

DISTRIBUCIÓN, MORFOLOGÍA Y TAMAÑO DE INCLUSIONES ASOCIADAS A LOS FLUJOS DE RESINA EN EL ÁMBAR CRETÁCICO DE EL SOPLAO (CANTABRIA)

R.P. Lozano¹, E. Barrón¹, E. Peñalver¹, A. Rodrigo¹ y J.L. Viejo²

¹Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España, Ríos Rosas 23, Madrid 28003.
r.lozano@igme.es

²Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid, C/ Darwin, 2, 28049 Madrid.

Palabras claves: Cretácico, Albiense, ámbar, inclusión, bandeado.

INTRODUCCIÓN

El ámbar es resina fosilizada producida por árboles. Se encuentra en el registro geológico desde el Carbonífero hasta tiempos pre-Cuaternarios (Labandeira, 2014). La secreción pegajosa que fue la resina atrapó una amplia gama de elementos que formaban parte de los antiguos bosques (Penney y Green, 2010). Hasta ahora, la atención de los investigadores se ha centrado principalmente en las bioinclusiones, debido a la excepcional conservación de animales y vegetales incluidos en el ámbar. Su estudio proporciona valiosa información taxonómica (por ejemplo: Arillo *et al.*, 2015), datos relacionados con las interacciones entre diferentes especies (Arillo, 2007) e información ecológica con repercusión paleogeográfica (Martínez-Delclòs *et al.*, 2004). Sin embargo, apenas existen datos sobre las inclusiones asociadas a los flujos de resina original y sólo se han utilizado algunas bifásicas (burbujas de gas y líquido) para obtener información paleoambiental, aunque aún se debate sobre la preservación de la señal química original de estas inclusiones (Berner y Landis, 1988; Cerling, 1989).

En el yacimiento de El Soplao (Cantabria), de edad Albiense, resulta común encontrar piezas de ámbar con alternancias entre bandas onduladas de color marrón oscuro y bandas amarillas mucho más claras. Este bandeado es inexistente o muy sutil en pequeños ejemplares con forma de "estalactita" pero es muy evidente en grandes especímenes de forma arriñonada. En este trabajo hemos examinado detalladamente las bandas oscuras de varios ejemplares arriñonados de este yacimiento. El color oscuro de éstas se debe a la acumulación de inclusiones marrones con aspecto vacuolar, reconocidas en ámbar de diferentes partes del mundo (Girard *et al.*, 2011). En realidad, las supuestas vacuolas son gotas de ámbar rodeadas y aglutinadas por una sustancia oscura. El objetivo de este trabajo se centra en caracterizar las bandas oscuras del ámbar con forma de riñón, describiéndose la morfología, tamaño y distribución de las inclusiones de aspecto vacuolar.

LA INVESTIGACIÓN EN EL YACIMIENTO DE EL SOPLAO

El depósito de ámbar de El Soplao se encuentra cerca del pueblo de Rábago, en el territorio de El

Soplao (Cantabria). El yacimiento fue descubierto en la cuneta de la carretera de acceso a la cueva turística de El Soplao, donde aflora una unidad siliciolástica del Albiense (Najarro *et al.*, 2009). La abundancia de ámbar en este depósito es muy grande en relación a otros yacimientos de ámbar españoles (Najarro *et al.*, 2010). La mayor parte se encuentra formando grandes masas de morfología arriñonada (hasta 25 cm en su longitud máxima) y sólo una pequeña parte tiene forma "estalactítica".

Hasta el momento, en los ejemplares arriñonados no se han encontrado bioinclusiones vegetales ni animales, por lo que se han utilizado para estudiar la composición química del ámbar (Menor-Salván *et al.*, 2009, 2010, 2016) y sus propiedades físicas (Pérez-Castañeda *et al.*, 2014).

Por otra parte, los ejemplares de morfología estalactítica generalmente contienen bioinclusiones de artrópodos (Najarro *et al.*, 2010). A partir de este registro, los siguientes taxones han sido intensamente estudiados desde el punto de vista paleoentomológico: dípteros (Pérez-de la Fuente *et al.*, 2011; Arillo *et al.*, 2015, 2018; Lukashevich y Arillo, 2016), himenópteros (Peñalver *et al.*, 2010; Ortega Blanco *et al.*, 2010a, 2010b; Pérez-de la Fuente *et al.*, 2012), rafidiópteros (Pérez-de la Fuente *et al.*, 2010, 2012), coleópteros (Peris *et al.*, 2014), arañas (Saupe *et al.*, 2011; Pérez-de la Fuente *et al.*, 2013) y ácaros (Arillo *et al.*, 2016). Algunos de los trabajos más recientes se centran en procesos ecológicos sucedidos en el Cretácico, como la polinización (Peñalver *et al.*, 2015; Peris *et al.*, 2017), el camuflaje (Pérez-de la Fuente *et al.*, 2015), el parasitismo (Arillo *et al.*, 2018) o el consumo de resina por parte de hongos resinícolas (Speranza *et al.*, 2015).

METODOLOGÍA

Para observar el contraste de coloración del bandeado es necesario que los ejemplares sean gruesos, lo que permite que la interacción con la luz muestre claramente estas diferencias cromáticas. Para ello, hemos tallado varios cabujones a partir de fragmentos de ámbar con morfología arriñonada, similares al que se muestra en la Fig. 1 (A-C), utilizando una máquina para preparar materiales gemológicos (CAB KING - 6V3). Por otra parte, el estudio detallado del bandeado de color y las inclusiones de aspecto vacuolar requiere que las muestras sean lo suficientemente delgadas para que penetre la luz. Tras seleccionar con lupa binocular los fragmentos de interés (20 muestras), los hemos embutido en resina epoxi (Epotek 301) para consolidarlos e impedir su fracturación durante los siguientes pasos del proceso. Una vez cortados, hemos obtenido planos regulares con carburo de silicio (grano 1000; partículas de ~ 5 µm) para fijar la muestra en un portaobjetos de vidrio con cianocrilato. Tras el curado del pegamento, cortamos el sobrante y volvemos a rebajar con carburo de silicio hasta llegar al grosor definitivo, momento en el cual pulimos manualmente la superficie con pasta dentífrica aplicada sobre un paño. En los cortes hemos empleado una sierra REMET Micromet Evolution, con disco de acero bronceado con diamante (300 m de grosor). En el estudio petrográfico hemos usado un microscopio LEICA DMLP. Para ampliar la profundidad de campo en las fotografías de inclusiones individuales, hemos apilado 5 o 6 imágenes con el software Helicon Focus.

DISTRIBUCIÓN, MORFOLOGÍA Y TAMAÑO DE LAS INCLUSIONES

El ámbar de El Soplao muestra un intenso color púrpura bajo la luz natural (Fig. 1 A) pero bajo la luz artificial su tono es amarillo o marrón (Fig. 1 B). Esta peculiaridad cromática es debida a la fluorescencia azulada que emite el ámbar bajo la luz ultravioleta de onda larga (Fig. 1 C), debido a la presencia

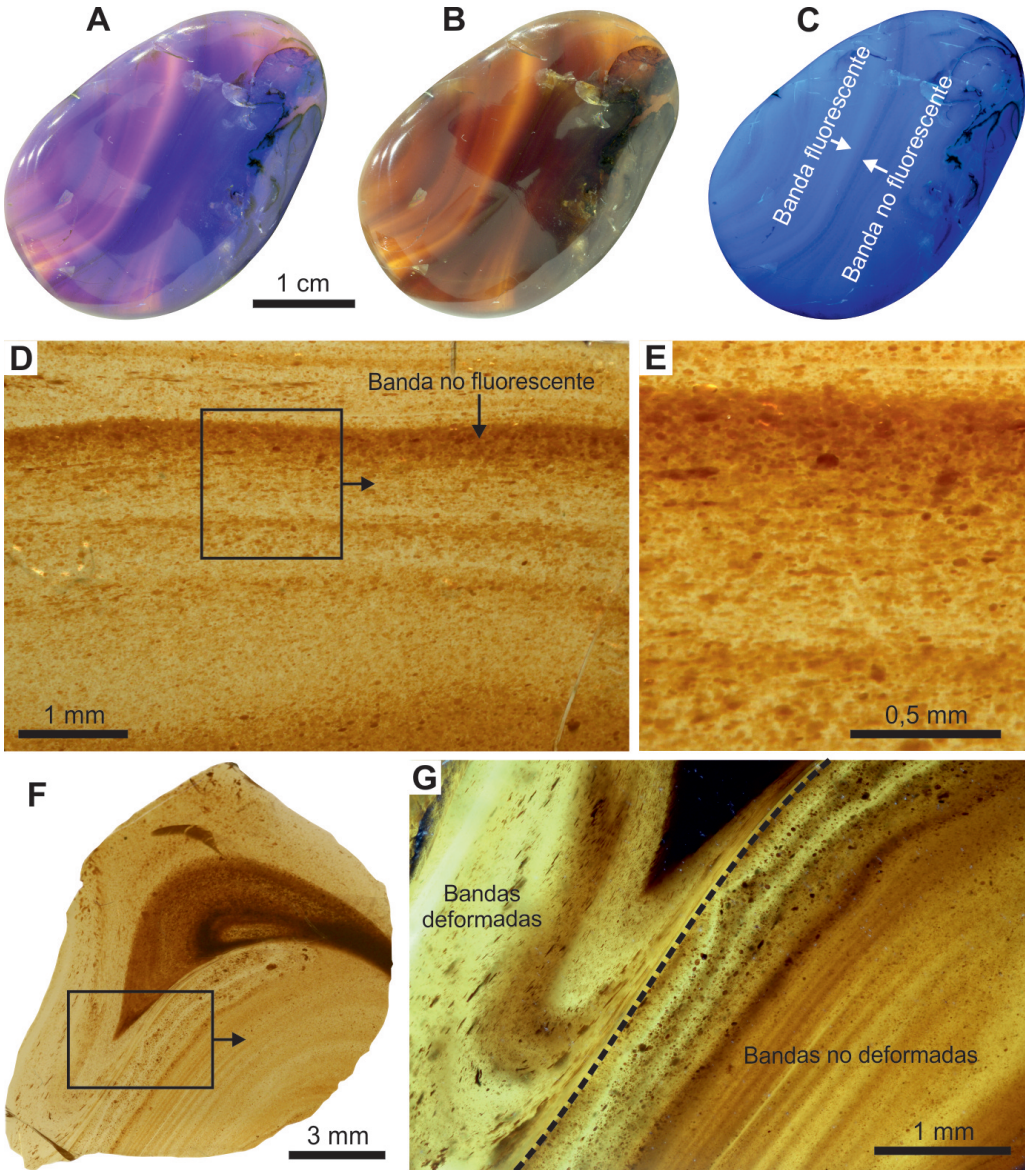


Figura 1. ABC: ejemplar pulimentado (cabujón) de ámbar azul de El Soplao visto bajo la luz natural (A), con luz artificial (B) y con luz ultravioleta de onda larga (C). D: alternancia de bandas oscuras y claras. E: detalle de una de las bandas oscuras donde se aprecia la acumulación de inclusiones oscuras. F-G: ejemplar con sectores muy deformados (izquierda) y sectores sin deformación (derecha). Nótese el contacto neto entre ambos sectores.

de derivados del azuleno (Menor-Salván *et al.*, 2009). Un efecto óptico similar se encuentra en el conocido como ámbar "azul", procedente de yacimientos cenozoicos de la República Dominicana y Rusia.

En estos dos ámbares, la molécula que produce la fluorescencia azul es el perileno (Bellani *et al.*, 2005; Chekryzhov *et al.*, 2014).

En el ámbar de El Soplao, la alternancia entre capas claras y oscuras es evidente no sólo con luz natural (Fig. 1 A) o artificial (Fig. 1 B) sino también bajo la luz ultravioleta de onda larga (Fig. 1 C). Las capas más oscuras están formadas por una alta densidad de inclusiones oscuras que no son fluorescentes bajo la luz ultravioleta. Por este motivo, las bandas oscuras son poco fluorescentes (menos fluorescentes cuanto mayor sea la densidad de inclusiones; Fig. 1 D, E) mientras que las bandas claras lo son mucho más (Fig. 1 C).

El grosor de las bandas varía entre 300 μm y 1 cm, aunque algunas se replegaron sobre sí mismas, doblando su grosor (Fig. 1 F). Resulta común dentro del mismo ejemplar encontrarlas muy deformadas junto a otras sin deformación (Fig. 1 F, G).

La morfología original de las inclusiones es prácticamente esférica. Estas inclusiones esféricas solo se encuentran en capas no deformadas (Fig. 2 A, B). En las capas moderadamente deformadas, éstas adoptan formas elipsoidales (Fig. 2 C, D) y cuando las capas están muy deformadas, pueden estirarse desdibujando completamente la morfología original (Fig. 2 E). Algunas inclusiones tienen un contorno irregular y recuerdan a la espuma jabonosa (Fig. 2 F, G, H). El grado de deformación puede ser bajo (Fig. 2 F, G) o moderado (Fig. 2 H).

En detalle, las inclusiones están formadas por esferas (Fig. 2 A) o elipsoides (Fig. 2 C) de ámbar unidos por una sustancia oscura. Esta peculiar textura es el origen del aspecto vacuolar de las inclusiones. El volumen de esta sustancia aglutinante en comparación con el volumen ocupado por las esferas o elipsoides (gotas) interiores de ámbar es variable, aunque la proporción de la sustancia oscura es siempre menor. Lógicamente, el aspecto de la inclusión es más oscuro cuando tiene una mayor proporción de esta sustancia (Fig. 2 B, D).

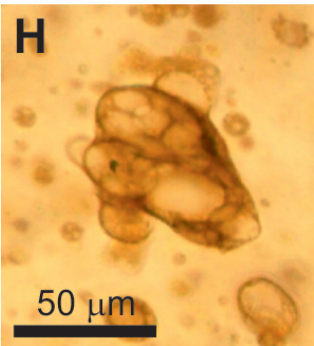
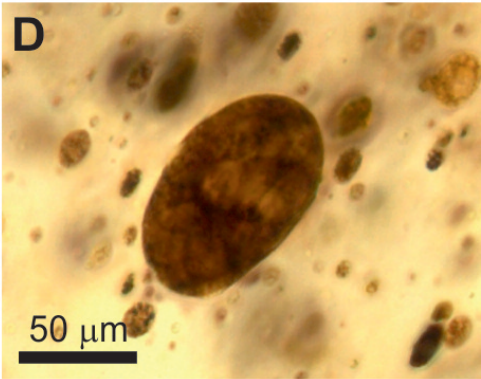
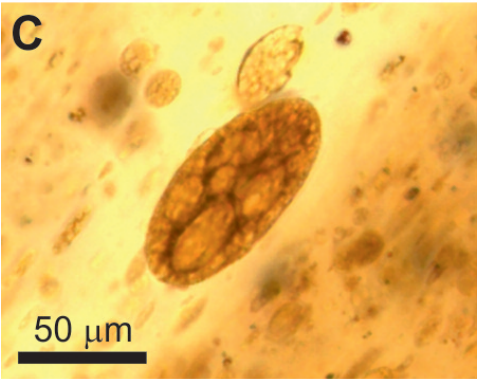
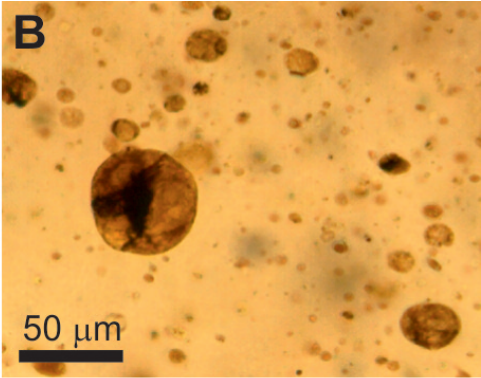
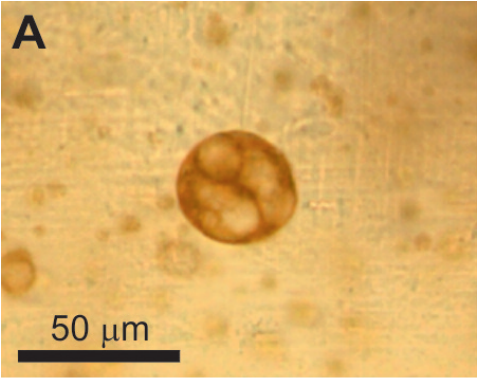
El tamaño original de las inclusiones sólo puede obtenerse en las capas no deformadas, donde las inclusiones son pseudo-esféricas. En estas capas, su diámetro varía entre 5 y 300 μm . Hemos estimado la distribución del tamaño en dos pequeños sectores de capas no deformadas (1,45 x 1,20 mm). En ambos casos, las inclusiones más pequeñas (diámetro < 25 μm) son las más frecuentes y las inclusiones más grandes (diámetro > 75 μm), las más escasas (Fig. 3).

DISCUSIÓN

El bandeado reconocido en ejemplares con forma arriñonada de El Soplao se formó gracias a la emisión reiterada de diferentes coladas o flujos de resina, generados probablemente en las raíces de los antiguos árboles productores (Speranza *et al.*, 2015). Este mismo bandeado se ha encontrado en ámbar cretácico español (Alcalá *et al.*, 2012) y de otras partes del mundo (Pereira *et al.*, 2009). El plegamiento y estrechamiento de la resina durante los procesos de emisión se traduce en los diferentes grados de deformación observados en el ámbar de El Soplao.

Las bandas oscuras que se encuentran ocasionalmente en ejemplares de morfología “estalactítica”, podrían haberse formado gracias al secado rápido motivado por la luz solar y el viento (Grimaldi *et al.*, 2002; Martínez-Delclòs *et al.*, 2004), ya que este tipo de piezas permaneció un cierto tiempo a la in-

Figura 2. Inclusiones de aspecto vacuolar en el ámbar de El Soplao. A-B: inclusiones sin deformación. C-D: inclusiones moderadamente deformadas. E: inclusión muy deformada. F-G-H: inclusiones de morfología irregular.



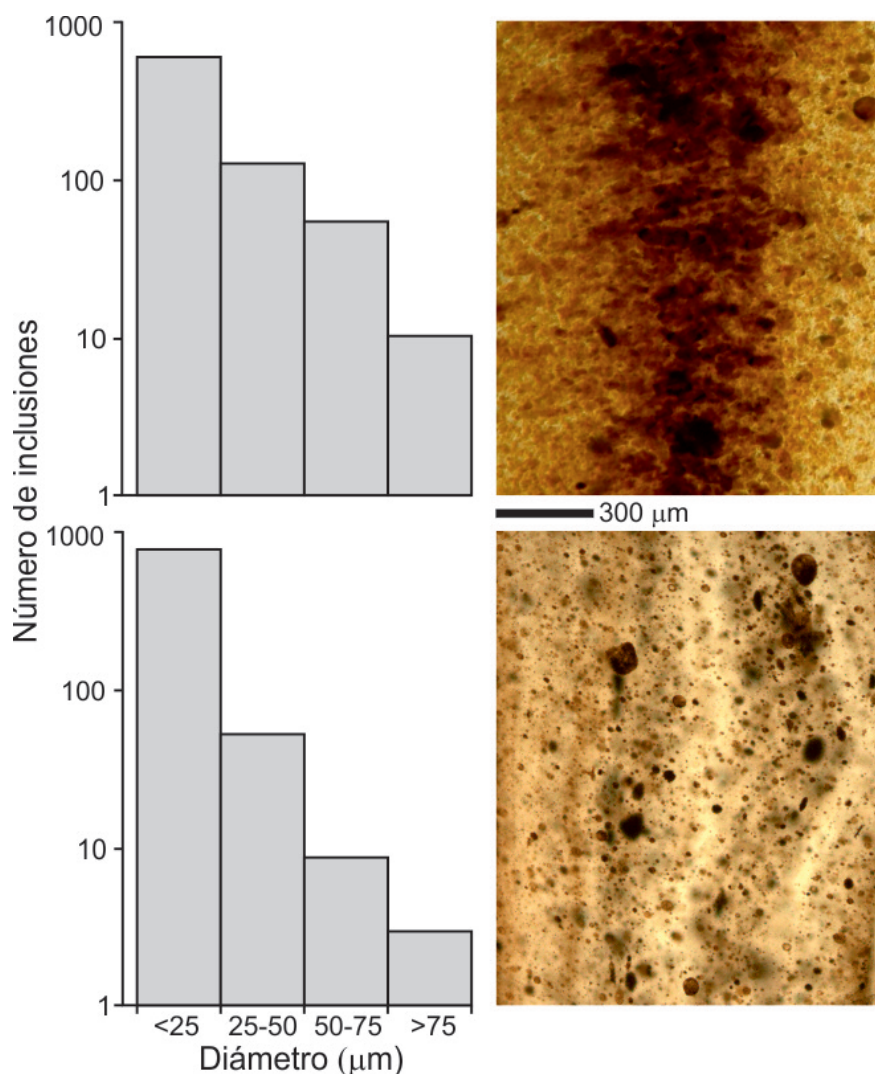


Figura 3. Distribución de tamaños de inclusiones de aspecto vacuolar en dos bandas oscuras sin deformar.

temperie durante la vida del árbol productor. No obstante, la naturaleza de los bandeados en los ejemplares arriñonados es diferente, ya que las bandas más oscuras están formadas por miríadas de inclusiones oscuras de aspecto vacuolar (Fig. 1 D, E). Además, asumiendo que estos ejemplares se formaron originalmente en las raíces, es poco probable que tuvieran una exposición subaérea prolongada.

Las vacuolas contráctiles son estructuras sub-celulares (orgánulos) presentes en células eucariontes y procariontes, relacionadas con procesos de osmorregulación (Komsic-Buchamann *et al.*, 2014). Algunos protistas, como las amebas y los ciliados, contienen vacuolas intracelulares (Arato, 2010), que pueden confundirse fácilmente con las inclusiones de aspecto vacuolar del ámbar (Girard *et al.*, 2011,

2013). La interpretación de estas formas como microorganismos vacuolares fosilizados (Schöborn *et al.*, 1999; Ascaso *et al.*, 2003; Martín González *et al.*, 2008, 2009) debe revisarse a la luz de los criterios considerados por Girard *et al.* (2011): a) la presencia de ornamentación superficial, b) la orientación de las inclusiones dentro de flujos de resina y c) el rango de variación de tamaños. Los resultados obtenidos en este trabajo muestran la ausencia de ornamentación superficial, la orientación sistemática de estas inclusiones dentro de flujos de resina y un amplio rango de variación del tamaño de las inclusiones (5-300 μm). Además, las supuestas vacuolas no son espacios huecos sino que realmente son gotas de ámbar, qué difícilmente pueden derivar de orgánulos intracelulares. Con estos argumentos, resulta improbable que estas formas correspondan a microorganismos.

La morfología y estructura interna de las inclusiones recuerda mucho a las asociaciones de burbujas que se forman cuando se mezclan dos líquidos inmiscibles. Probablemente, la resina se mezcló con pequeñas cantidades de otro líquido inmiscible producido por el mismo árbol: la savia. La savia elaborada de los árboles contiene aminoácidos, azúcares e iones de origen inorgánico (Dinant *et al.*, 2010). El azúcar más común en la savia elaborada es la sacarosa, que se descompone térmicamente en fructosa y glucosa (Lee *et al.*, 2011) mediante procesos de pirolisis (caramelización). El envejecimiento y calentamiento sufridos durante la diagénesis por el ámbar de El Soplao pueden ser los responsables del color oscuro de las inclusiones vacuolares. Aquilina *et al.* (2013) demuestran que el ámbar cretácico de Francia contiene trazas de iones inorgánicos, incorporados desde el suelo a la savia del árbol y transferidos después en pequeña proporción a la resina que se transformará posteriormente en ámbar. Este hecho refuerza la hipótesis de que las inclusiones de aspecto vacuolar son el resultado de la mezcla mecánica de pequeñas emisiones de savia junto con la más abundante resina que terminará formando las masas de ámbar.

En espera de obtener más información físico-química que aclare la naturaleza de esta sustancia oscura que forma las inclusiones de aspecto vacuolar, interpretamos estas inclusiones como restos de savia elaborada mezclada con la resina que dio origen al ámbar de El Soplao.

CONCLUSIONES

Las inclusiones de aspecto vacuolar son las responsables de los bandeados de color en piezas de ámbar con morfología arriñonada.

Las diferentes bandas son el resultado de la acumulación reiterada de coladas de resina con distinta proporción de inclusiones de aspecto vacuolar.

La ausencia de ornamentación superficial, la orientación dentro de flujos de resina y el amplio rango de variación de tamaños indican que las inclusiones de aspecto vacuolar no son microorganismos fosilizados.

La distribución espacial y la morfología de las inclusiones es coherente con un proceso de unión de dos líquidos inmiscibles de origen vegetal: la resina y la savia.

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado en el marco del Proyecto CRE (CGL2017-84419), "Evento Cretácico de Resina: un bioevento global de producción en masa de resina en los albores de los ecosistemas terrestres modernos", del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad.

Referencias

- Alcalá, L., Espílez, E., Mampel, L., Kirkland, J.I., Ortiga, M., Rubio, D., González, A., Ayala, D., Cobos, A., Royo-Torres, R., Gascó, F. and Pesquero, M.D. 2012. A New Lower Cretaceous Vertebrate Bonebed Near Ariño (Teruel, Aragón, Spain); Found and Managed in a Joint Collaboration Between a Mining Company and a Palaeontological Park. *Geoheritage*, 4 (4), 275-286.
- Aquilina, L., Girard, V., Henin, O., Bouhnik-Le Coz, M., Vilbert, D., Perrichot, V. and Néraudeau, D. 2013. Amber inorganic geochemistry: New insights into the environmental processes in a Cretaceous forest of France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 369, 220-227.
- Arato, R. 2010. Protist: Algae, Amoebas, Plankton, and other Protist (A class of their own). Crabtree Publishing Company, 48 pp.
- Arillo, A. 2007. Paleoethology: fossilized behaviors in amber. *Geologica Acta*, 5, 57-64.
- Arillo, A., Blagoderov, V. and Peñalver, E. 2018. Early Cretaceous parasitism in amber: A new species of *Burmazelmira* fly (Diptera: Archizelmiridae) parasitized by a *Leptus* sp. mite (Acari, Erythraeidae). *Cretaceous Research*, 86, 24-32.
- Arillo, A., Peñalver, E., Pérez-de la Fuente, R., Delclòs, X., Criscione, J., Barden, P.M., Riccio, M.L. and Grimaldi, D.A. 2015. Long-proboscid brachyceran flies in Cretaceous amber (Diptera: Stratiomyomorpha: Zhangsolvidae). *Systematic Entomology*, 40, 242-267.
- Arillo, A. Subías, L.S. and Sánchez-García, A. 2016. New species of fossil oribatid mites (Acariformes, Oribatida), from the Lower Cretaceous amber of Spain. *Cretaceous Research*, 63, 68-76.
- Ascaso, C., Wierzbos, J., Corral, C., López, R. and Alonso, J. 2003. New applications of light and electron microscopic techniques for the study of microbiological inclusions in amber. *Journal of Paleontology*, 77 (6), 1182-1192.
- Bellani, V., Giulotto, E., Linati, L. and Sacchi, D. 2005. Origin of the fluorescence in Dominican amber. *Journal of Applied Physics*, 97, 16101-16102.
- Berner, R.A. and Landis G.P. 1988. Gas bubbles in fossil amber as possible indicators of the major gas composition of ancient air. *Science*, 18-239 (4846), 1406-1409.
- Cerling, T.E. 1989. Does the gas content of amber reveal the composition of palaeoatmospheres? *Nature*, 339, 695-696.
- Chekryzhov, I.Y., Nechaev, V.P. and Kononov, V.V. 2014. Blue-fluorescing amber from Cenozoic lignite, eastern Sikhote-Alin, Far East Russia: Preliminary results. *International Journal of Coal Geology*, 132, 6-12.
- Dinant, S., Bonnemai J.L. Girusse, C. and Kehr, J. 2010. Phloem sap intricacy and interplay with aphid feeding. *Comptes Rendus Biologies*, 333, 504-515.
- Girard, V., Neraudeau, D., Adl, S.M. and Breton, G. 2011. Protist-like inclusions in amber, as evidenced by Charentes amber. *European Journal of Protistology*, 47, 59-66.
- Girard, V., Breton, G., Perrichot, V., Bilotté, M., Le Loeuffe, J., Nelf, A., Philippe, M. and Thevenard, F. 2013. The Cenomanian amber of Fourtou (Aude, Southern France): Taphonomy and palaeoecological implications. *Annales de Paléontologie*, 99, 301-315.
- Grimaldi, D.A., Engel, M.S. and Nascimbene, P.C. 2002. Fossiliferous Cretaceous Amber from Myanmar (Burma): Its Rediscovery, Biotic Diversity, and Paleontological Significance. *American Museum Novitates*, 3361, 71 pp.
- Komsic-Buchmann, K., Wöstehoff, L. and Becker, B. 2014. The contractile vacuole as a key regulator of cellular water flow in *Chlamydomonas reinhardtii*, *Eukaryotic Cell*, 13 (11), 1421-1430.
- Labandeira, C.C. 2014. Amber. In: Reading and Writing of the Fossil Record: Preservational pathways to

- exceptional fossilization. The Paleontological Society Papers, vol. 20. Laflamme, M. Schiffbauer, J.D. and Darroch, S.A.F. (Eds.). The Paleontological Society Short Course, 163-217.
- Lee, J.W., Thomas, L.C., Jerrell, J., Feng, H., Cadwallader, K.R. and Schmidt, S.J. 2011. Investigation of thermal decomposition as the kinetic process that causes the loss of crystalline structure in sucrose using a chemical analysis approach (Part II). *Journal on Agricultural and Food Chemistry*, 59, 702-712.
- Lukashevich, E.D. and Arillo, A. 2016. New Eoptychoptera (Insecta: Diptera, Ptychopteridae) from the Lower Cretaceous of Spain. *Cretaceous Research*, 58, 254-264.
- Martín-González, A., Wierzchos, J., Gutiérrez, J.C., Alonso, J. and Ascaso, C. 2008. Morphological stasis on protists in Lower Cretaceous amber. *Protists*, 159, 251-257.
- Martín-González, A.M., Wierzchos, J., Gutiérrez, J.C., Alonso, J. and Ascaso, C. 2009. Double fossilization in eukaryotic microorganisms from Lower Cretaceous amber. *BMC Biology*, 7 (1), 1-11.
- Martínez-Delclòs, X., Briggs, D.E.G. and Peñalver, E. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 203, 19-64.
- Menor-Salván, C., Najarro, M., Velasco, F., Tornos, F. and Rosales, I. 2009. A new Lower Cretaceous fossil resin from El Soplao, Cantabria (Spain): Biomarkers and chemotaxonomy. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 73(13S), A870.
- Menor-Salván, C., Najarro, M., Velasco, F., Rosales, I., Tornos, F. and Simoneit, B.R.T. 2010. Terpenoids in extracts of Lower Cretaceous ambers from the Basque Cantabrian Basin (El Soplao, Cantabria, Spain): Paleochemotaxonomic aspects. *Organic Geochemistry*, 41 (10), 1089-1103.
- Menor-Salván, C., Simoneit, B.R.T., Ruiz-Bermejo, M. and Alonso, J. 2016. The molecular composition of Cretaceous ambers: Identification and chemosystematic relevance of 1,6-dimethyl-5-alkyltetralins and related bisnorlabdane biomarkers. *Organic Geochemistry*, 93, 7-21.
- Najarro, M., Peñalver, E., Rosales, I., Pérez-de la Fuente, R., Daviero-Gomez, V., Gomez, B. and Delclòs, X. 2009. Unusual concentration of Early Albian arthropod-bearing amber in the Basque-Cantabrian Basin (El Soplao, Cantabria, Northern Spain): Palaeoenvironmental and palaeobiological implications. *Geologica Acta*, 7 (3), 363-387.
- Najarro, M., Peñalver, E., Pérez-de la Fuente, R., Ortega-Blanco, J., Menor-Salván, C., Barrón, E., Soriano, C., Rosales, I., López del Valle, R., Velasco, F., Tornos, F., Daviero-Gomez, V., Gomez, B. and Delclòs, X. 2010. Review of the El Soplao amber outcrop, Early Cretaceous of Cantabria, Spain. *Acta Geologica Sinica*, 84 (4), 959-976.
- Ortega-Blanco, J., Peñalver, E., Delclòs, X. and Engel, M.S. 2011a. False fairy wasps in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Mymarommatoidea). *Palaeontology*, 54 (3), 511-523.
- Ortega-Blanco, J., Delclòs, X., Peñalver, E. and Engel, M.S. 2011b. Serphitid wasps in Early Cretaceous amber from Spain (Hymenoptera: Serphitidae). *Cretaceous Research*, 32, 143-154.
- Penney, D. and Green, D.I. 2010. Introduction, preparation, study & conservation of amber inclusions. Penney, D. (ed.). *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits*. Siri Scientific Press, Manchester, 5-21.
- Peñalver, E., Ortega, J., Nel, A. and Delclòs, X. 2010. Mesozoic Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) in Spanish amber: reanalysis of the phylogeny of the Evanioidea. *Acta Geologica Sinica* (English Edition), 84 (4), 809-827.
- Peñalver, E., Arillo, A., Delclòs, X., Peris, D., Grimaldi, D.A., Anderson, S.R., Nascimbene, P.C. and Pérez-de la Fuente, R. 2017. Ticks parasitised feathered dinosaurs as revealed by Cretaceous amber assemblages. *Nature Communications*, 8, 1924.
- Peñalver, E., Arillo, A., Riccio, M.L., Pérez-de la Fuente, R., Delclòs, X., Barrón, E. and Grimaldi, D.A. 2015.

- Long-proboscid Flies as Pollinators of Cretaceous Gymnosperms. *Current Biology*, 25 (14), 1917-1923.
- Pereira, R., de Souza Carvalho, I., Simoneit, B.R.T. and de Almeida Azevedo, D. 2009. Molecular composition and chemosystematic aspects of Cretaceous amber from the Amazonas, Araripe and Recôncavo basins, Brazil. *Organic Geochemistry*, 40, 863-875.
- Pérez-Castañeda, T., Jiménez-Riobóo, R.J. and Ramos, M.A. 2014. Two-level systems and boson peak remain stable in 110-Million-year-old amber glass. *Physical Review Letters*, 112, 165901.
- Pérez-de la Fuente, R., Nel, A., Peñalver, E. and Delclòs, X. 2010. A new Early Cretaceous snakefly (Raphidioptera: Mesoraphidiidae) from El Soplao amber (Spain). *Annales de la Société Entomologique de France*, 46 (1-2), 108-115.
- Pérez-de la Fuente, R., Delclòs, X., Peñalver, E. and Arillo, A. 2011. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Early Cretaceous El Soplao amber (N Spain). *Cretaceous Research*, 32, 750-761.
- Pérez-de la Fuente, R., Peñalver, E. and Ortega-Blanco, J. 2012. A new species of the diverse Cretaceous genus *Cretevania* Rasnitsyn, 1975 (Hymenoptera: Evaniidae) from Spanish amber. *Zootaxa*, 3514, 70-78.
- Pérez-de la Fuente, R., Saupe, E.E. and Selden, P.A. 2013. New lagonomegopid spiders (Araneae: Lagonomegopidae) from Early Cretaceous Spanish amber, *Journal of Systematic Palaeontology*, 11 (5), 531-553.
- Pérez-de la Fuente, R., Delclòs, X., Peñalver, E. and Engel, M.S. 2015. A defensive behavior and plant-insect interaction in Cretaceous amber - the case of *Hallucinochrysa diogenesi*. *Arthropod Structure and Development*, 45 (2), 133-139.
- Peris, D., Chatzimanolis, S. and Delclòs, X. 2014. Diversity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in Early Cretaceous Spanish amber. *Cretaceous Research*, 48, 85-95.
- Peris, D., Peñalver, E., Delclòs, X., Barrón, E., Pérez-de la Fuente, R. and Labandeira, C.C. 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm-insect pollination modes before angiosperm dominance. *Current Biology*, 27 (6), 897-904.
- Saupe, E.E., Pérez-de la Fuente, R., Selden, P.A., Delclòs, X., Tafforeau, P. and Soriano, C. 2011. New *Orchestina* Simon, 1882 (Araneae: Oonopidae) from Cretaceous ambers of Spain and France: First spiders described using phase-contrast X-ray synchrotron microtomography. *Palaeontology*, 55 (1), 127-143.
- Schonborn, W., Dorfelt, H., Foissner, W., Krienitz, L. and Schafer, U. 1999. Fossilized microcenosis in Triassic Amber, *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46 (6), 571-584.
- Speranza, M., Ascaso, C., Delclòs, X. and Peñalver, E. 2015. Cretaceous mycelia preserving fungal polysaccharides: taphonomic and paleoecological potential of microorganisms preserved in fossil resins. *Geologica Acta*, 13 (4), 363-385.