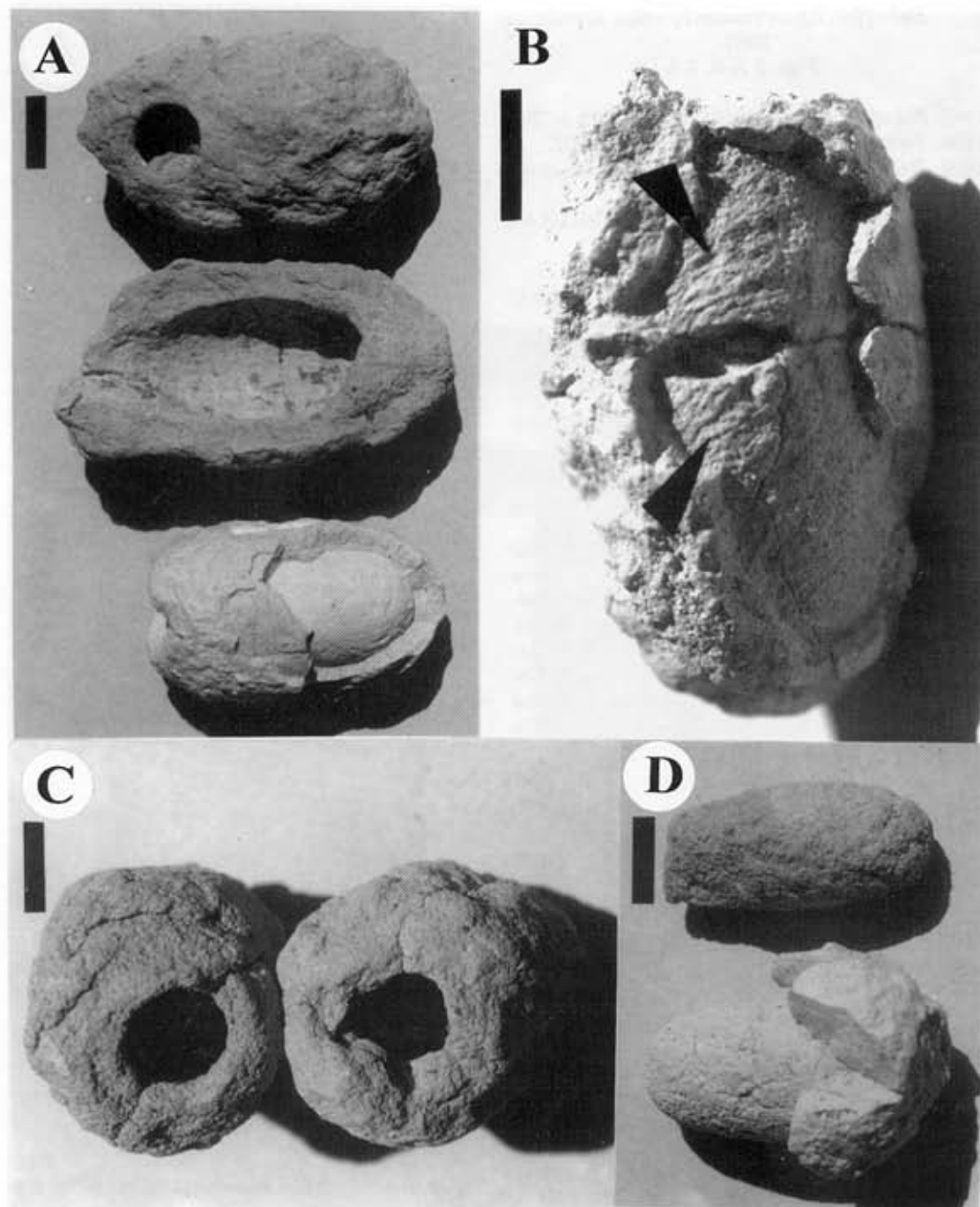


Fig. 3. *Rebuffoichnus casamiquelai* de la Formación Laguna Palacios. A, tres ejemplares mostrando diferentes aspectos generales; B, los triángulos negros muestran la microescultura impresa en el relleno de la cámara, C, agujeros de emergencia circulares; D, rellenos pasivos de las cámaras. Escalas: 1 cm.

el agujero de emergencia pueden ser confundidos fácilmente con terrones removidos del paleosuelo. Los agujeros de los ejemplares tipo y aquellos provenientes del Chubut, son circulares, y miden

entre 7 mm y 9 mm de diámetro (Figura 3 A, C). En sección transversal la cámara es circular. El holotipo fue re-examinado con tomografía computada (Figura 2 A), técnica que Genise & Cladera

(1995) propusieron para casos como éste, en los que no conviene utilizar cortes u otras técnicas mecánicas que alteren la estructura original de los ejemplares. La imagen de su interior reveló que la cavidad es ovoide (Figura 2 A) y se encuentra en conexión con el agujero externo, por lo que, en combinación con el resto de los caracteres, es posible asignar definitivamente el material de la Formación Laguna Palacios (Figura 3 A, D) a esta icnoespecie.

El material de la Patagonia fue descrito preliminarmente por Genise et al. (2002). Estas trazas fósiles se presentan *in situ* en paleosuelos apilados o como estructuras discretas y sueltas dispersas sobre el suelo del cañadón donde aflora la Formación Laguna Palacios. Se encuentran en posiciones que van desde horizontales a verticales, junto con otras trazas fósiles de invertebrados como *Skolithos*, *Beaconites*, *Taenidium* y trazas de raíces. La longitud externa media de los ejemplares completos, es de 41.5 mm (N = 17) y la media del diámetro externo máximo es de 24.6 mm (N = 100). Los ejemplares rotos muestran que internamente, se presenta una cámara ovoide y vacía, o rellena pasivamente, con paredes lisas, una longitud media de 30.2 mm (N = 42) y un diámetro máximo de 15.2 mm (N = 80) (Figura 3 A, D). Un ejemplar muestra una microescultura compuesta por una estriación tenue, impresa sobre el relleno de la cámara (Figura 3 B), mientras que otros muestran la misma microescultura impresa sobre la pared interna de la cámara.

DISCUSION

Genise et al. (1999, 2002) habían propuesto la asignación preliminar de las trazas fósiles adjudicadas a cámaras pupales de coleópteros de la Formación Laguna Palacios al icnogénero *Rebuffoichnus* Roselli. Sin embargo, restaba estudiar la morfología interna del holotipo y compararla con la del nuevo material para establecer la asignación formal hecha aquí. La atribución del material de la Patagonia a este icnogénero permitió, a la vez, contar con una larga serie de materiales con los que confirmar la propuesta icnotaxonómica de Roselli (1987) quien consideró a estas estructuras en un icnogénero distinto y no como variantes morfológicas de *Monesichnus* o *Teisseirei*. También permitió convalidar el icnogénero *Fictovichnus* Johnston et al. (1996) descrito posteriormente a *Rebuffoichnus* con el que no había sido comparado originalmente.

La separación del icnogénero *Rebuffoichnus* de otros tres similares adjudicados también a coleópteros está basada principalmente sobre dos icnotaxobases de amplio uso en icnología: la mor-

fología de la pared y el relleno de la traza (Bromley, 1990). Este autor reconoce, entre otros, dos tipos de pared que son los más frecuentes en nidos fósiles de insectos, la pared tapizada y la pared construida. Ambas surgen como consecuencia de que muchos insectos necesitan paredes muy elaboradas para mantener condiciones precisas de temperatura y humedad dentro de las cámaras pupales y/o de cría (p. ej. Michener, 1979; Halffter & Edmonds, 1982; Grassé, 1984). Para tapizar las paredes de las cámaras los insectos agregan secreciones y/o material fino del suelo que a modo de revoque agregan a la superficie interna, la cual alisan utilizando distintas partes del cuerpo (p. ej. Genise & Poiré, 2000). Aún cuando la cámara sea posteriormente rellena, este tapiz marcará en la potencial traza fósil, hacia dentro de la cámara, una clara discontinuidad entre el relleno y la pared, mientras que hacia afuera mostrará una fusión gradual con la roca de caja. Estas características de las paredes tapizadas producen trazas fósiles preservadas como cámaras vacías o rellenas en el paleosuelo *in situ*, o cuando se encuentran removidas, como moldes internos de las cámaras con superficies lisas. Este es el caso de las icnoespecies nominadas del icnogénero *Fictovichnus*, *F. gobiensis* y *F. parvus* (Johnston et al., 1996), atribuido al igual que *Rebuffoichnus* a cámaras pupales de insectos. Por el contrario, en una pared construida, los insectos construyen la pared de la cámara a partir de pellets de material de suelo y/o agua y/o secreciones que usan a la manera de ladrillos, aplicándolos contra la superficie de la cámara previamente excavada (p. ej. Hazeldine, 1997). El insecto interactúa con ambas superficies de la pared, la interna y la externa, ya que no se trata sólo de un simple revestimiento, en cuyo caso ambas superficies muestran discontinuidades respectivamente con el potencial relleno, la interna, y con la roca de caja la externa. En estos casos, las trazas con paredes construidas se preservan también como cámaras vacías o rellenas en el paleosuelo *in situ*; o removidas, como moldes internos de las cámaras con superficies lisas si perdieron la pared construida (Figura 3 D, superior). Pero además, a diferencia de las que sólo presentan paredes tapizadas, pueden preservarse icnofósiles con su estructura completa, ya que la pared construida admite su remoción total del paleosuelo, como en el caso de *Rebuffoichnus*. Esta importante diferencia morfológica separa claramente *Rebuffoichnus* Roselli (1987), con pared construida, de *Fictovichnus* Johnston et al. (1996) cuyas icnoespecies nominadas se preservan como moldes internos de cámaras originalmente tapizadas. Johnston et al. (1996) asignaron a una icnoespecie innominada

de *Fictovichnus*, algunas de las trazas fósiles descritas por Lea (1925) del Cuaternario de Australia. Sin embargo, los ejemplares de Australia poseen pared construida, y además muestran aspecto general y agujero de emergencia similares a los de *Rebuffoichnus casamiquelai*. Por eso aquí se consideran a los ejemplares australianos como pertenecientes a esta última icnoespecie y se los excluye de *Fictovichnus*.

Rebuffoichnus difiere de otro icnogénero de forma ovoide, como *Monesichnus*, por la ausencia de un relleno activo y la presencia de un agujero circular en su pared. El relleno es otra de las icnotaxobases más significativas para la nomenclatura de trazas fósiles (Bromley, 1990). Particularmente importante es la distinción entre rellenos pasivos, y activos, estos últimos incluidos en las trazas por sus propios productores frecuentemente en la forma de pellets fecales, retrolenos o provisiones de nidos. *Monesichnus* es muy similar a *Rebuffoichnus* por la presencia de una pared construida y su forma ovoide, sin embargo en el primer caso las trazas poseen un relleno meniscado, interpretado como el registro de las provisiones originales de las masas de cría de escarabajos coprófagos (Genise & Laza, 1998). Mientras que en el último, el abundante material hallado en la Patagonia permite confirmar que las cámaras siempre se encuentran vacías o con rellenos pasivos, indicando que estas estructuras nunca contuvieron provisiones, por lo cual pueden ser interpretadas como cámaras pupales (Genise *et al.*, 2002) a diferencia de la interpretación original de Roselli (1987), quien creía que también se trataba de masas de cría. Además, en ningún caso *Monesichnus* posee un agujero de emergencia.

La interpretación de estas estructuras se basa también sobre el material del Cuaternario de Australia descrito por Lea (1925), quien encontró que en algunas de las cámaras se había preservado su constructor, un curculiónido (Coleoptera) adulto que no había llegado a emerger, lo cual permitió a este autor no solamente identificar al productor de la traza, sino también interpretarlas como cámaras pupales. Genise *et al.* (2002) revisaron los datos neoiológicos de cámaras pupales de coleópteros sugiriendo como criterio adicional que los agujeros circulares en el material de la Patagonia, compatibles con agujeros de emergencia de adultos, corresponderían al contorno circular de los curculiónidos en sección transversal, mas que al contorno deprimido de otros coleópteros que construyen cámaras similares. Este criterio se extendería entonces a todas las trazas fósiles adjudicadas al icnogénero *Rebuffoichnus*. Finalmente, el icnogénero *Teisseirei*

Roselli, también adjudicado a cámaras pupales de coleópteros (Genise, 1999) carece de relleno activo y tiene contorno transversal deprimido, caracteres que lo diferencian claramente de *Rebuffoichnus*.

La propuesta edad eocena de la Formación Asencio, acota la antigüedad de sus trazas fósiles de insectos, excluyéndolas del elenco paleoicnológico del Cretácico, con la única excepción entonces de *Rebuffoichnus* que extiende su registro desde el Cretácico Superior hasta el Pleistoceno.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Pablo Pazos por sus comentarios sobre la Formación Asencio. Esta contribución fue financiada parcialmente por un subsidio al primer autor del CONICET (PIP 717/98).

BIBLIOGRAFIA

- Belloso, E.S., J.H. Laza & M.G. González. 2001. Icnofaunas en paleosuelos de la Formación Sarmiento (Eoceno-Mioceno), Patagonia Central. *Resúmenes de la IV Reunión Argentina de Icnología y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur*, Tucumán. p. 31.
- Belloso, E.S. & J.C. Sciutto. 2002. Laguna Palacios Formation (San Jorge Basin, Argentina): an Upper Cretaceous loess-paleosol sequence from Central Patagonia. *Resúmenes de la IX Reunión Argentina de Sedimentología*, Córdoba. p.15.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace Fossils*. Unwin Hyman, London. 280 p.
- Genise, J.F. 1999. Paleoicnología de Insectos. *Rev. Soc. Ent. Arg.* 58 (1-2): 104-116.
- Genise, J.F. & G. Cladera. 1995. Application of computerized tomography for studying insect traces. *Ichnos* 4: 77-81.
- Genise, J.F. & T.M. Bown 1996. Uruguay Roselli and *Rosellichnus* n. ichnogen. two ichnogenera for cluster of fossil bee cells. *Ichnos* 4: 199-217.
- Genise, J.F. & J.H. Laza. 1998. *Monesichnus ameghinoi* Roselli: a complex insect trace fossil produced by two distinct trace makers. *Ichnos* 5: 213-223.
- Genise, J.F. & P.L. Hazeldine. 1998 a. 3D-reconstruction of insect trace fossils: *Ellipsoideichnus meyeri* Roselli. *Ichnos* 5: 167-175.
- 1998 b. The ichnogenus *Palmiraichnus* Roselli for fossil bee cells. *Ichnos* 6: 151-166.
- Genise, J.F., J.C. Sciutto, J.H. Laza, M.G. González, & E. Belloso. 1999. Fossil bee nests and coleopteran pupal chambers from the Laguna Palacios Formation (Late Campanian-Maastrichtian) from Central Patagonia. *Abstracts of the VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems* (Buenos Aires, 1999). pp. 28-29.
- 2002. Fossil bee nests, coleopteran pupal chambers and tuffaceous palaeosols from the Late Cretaceous Laguna Palacios Formation, Central Patagonia (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 177: 215-235.

- Genise, J.F., M.G. Mángano, L.A. Buatois, J.H. Laza, & M. Verde. 2000. Insect trace fossil associations in paleosols: The *Coprinsphaera* ichnofacies. *Palaos* 15: 49-64.
- Genise, J.F. & D.G. Poiré. 2000. Fluidization in insect constructions in soils. *Ichnos* 7: 127-134.
- González, M.G. 1999. Los paleosuelos de la Formación Laguna Palacios (Cretácico Superior) de Patagonia y la Formación Asencio (Cretácico Superior-Terciario Inferior) de Uruguay. *Boletim do 5º Simposio sobre o Cretáceo do Brasil*: 65-70.
- González, M., O.R. Tófaló & P. Pazos 1998. Icnología y paleosuelos del Miembro del Palacio de la Formación Asencio (Cretácico Superior-Terciario Inferior) del Uruguay. *Actas del II Congreso Uruguayo de Geología*. pp. 38-42.
- Grassé, P. 1984. *Termitología*. Tome II. Masson Ed. Paris. 613 p.
- Halfpeter, G. & W.D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles. An ecological and evolutive approach. *Publicaciones del Instituto de Ecología de México* 10: 1-176.
- Hazeldine, P.L. 1997. Comportamiento de nidificación de cuatro especies de *Ptilothrix* Smith (Apidae, Emphorini). *Physis* 54: 27-41.
- Johnston, P.A., D.A. Eberth, & P.K. Anderson. 1996. Alleged vertebrate eggs from Upper Cretaceous redbeds, Gobi Desert, are fossil insect (Coleoptera) pupal chambers: *Fictovichnus* new ichnogenus. *Canadian J. Earth Sci.* 33: 511-525.
- Laza, J.H. 1986. Icnofósiles de paleosuelos del Cenozoico mamífero de Argentina. I Paleógeno. *Bol. Asoc. Paleontol. Arg.* 15:19.
- Lea, A.M. 1925. Notes on some calcareous insect puparia. *Records South Australian Mus.* 3: 35-36.
- Marshall, L.G. & R.L. Cifelli. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Paleovertebrata* 19: 169-210.
- Michener, C.D. 1979. Biogeography of the bees. *Ann. Missouri Bot. Garden* 66: 277-347.
- Pascual, R., E. Ortiz Jaureguizar & J.L. Prado. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchner Geowissenschaft. Abhandl. (Reihe A)* 30: 265-319.
- Pazos, P.J., O.R. Tófaló, & M.G. González., 1998. La paleosuperficie Yapeyú: significado estratigráfico y paleoambiental en la evolución del Cretácico Superior del Uruguay. *Actas del II Congreso Uruguayo de Geología*. pp. 59-63.
- Pazos, P.J., O.R. Tófaló & L. Sanchez-Bettucci. 2002. El Neocretácico-Terciario de la cuenca Chacoparanaense en el Uruguay: aspectos estratigráficos y paleoambientales. *Resúmenes de la IX Reunión Argentina de Sedimentología, Córdoba*. p. 34.
- Roselli, F.L. 1938. Apuntes de geología y paleontología uruguaya. Sobre insectos del Cretácico del Uruguay o descubrimiento de admirables instintos constructivos de esa época. *Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales -Kraglievich-Fontana-* 1: 72-102.
- Roselli, F.L. 1987. Palaeoicnología: nidos de insectos fósiles de la cobertura Mesozoica del Uruguay. *Publicaciones del Museo Municipal de Nueva Palmira* 1(1): 1-56.
- Sciutto, J.C. 1981. Geología del Codo del Río Senguerr, Chubut, Argentina. *Actas del VIII Congreso Geológico Argentino*, 3: 203-219.
- 1999. El Grupo Chubut al oeste de la Sierra de San Bernardo, provincia de Chubut. *Actas del XIV Congreso Geológico Argentino* 1: 452-455.
- Veroslavsky, G. & S. Martínez. 1996. Registros no depositacionales del Paleoceno-Eoceno del Uruguay: nuevo enfoque para viejos problemas. *Revista de la Universidade Guarulhos, (Serie Geociencias)* 1(3): 32-41.

Recibido: 21-VI-2002

Aceptado: 31-X-2002