

Trazas fósiles de la cuenca Tarija, Carbonífero Superior del norte argentino: aspectos icnológicos de la glaciación gondwánica

Luis A. BUATOIS¹ y Cecilia E. DEL PAPA²

Abstract. TRACE FOSSILS FROM THE TARIJA BASIN, UPPER CARBONIFEROUS OF NORTHERN ARGENTINA: ICNOLOGICAL ASPECTS OF THE GONDWANA GLACIATION. The Late Carboniferous Tarija Formation consists of diamictites, sandstones and mudstones. It is present in surface and subsurface in northern Argentina and southern Bolivia. This unit records the Namurian-Westphalian glacial event and the subsequent postglacial transgression that took place in Western Gondwana. In this study trace fossils are documented for the first time in the Tarija Formation and in the uppermost part of the underlying Itacuamí Formation as well. The ichnofauna was recovered from two outcrop localities, Arroyo Iquira and Arroyo Aguas Blancas, both in the Sierra de Aguaraquí, northern Salta province. The trail *Diplopodichnus biformis* Brady, occasionally intergrading with the trackway *Diplichnites gouldi* (Gevers), occurs in suspension fallout, laminated mudstones underlying diamictites in the Arroyo Iquira section (Itacuamí Formation). An arthropod resting trace occurs at this section also. The Arroyo Aguas Blancas ichnofauna (Tarija Formation) is dominated by tiny non-specialized grazing trails (*Mermia carickensis* Smith, *Gordia marina* Emmons, *Helminthopsis tenuis* Książkiewicz, *Helminthoidichnites tenuis* Fitch), with subordinate locomotion traces (*Cochlichnus* isp., *Diplopodichnus biformis*, *Diplichnites gouldi*). This ichnofauna occurs in thin layers of very fine-grained silty sandstones and siltstones, locally with rippled tops and convolute lamination, interpreted as the product of underflow currents, and thin mudstone partings covering medium- to fine-grained sandstones with wave ripples, wave ripple lamination, and microhummocky cross-stratification, deposited by oscillatory flows. These deposits overlie diamictites and sandy turbidites and underlie a thick diamictite package. The ichnofauna studied is assigned to the *Mermia* ichnofacies. Taxonomic composition, nature of preservation, and overall features of the ichnofauna (e.g. presence of very simple grazing patterns of epifaunal animals and absence of trace fossils of infaunal organisms and typical ichnotaxa of marine environments) suggest freshwater conditions during accumulation of the ichnofossil-bearing deposits. These conditions may have occurred in lakes or fjords affected by a strong discharge of freshwater due to melting of the ice masses during deglaciation. The ichnofauna analyzed is very similar to those from the Agua Colorada and Guandacol formations in the Paganzo Basin, suggesting comparable paleoenvironmental and paleoecological conditions during the postglacial event that affected western Gondwana during the Late Carboniferous.

Resumen. La Formación Tarija, de edad carbonífera tardía, está integrada por diamictitas, areniscas y pelitas. Se presenta en superficie y subsuelo en el norte de Argentina y sur de Bolivia. Esta unidad registra el evento glacial del Namuriano-Westfaliano y la subsecuente transgresión postglacial que tuvo lugar en el oeste del Gondwana. En este estudio se documentan por primera vez trazas fósiles en la Formación Tarija y en la subyacente Formación Itacuamí. Las trazas fósiles fueron halladas en dos localidades: Arroyo Iquira y Arroyo Aguas Blancas, ambas ubicadas en la Sierra de Aguaraquí, norte de la provincia de Salta. La pista *Diplopodichnus biformis* ocasionalmente intergradacional con la serie de huellas *Diplichnites gouldi*, se presenta en pelitas laminadas acumuladas por decantación, que infrayacen a los depósitos diamictíticos en la sección de Arroyo Iquira (Formación Itacuamí). Una traza de descanso de artrópodo se presenta también en esta sección. La icnofauna del Arroyo Aguas Blancas (Formación Tarija) está dominada por pistas superficiales de pastoreo poco especializadas (*Mermia carickensis*, *Gordia marina*, *Helminthopsis tenuis*, *Helminthoidichnites tenuis*), encontrándose en forma subordinada trazas de locomoción (*Cochlichnus* isp., *Diplopodichnus biformis*, *Diplichnites gouldi*). Esta icnofauna se presenta en delgadas capas de areniscas muy finas limosas y limolitas laminadas, localmente con laminación convoluta y topes ondulados, interpretadas como el producto de corrientes de *underflow* y en delgadas láminas pelíticas que cubren areniscas medianas a finas con ondulas de olas, laminación entrecruzada por olas y estratificación entrecruzada *microhummocky*, depositadas por flujos oscilatorios. Estos depósitos finos se disponen por encima de diamictitas y turbiditas arenosas y subyacen a un potente intervalo diamictítico. La icnofauna estudiada es asignada a la icnofacies de *Mermia*. La composición taxonómica, tipo de preservación y las características generales de la icnofauna (e.g. presencia de patrones de pastoreo muy simples de organismos epifaunales y ausencia de trazas de organismos infaunales y de elementos típicos de ambientes marinos) sugieren condiciones de agua dulce durante la acumulación de los depósitos portadores de la icnofauna. Estas condiciones podrían haber imperado tanto en lagos como en fiordos afectados por una alta descarga de agua dulce liberada a partir del derretimiento de las masas glaciales. La icnofauna analizada es muy similar a aquella de las formaciones Guandacol y Agua Colorada en la cuenca Paganzo, lo cual sugiere la existencia de similares condiciones paleoecológicas y paleoambientales durante el evento postglacial que afectó al Gondwana Occidental en el Carbonífero Tardío.

Keywords. Ichnology. Trace fossils. Glaciation. Carboniferous. Gondwana. Argentina.

Palabras clave. Icnología. Trazas fósiles. Glaciación. Carbonífero. Gondwana. Argentina.

Introducción

La Formación Tarija, de edad carbonífera tardía, representa parte del relleno de la cuenca homónima, la cual se extiende desde el sur de Bolivia (donde se reconocen principalmente las formaciones equivalentes Chorro y Taiguati) hasta el norte de Argentina

(figura 1). Esta formación está integrada por diamictitas, areniscas y pelitas y registra el evento glacial que tuvo lugar en el oeste del Gondwana durante el Namuriano-Westfaliano. Hasta el presente los estudios realizados en la cuenca se habían concentrado en aspectos estratigráficos (Salfity *et al.*, 1987; Starck *et al.*, 1992; 1993), sedimentológicos (López Gamundí, 1982, 1986) y palinológicos (Azcuy y Laffite, 1981; Azcuy y di Pasquo, 1999; di Pasquo y Azcuy, 1999), entre otros. En este trabajo se da a conocer por primera vez la presencia de icnofósiles en la Formación

¹CONICET - INSUGEO. Casilla del correo 1, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina. ichnology@infovia.com.ar

²CONICET - Universidad Nacional de Salta. Buenos Aires 177, 4400 Salta, Argentina.

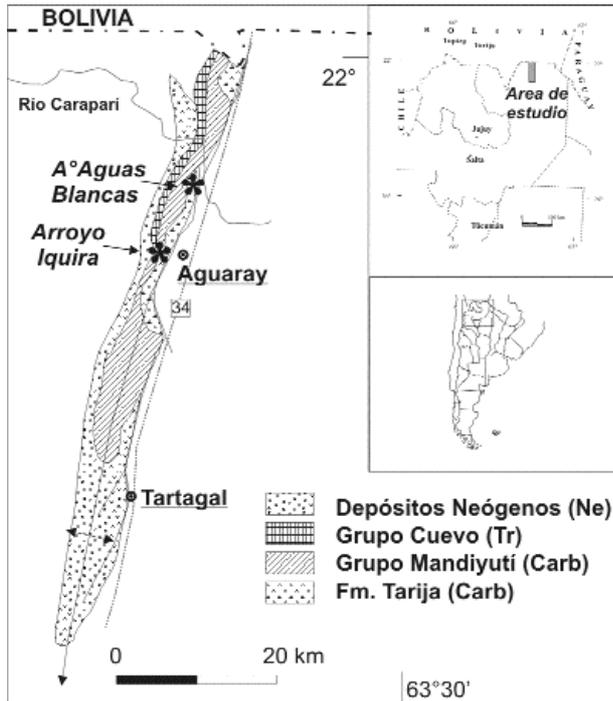


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades estudiadas, mostrando la distribución de los afloramientos de la Formación Tarija en la Sierra de Aguaragüe (tomado de Fernández Garrasino *et al.*, 1984)./Location map of the localities studied, showing distribution of outcrops of the Tarija Formation in the Sierra de Aguaragüe (after Fernández Garrasino *et al.*, 1984).

Tarija, incluyendo también una asociación presente en el tramo cuspidal de la Formación Itacuamí. La icnofauna descrita es relevante ya que incrementa el conocimiento sobre aspectos paleoecológicos y paleoambientales de la glaciación gondwánica y permite señalar similitudes con las asociaciones más conocidas y documentadas para estratos correlacionables en la cuenca Paganzo (e.g. Buatois y Mángano, 1992, 1993). Los objetivos de este trabajo son: (1) registrar la icnofauna hallada en las formaciones Itacuamí y Tarija, (2) discutir su significado paleoecológico y paleoambiental y (3) compararla con otras asociaciones documentadas en estratos asociados al evento glacial.

Marco estratigráfico y sedimentológico

Las sucesiones estudiadas corresponden a la parte superior de la Formación Itacuamí y a las secciones inferior y media de la Formación Tarija (figura 2), el pasaje entre ambas formaciones es transicional (López Gamundí, 1986; Starck *et al.*, 1993). Del Papa y Martínez (2001) y trabajos de índole estratigráfica en curso demuestran que, al menos el tramo superior de la Formación Itacuamí integra el ciclo depositacional de la Formación Tarija, por lo que en este estudio las asociaciones de trazas fósiles de las dos for-

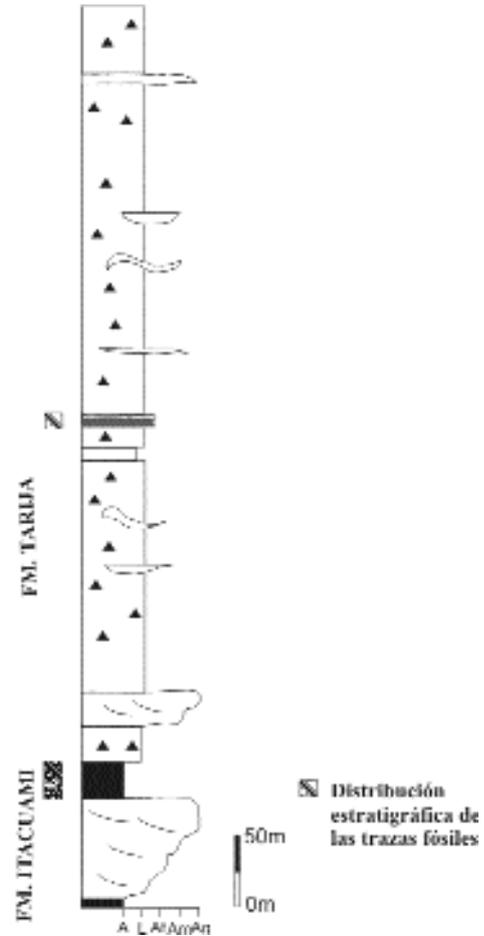


Figura 2. Distribución estratigráfica de las trazas fósiles estudiadas en las Formaciones Itacuamí y Tarija./ Stratigraphic distribution of the trace fossils studied in the Itacuamí and Tarija Formations.

maciones son tratadas en conjunto. Las formaciones Itacuamí y Tarija constituyen, junto a la Formación Tupambi, el Grupo Macharetí (White, 1923), unidad basal de la cuenca Tarija que se asienta en discordancia sobre diferentes términos de unidades devónicas.

La Formación Tarija se distingue por los llamativos espesores de diamictitas grises, masivas y estratificadas (Dmm y Dms; cf. Eyles *et al.*, 1983) que le imprimen un carácter homogéneo en el área de estudio. Intercalan, en menor proporción, bancos de areniscas medianas y finas con estratificación cruzada de bajo ángulo y laminación ondulítica tanto por óndulas asimétricas como simétricas y niveles pelíticos laminados. López Gamundí (1982, 1986) interpretó para esta unidad un origen marino somero asociado a deltas. Este autor enmarca este modelo dentro de un contexto de interacción entre sedimentación deltaica y glacimarina. Recientemente, del Papa y Martínez (2001) reinterpretaron estos depósitos y propusieron su origen en ambientes restringidos posiblemente lacustres. Las trazas fósiles fueron halladas en dos localidades sobre el faldeo oriental de la

sierra de Aguaragüe: Arroyo Iquira (Formación Itacuamí) y Arroyo Aguas Blancas (Formación Tarija) (figura 1).

En la localidad de Arroyo Iquira, la Formación Tarija tiene un espesor de 624 metros y apoya sobre la Formación Itacuamí, la cual en su tramo cuspidal está formada por 16 metros de pelitas laminadas que contienen las trazas fósiles aquí descritas (figura 3.A). Esta sección corresponde a la asociación de facies II descrita por del Papa y Martínez (2001). Los niveles pelíticos consisten en arcilitas laminadas y en menor medida masivas (figura 3.B), en las que se observan frecuentes clastos fuera de tamaño (desde arena muy gruesa a guijarros) que deforman las láminas

subyacentes. En las pelitas intercalan estratos aislados de areniscas finas, de 8 a 15 cm de espesor, con estratificación entrecruzada *hummocky* y areniscas con laminación paralela y topes ondulados ligeramente asimétricos (figura 3.C). Las arcilitas representan la decantación de material fino por debajo del nivel de base de olas, mientras los niveles masivos y las areniscas sugieren la influencia de esporádicos flujos episódicos turbidíticos y acción de tormentas. Los clastos mayores que deforman las láminas han sido interpretados como *dropstones* (cf. Thomas y Connell, 1985) los que revelan la existencia de hielos flotantes. Probablemente la decantación de sedimentos haya ocurrido por procesos combinados, a partir de la co-

Figura 3. Sección estratigráfica de la Formación Tarija y tramo cuspidal de la Formación Itacuamí en Arroyo Iquira. **A.** Detalle de la sucesión de facies que contiene la asociación de trazas A. **B.** Arcilitas laminadas. **C.** Areniscas finas con óndulas de ola en el tope. / *Stratigraphic section of the Tarija Formation and uppermost interval of the Itacuamí Formation in Arroyo Iquira. A.* Detail of the facies succession containing the trace fossil assemblages A. **B.** Laminated claystones. **C.** Fine-grained sandstones with wave ripples at the top.

lumna de agua y de hielos flotantes por *rain-out*. En esta localidad se detectó la presencia de una asociación de *Diplopodichnus biformis* y *Diplichnites gouldi* preservada en pelitas laminadas. Una traza de desencanso de artrópodo ha sido también hallada en estos niveles.

En el perfil Arroyo Aguas Blancas, sobre el camino que conduce al pozo Tuyunti, la Formación Tarija tiene un espesor de 617 metros. Las trazas fósiles se presentan en una sucesión finamente estratificada (Asociación de facies II de del Papa y Martínez, 2001) que se dispone por encima de niveles diamictíticos y turbiditas arenosas y pasa verticalmente a un potente intervalo diamictítico. El espesor es de 5 metros y presenta en la base una sección de aspecto varviforme, constituido por delgadas capas de areniscas muy finas limosas que gradan a limolitas, localmente con laminación convoluta y *dropstones* (figura 4.A). El espesor de la cupla arena-limo varía entre 5 y 8 mm,

manteniéndose constante lateral y verticalmente (figura 4.B). Hacia arriba y entre las laminitas, intercalan estratos entre 3 y 5 cm de areniscas finas, con bases netas planas y topes de óndulas simétricas con crestas redondeadas (figura 4.C), los que pasan a un intervalo decididamente arenoso formado por areniscas finas con estratificación entrecruzada de oleaje y *microhummocky*. La sucesión termina con estratos finos a medianos de areniscas medianas con bases erosivas y laminación entrecruzada de oleaje (figura 4.D). Este intervalo sedimentario ha sido interpretado como ritmitas formadas por corrientes de fondo cuasi-continuas (*underflow*) (del Papa y Martínez, 2001), mientras que las intercalaciones de areniscas representan la acumulación a partir de flujos oscilatorios de mayor energía, posiblemente como consecuencia de tormentas. Pese al dominio de estructuras de oleaje, la presencia de *dropstones* indicaría la influencia de pequeñas masas de hielo flotantes, aisla-

Figura 4. Sección estratigráfica de la Formación Tarija en Arroyo Aguas Blancas. **A.** Detalle de la sucesión de facies que contiene las asociaciones de trazas B y C. **B.** Aspecto de las ritmitas con *dropstones*. **C.** Areniscas finas con topes ondulados por oleaje. **D.** Areniscas finas con laminación de oleaje. / *Stratigraphic section of the Tarija Formation in Arroyo Aguas Blancas. A.* Detail of the facies succession containing facies assemblages B and C. **B.** Rhythmites with *dropstones*. **C.** Fine-grained sandstones with wave rippled tops. **D.** Fine-grained sandstones with wave ripple cross-lamination.

das, que aportaban material a partir de balsaje. La asociación de facies sedimentarias indica condiciones de energía creciente desde baja hacia moderada, alternando períodos de oleaje con redistribución del

Figura 5. Trazas fósiles de las formaciones Itacuamí-Tarija. / *Trace fossils from the Itacuamí-Tarija Formations.* **A,** *Cochlichnus* isp. Epirelieve negativo en facies de laminitas formadas por corrientes de *underflow*. Aguas Blancas. PIL 14864. / *Negative epirelieve in laminite facies formed by underflow currents. Aguas Blancas. PIL 14864.* **B,** *Diplichnites gouldi* (flecha blanca) y *Diplopodichnus bififormis* (flecha gris). Epirelieve negativo en facies de pelitas laminadas. Arroyo Iquirá. PIL 14843. / *Diplichnites gouldi* (white arrow) and *Diplopodichnus bififormis* (gray arrow). *Negative epirelieve in laminated mudstone facies. Arroyo Iquirá. PIL 14843.* **C,** *Diplopodichnus bififormis*. Epirelieve negativo en láminas pelíticas que tapizan areniscas con óndulas de oleaje. Aguas Blancas. PIL 14851. / *Negative epirelieve in mudstone partings blanketing sandstones with wave ripples. Aguas Blancas. PIL 14851.* **D,** *Helminthoidichnites tenuis*. Hiporelieve positivo en areniscas con óndulas de oleaje. Aguas Blancas. PIL 14855. / *Positive hyporelieve in sandstones with wave ripples. Aguas Blancas. PIL 14855.* **E,** *Helminthopsis tenuis* (H), *Diplopodichnus bififormis* transicional con *Diplichnites gouldi* (D) y *Gordia marina* (G). Hiporelieve positivo en areniscas con óndulas de oleaje. Aguas Blancas. PIL 14850. / *Helminthopsis tenuis* (H), *Diplopodichnus bififormis* transitional with *Diplichnites gouldi* (D) and *Gordia marina* (G). *Positive hyporelieve in sandstones with wave ripples. Aguas Blancas. PIL 14850.* **F,** Traza de descanso indet. Epirelieve negativo en facies de pelitas laminadas. Arroyo Iquirá. PIL 14828. Todas las barras equivalen a 1 cm. / *Resting trace indet. Negative epirelieve in laminated mudstone facies. Arroyo Iquirá. PIL 14828. All bars are 1 cm.*

material arenoso con otros de decantación del material fino. El diseño de la sucesión revela la progradación de cuerpos arenosos sobre los sedimentos más finos, interpretado como el avance de lóbulos deltáicos sobre facies de prodelta (del Papa y Martínez, 2001). La icnofauna está dominada por pistas superficiales de pastoreo poco especializadas (*Mermia carickensis*, *Gordia marina*, *Helminthopsis tenuis*, *Helminthoidichnites tenuis*), encontrándose también presentes trazas de locomoción (*Cochlichnus* isp., *Diplopodichnus biformis*, *Diplichnites gouldi*).

Composición y descripción de la icnofauna

El material colectado consiste en 80 piezas que contienen alrededor de 400 ejemplares. Dado que el grado de preservación de los icnofósiles es moderado a pobre, se ha optado por ingresar en colección sólo las piezas que exhibían mejor grado de preservación y podían ilustrar las características morfológicas de los icnotaxones identificados. Este material, consistente en unas 44 piezas, ha sido depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán. Los icnotaxones son listados en orden alfabético, describiéndose al final aquéllos dejados en nomenclatura abierta.

Cochlichnus isp. (figura 5.A): Pista sinusoidal horizontal que exhibe márgenes muy deformados, desrollando levees y moderada regularidad. El diámetro de la pista es 0,2-0,9 mm, mientras que la zona deformada tiene un ancho de 0,3-0,9 mm. La longitud de onda es 7,0-9,6 mm y la amplitud es 0,8-1,7 mm. Preservado en epirelieve negativo. Un ejemplar en una muestra (PIL 14864). El pobre grado de preservación impide una determinación a nivel icnoespecífico. *Cochlichnus* puede ser considerada una traza de pastoreo (pascichnia) producida por larvas de dípteros o una pista de locomoción (repichnia) originada por nemátodos (Buatois *et al.*, 1997). En el presente caso, la segunda interpretación parece más probable dada la ausencia de dípteros en el Paleozoico (cf. Mángano *et al.*, 1996; Buatois *et al.*, 1997). Una discusión sobre este icnogénero puede encontrarse en Gluszek (1995) y Buatois *et al.* (1997).

Diplichnites gouldi (Gevers, en Gevers *et al.*, 1971) (figura 5.B, E): Serie de huellas elongadas, orientadas en forma oblicua a perpendicular al eje y mostrando simetría opuesta. El curso de la traza es recto. El diámetro de las impresiones de los apéndices es 0,1-0,2 mm y la longitud, 0,4-1,4 mm. El ancho interno es 3,0-3,3 mm y el ancho externo, 4,9-6,6 mm. La distancia entre huellas sucesivas es de 0,1-0,3 mm. En algunos

ejemplares las huellas consecutivas se presentan muy próximas, formando una pista continua que indica transiciones con *Diplopodichnus biformis*. Preservado en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. 5 ejemplares en 3 muestras (PIL 14829, 14856 y 14859). Interpretado como una traza de locomoción (repichnia) producida por distintos tipos de artrópodos (ver Buatois *et al.*, 1998a para una revisión).

Diplopodichnus biformis Brady, 1947 (figura 5.B, C, E): Pistas horizontales rectas que consisten en un par de surcos o crestas paralelos. El diámetro de cada surco o cresta es 0,2-2,3 mm. Los surcos o crestas están separados por una distancia de 0,6-3,0 mm. Ocasionalmente se observan impresiones elongadas, orientadas en forma perpendicular a oblicua al eje principal, sobreimpuestas a surcos o crestas. Estas impresiones, producto de la acción de apéndices, indican transiciones con *Diplichnites*. En algunos especímenes las crestas se encuentran muy poco separadas, semejando al icnogénero *Didymaulichnus* (cf. Keighley y Pickerill, 1996). Sólo en unos pocos ejemplares se presenta una cresta central. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. 104 ejemplares en 30 muestras (PIL 14830, 14831, 14832, 14833, 14834, 14835, 14836, 14837, 14838, 14839, 14840, 14841, 14842, 14843, 14844, 14845, 14846, 14847, 14848, 14849, 14851, 14860, 14862, 14863, 14865, 14867, 14868, 14869, 14870, 14871). Al igual que *Diplichnites*, es interpretada como una traza de locomoción (repichnia) producida por distintos tipos de artrópodos (ver Buatois *et al.*, 1998a para una revisión sobre este icnotaxón).

Gordia marina Emmons 1844 (Fig. 5E): Pista horizontal sinuosa, carente de bifurcación y que exhibe entrecruzamiento. El diámetro es 0,2-0,5 mm. Preservada en hiporelieve positivo. Un ejemplar en 1 muestra (PIL 14855). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Buatois *et al.*, 1998b). Aspectos taxonómicos del icnogénero *Gordia* han sido discutidos recientemente por Buatois y Mángano (1993) y Buatois *et al.* (1998b), entre otros.

Helminthoidichnites tenuis Fitch 1850 (figura 5.D): Pistas horizontales simples, curvas a rectas, que no exhiben bifurcación ni entrecruzamiento. La superposición de distintos individuos es común. El diámetro es 0,1-0,2 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. Alrededor de 47 ejemplares en 6 muestras (PIL 14852, 14853, 14855, 14857, 14858, 14861). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Buatois *et al.*, 1997). El icnogénero *Helminthoidichnites* ha sido discutido recientemente por Buatois *et al.* (1997, 1998b).

Helminthopsis tenuis Ksiazkiewicz, 1968 (figura 5.E): Pistas horizontales simples, sin bifurcación, que

Figura 6. *Mermia carickensis* preservada en láminas pelíticas que tapizan areniscas con óndulas de oleaje. Aguas Blancas. PIL 14854. Todas las barras equivalen a 1 cm. **A.** Vista en sección mostrando óndulas simétricas y laminación entrecruzada por oleaje. **B.** Vista en planta mostrando el tope ondulado. **C.** Detalle de uno de los senos mostrando concentración de *Mermia carickensis*. / *Mermia carickensis preserved in mudstone partings blanketing sandstones with wave ripples. Aguas Blancas. PIL 14854. All bars are 1 cm. A. Cross-section view showing symmetric ripples and wave ripple cross-stratification. B. Bedding-plane view showing rippled tops. C. Close-up of one trough displaying concentration of Mermia carickensis.*

presentan tendencia a desarrollar meandros irregulares. El diámetro es 0,2-0,4 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. Alrededor de 12 ejemplares en 3 muestras (PIL 14850, 14853, 14855). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Mángano *et al.*, 1996; Buatois *et al.*, 1997). Recientes revisiones sobre el icnogénero *Helminthopsis* han sido realizadas por Han y Pickerill (1995), Wetzel y Bromley (1996), Wetzel *et al.* (1998) y Pickerill *et al.* (1998).

Mermia carickensis Smith 1909 (figura 6.C): Pistas horizontales simples, carentes de bifurcación y que exhiben múltiples entrecruzamientos y una tendencia a formar *loopings*. El diámetro es 0,1-0,3 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. Alrededor de 8 ejemplares en 3 muestras (PIL 14850, 14854, 14866). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos. El icnogénero *Mermia* ha sido revisado por Pollard y Walker (1984), Walker (1985) y Buatois y Mángano (1993).

Traza de descanso indet (figura 5.F): Estructura horizontal elongada conformada por una zona anterior con marcas de apéndices cortas oblicuas al eje de

la estructura que se hacen subparalelos hacia el extremo anterior y una zona posterior con marcas de apéndices elongados paralelos al eje. El diámetro de la traza alcanza los 6,8 mm mientras que la longitud llega a los 17,1 mm. Preservada en epirelieve negativo. Un ejemplar en una muestra (PIL 14828). Esta estructura es atribuida a un artrópodo, si bien la ausencia de un mayor número de ejemplares impide una asignación precisa.

Características e implicancias de la icnofauna

La integración de información icnológica y sedimentológica permite distinguir tres asociaciones. La asociación A se presenta en la facies de pelitas laminadas con *dropstones*, aflorante en la localidad de Arroyo Iquira (figura 3.A). Estos depósitos se habrían acumulado por decantación en un ambiente subacuoso afectado por caída de clastos. Esta facies presenta icnocenosis dominadas por la pista de locomoción de artrópodos *Diplopodichnus biformis*, que ocasionalmente muestra transiciones con *Diplichnites*

gouldi. Una traza de descanso indeterminada de artrópodos ha sido también reconocida en esta asociación. La icnofauna representa la actividad de una fauna de artrópodos de muy baja diversidad que habitaba el fondo del cuerpo de agua bajo condiciones generales de baja energía.

La asociación B corresponde a la sucesión de delgadas laminas, localmente con deformación convoluta y topes ondulados originadas a partir de corrientes de *underflow*, en la localidad de Aguas Blancas (figura 4.A). La asociación presente en esta facies está dominada por pistas de locomoción de artrópodos (*Diplopodichnus biformis*) y pistas de pastoreo (*Helminthoidichnites tenuis*, *Mermia carickensis*). En menor proporción se disponen huellas de locomoción de artrópodos (*Diplichnites gouldi*) y pistas de desplazamiento (*Cochlichnus* isp.). La icnofauna registra la actividad de una fauna de artrópodos y probablemente organismos vermiformes bajo condiciones de baja energía. La presencia de suites distintivas en cada lámina o sets de láminas indica actividad biogénica contemporánea a la influencia de corrientes semi-permanentes, argumento que reafirma el origen a partir de corrientes de *underflow* y no de flujos episódicos de tipo turbidítico (cf. Buatois y Mángano, 1998).

La asociación C se dispone en delgadas láminas pelíticas que tapizan areniscas medianas y finas con óndulas simétricas, laminación entrecruzada de oleaje y estratificación entrecruzada *microhummocky* (figura 4.A, 6.A, B), en la localidad de Aguas Blancas. Estos depósitos se acumularon a partir de flujos oscilatorios, en parte generados durante tormentas. Esta facies está dominada por pistas de pastoreo (*Helminthoidichnites tenuis*, *Mermia carickensis*, *Helminthopsis tenuis*, *Gordia marina*). Secundariamente se presentan pistas de locomoción de artrópodos (*Diplopodichnus biformis*). Las pistas de pastoreo tienden a concentrarse en los senos de las formas de lecho, mientras que la distribución de las pistas de locomoción muestra un patrón más uniforme. Esta icnofauna registra colonización por parte de organismos detritívoros, que se alimentaron a partir del sedimento fino, rico en materia orgánica acumulado en los periodos calmos posteriores a la acción de flujos oscilatorios. La concentración de estructuras biogénicas en los senos responde muy probablemente a preservación preferencial. El hecho que las pistas de pastoreo puedan preservarse en la base de estas capas indica que los flujos tuvieron bajo potencial erosivo.

La icnofauna analizada es de diversidad moderada y consiste principalmente en pistas superficiales a subsuperficiales diminutas, producidas por una epifauna móvil. Las huellas de artrópodos se encuentran subrepresentadas. Cuando se presentan, están pobre-

mente preservadas o gradan a pistas (e.g. intergradaciones entre *Diplichnites* y *Diplopodichnus*). Las estructuras de organismos infaunales están ausentes. Sistemas del tipo *Treptichnus*, que comúnmente se presentan asociados a icnofaunas similares e indican una incipiente explotación dentro del sedimento, se encuentran también ausentes.

Las pistas de pastoreo habrían sido producidas principalmente por artrópodos, posiblemente en estado larval (cf. Mángano *et al.*, 1996), si bien no se descarta que organismos vermiformes (e.g. nematormorfos) hayan estado involucrados. Las estructuras de desplazamiento tipo repichnia (i.e. *Diplichnites*, *Diplopodichnus*) indican la acción de los apéndices locomotores de artrópodos. En el caso de *Cochlichnus*, los nemátodos serían potenciales productores.

La composición icnotaxonómica, los aspectos preservacionales y las características generales de la icnofauna sugieren la actividad de una epifauna móvil desarrollada bajo condiciones subácueas. En particular, el bajo grado de preservación de *Cochlichnus* y la pobre definición de las marcas de apéndices en las trazas de locomoción de artrópodos indican un sustrato saturado en agua, incompatible con un ambiente subaéreo (cf. Buatois y Mángano, 2002). Tomada en conjunto, esta asociación es asignada a la icnofacies de *Mermia* (Buatois y Mángano, 1995, 1998).

Discusión y comparaciones

Como fue discutido recientemente por Buatois y Mángano (2003), durante la última década se han integrado distintas líneas de evidencia que llevaron a la formulación del denominado "modelo de aguas salobres", plasmado principalmente en las contribuciones de Wightman *et al.* (1987) y Pemberton y Wightman (1992). En concreto, este modelo surgió de la integración de estudios en ambientes actuales, realizados principalmente en las costas del mar del Norte en las décadas del 30, 40 y 50 (e.g. Remane y Schlieper, 1971; Schäfer, 1972) y en la costa de Georgia en las décadas del 60 y 70 (e.g. Howard y Frey, 1973, 1975; Howard *et al.*, 1975), con estudios efectuados en el Mesozoico del Western Interior (e.g. Ranger y Pemberton, 1988). Este modelo ha posibilitado diferenciar icnofaunas formadas en ambientes de agua dulce, de agua salobres y de salinidad normal, en base al estudio de las adaptaciones de los organismos en diversos ecosistemas, y remarca el rol de la salinidad como factor de control en la distribución de la fauna bentónica en ambientes costeros.

En el presente estudio, la composición taxonómica, los aspectos preservacionales y las características generales de la icnofauna sugieren condiciones de agua dulce durante la acumulación de los depósitos analizados. La composición taxonómica de la icno-

fauna estudiada es comparable con otras documentadas en ambientes dulceacuícolas (e.g. Pickerill, 1992; Metz, 1996; Melchor *et al.*, 2001). Entre las características que, tomadas en conjunto, sugieren condiciones de agua dulce, cabe mencionar la presencia excluyente de patrones de pastoreo muy simples de organismos epifaunales y la ausencia de estructuras producidas por organismos infaunales y de icnotaxones típicos de ambientes marinos, tales como *Asteriacites*, *Protovirgularia*, *Nereites*, *Psammichnites* y *Curvolithus*, que son algunos de los icnogéneros comunes en ambientes marinos someros carboníferos. El dominio de trazas superficiales de organismos epifaunales y la falta de estructuras de organismos infaunales ponen de relieve la ausencia de fluctuaciones significativas en los niveles de salinidad. Estos datos argumentan en contra de un ambiente salobre, debido a que el mismo tiende a estar dominado por estructuras de infaunales que sirven de refugio frente a las extremas variaciones de salinidad que tienen lugar en la interfase agua-sedimento (Sanders *et al.*, 1965). En los depósitos analizados, las estructuras biogénicas están restringidas a los planos de estratificación y no se reconoció bioturbación vertical que oblitere la fábrica sedimentaria primaria. Las estructuras superficiales usualmente no se preservan cuando existen organismos infaunales ya que son destruidas por la actividad de éstos (Bromley, 1996). Una discusión más detallada sobre las diferencias entre icnofaunas como la aquí descritas y asociaciones típicas de ambientes salobres ha sido presentada recientemente por Buatois y Mángano (2003) al que se remite.

Esta interpretación es consistente con la ausencia de macrofauna y microfauna marina en estos depósitos. Recientemente, di Pasquo (comunicación escrita, 2001) determinó para los niveles con trazas fósiles, la presencia de esporas, polen y algas. Entre las algas, la presencia de colonias de *Botryococcus braunii*, considerada un elemento común en medios continentales (Batten y Grenfell, 1996), caracteriza la sucesión del arroyo Iquira (di Pasquo, 2003). No fueron identificadas formas de acritarcas autóctonas y se disponen abundantes formas alóctonas temporalmente provenientes de rocas más antiguas, posiblemente del Carbonífero Inferior y Devónico (di Pasquo y Azcu, 1997). Para la sucesión del perfil Arroyo Aguas Blancas, se identificó principalmente material detrítico leñoso y muy bajo porcentaje de palinomorfos, datos que favorecen la interpretación ambiental realizada.

En principio, condiciones de agua dulce podrían haber imperado tanto en cuerpos lacustres, como en sistemas de fiordos con una alta descarga de agua dulce liberada a partir del derretimiento de las masas glaciales. Ambos ambientes sólo pueden discriminarse mediante la integración de distintas líneas de evidencia y estudios regionales. Incluso es probable que

en el presente caso ambos sistemas hayan alternado ya que si los fiordos quedaron periódicamente desconectados del mar, se habrían generado cuerpos lacustres comparables con los denominados "lagos de fiordo" descritos para las actuales regiones afectadas por glaciares (Eyles *et al.*, 1991). Esta conexión-desconexión marina temporaria se produciría en respuesta a la compleja dinámica del ambiente glacial. El análisis sedimentológico de las secciones portadoras de la icnofauna en ambas localidades, sugiere la influencia indirecta y secundaria desde el glaciar. Esta situación analizada en el contexto general de la unidad conlleva a la interpretación de períodos de retracción de las masas de hielo para estos horizontes. La restricción de la icnofauna analizada a niveles muy acotados estratigráficamente impide cualquier tipo de extrapolación paleoambiental basada en su estudio, a la totalidad de la Formación Tarija.

La presencia de esta icnofauna en las Formaciones Itacuamí-Tarija pone de relieve similitudes entre estas unidades y otras equivalentes de la cuenca Paganzo, principalmente las formaciones Guandacol y Agua Colorada. Por ejemplo, la gran mayoría de las formas aquí documentadas (e.g. *Mermia*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*, *Gordia*) han sido registradas en la Formación Agua Colorada aflorante en la región de Sierra de Narváez (Buatois y Mángano, 1990, 1992, 1993). Estas formas se presentan tanto en depósitos acumulados por decantación, como en depósitos a partir de corrientes de *underflow* y turbiditas diluidas. Una icnofauna similar, conteniendo *Gordia*, *Treptichnus* y *Orchesteropus*, entre otras formas, fue documentada por Pazos (2000) en estratos de la Formación Guandacol en la clásica localidad de Cuesta de Huaco. En esta misma unidad, pero en la localidad de Huerta de Huachi, Buatois y Mángano (2003) reconocieron pistas de pastoreo (e.g. *Mermia*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*, *Gordia*), trazas de locomoción (e.g. *Undichna*, *Diplichnites*, *Orchesteropus*) y escasas trazas de descanso (*Rusophycus*) y de alimentación (*Treptichnus*, *Circulichnis*). La icnofauna de pistas de pastoreo de la Formación Guandacol es prácticamente idéntica a la de las formaciones Agua Colorada y Tarija.

Las similitudes entre las asociaciones de trazas fósiles de las cuencas Paganzo y Tarija reflejan la existencia de condiciones paleoecológicas y paleoambientales comparables, como resultado del evento glacial que afectó al Gondwana occidental durante el Carbonífero Tardío. El derretimiento de grandes masas glaciares, como consecuencia del mejoramiento climático que sucedió a la glaciación namuriana-westfaliana, generó ecosistemas de naturaleza muy particular y extendido desarrollo en zonas perigondwánicas (Buatois *et al.*, 2001). En la cuenca Paganzo, los depósitos vinculados a la transgresión postglacial

con icnofaunas de naturaleza dulceacuícola presentan localmente intercalaciones de niveles con acritarcas (Limarino *et al.*, 2001; Gutierrez y Limarino, 2001). Al menos parte de estas sucesiones se habrían acumulado en sistemas de fiordos de enormes dimensiones, en los cuales la gran descarga de agua dulce asociada a la desglaciación habría generado la migración del límite de salinidad hacia el mar. De este modo, dicho límite de salinidad se habría desplazado a distancias de la costa mayores de las que caracterizan a los fiordos actuales, produciendo el desarrollo de ecosistemas de naturaleza "continental" en ambientes de fisiografía prácticamente marina (Buatois *et al.*, 2001).

Conclusiones

Se documenta por primera vez la presencia de trazas fósiles en la cuenca Tarija (Carbonífero Superior) del norte argentino. La icnofauna se presenta en depósitos de grano fino asociados a diamictitas vinculadas al evento glacial que tuvo lugar en el oeste del Gondwana hacia el Namuriano-Westfaliano.

La composición taxonómica, la preservación y las características generales de la icnofauna (*e.g.* presencia excluyente de patrones de pastoreo muy simples de organismos epifaunales, ausencia de elementos típicos de ambientes marinos y de trazas de organismos infaunales) sugieren el desarrollo de la icnofacies de *Mermia* bajo condiciones de agua dulce durante la depositación de los niveles portadores de icnofósiles. En principio, estas condiciones podrían haber imperado tanto en cuerpos lacustres, como en sistemas de fiordos con una alta descarga de agua dulce liberada a partir del derretimiento de las masas glaciales.

La presencia de esta icnofauna en las Formaciones Itacuamí-Tarija pone de relieve similitudes entre estas unidades y otras equivalentes de la cuenca Paganzo, principalmente las Formaciones Guandacol y Agua Colorada. Este hecho refleja la existencia de similares condiciones paleoecológicas y paleoambientales como resultado del evento glacial que afectó al Gondwana occidental durante el Carbonífero Tardío.

Agradecimientos

Gabriela Mángano leyó el manuscrito y brindó comentarios sobre la icnofauna, Mercedes di Pasquo analizó las muestras para palinología, Lisandro Martínez colaboró en las tareas de campo y Rodolfo Aredes se encargó de la preparación de los especímenes y de controlar la lista bibliográfica. Agradecemos las sugerencias aportadas por los árbitros Oscar López Gamundi y Ricardo Melchor. Los fondos para la realización de estos estudios han sido proporcionados por la Fundación Antorchas y la Agencia de Promoción en Ciencia y Tecnología (LAB) y por CONICET, PEI n°0145/98 (CDP). Este trabajo es una contribución al proyecto

IGCP-471 "Evolution of Western Gondwana during the late Paleozoic: Tectonosedimentary Record, Paleoclimates and Biological Changes".

Bibliografía

- Azcuy, C.L. y Laffitte, G. 1981. Palinología de la Cuenca Noroeste Argentina. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis) Actas 4: 823-838.
- Azcuy, C.L. y di Pasquo, M.M. 1999. Carbonífero y Pérmico de las Sierras Subandinas, Cordillera Oriental y Puna. *Instituto de Geología y Recursos Minerales, Geología Argentina* (Buenos Aires), *Anales* 29: 239-260.
- Batten, D.J. y Grenfell, H. R. 1996. Green and Blue-Green Algae. *Botryococcus*. En: J. Jansonius, y McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation 1: 205-214.
- Brady, L.F. 1947. Invertebrate tracks from the Coconino Sandstone of northern Arizona. *Journal of Paleontology* 21: 466-472.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils. Biology, taphonomy and applications*. Chapman and Hall, Londres, 361 p.
- Buatois, L. A. y Mángano, M. G. 1990. Una asociación de trazas fósiles del Carbónico lacustre del área de Los Jumes, Catamarca, Argentina: Su comparación con la Icnofacies de *Scoyenia*. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (San Miguel de Tucumán), Actas 1, Serie Correlación Geológica 7: 77-81.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1992. Abanicos sublacustres, abanicos submarinos o plataformas glaciáricas? Evidencias icnológicas para una interpretación paleoambiental del Carbonífero de la cuenca Paganzo. *Ameghiniana* 29: 323-335.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1993. Trace fossils from a Carboniferous turbiditic lake: Implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos* 2: 237-258.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: An archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos* 4: 151-161.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1998. Trace fossil analysis of lacustrine facies and basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 140: 367-382.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2002. Trace fossils from Carboniferous floodplain deposits in western Argentina: Implications for ichnofacies models of continental environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 183: 71-86.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003. Caracterización icnológica y paleoambiental de la localidad tipo de *Orchesteropus atavus*, Huerta de Huachi, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 40: 53-70.
- Buatois, L.A., Jalfin, G. y Aceñolaza, F.G. 1997. Permian nonmarine invertebrate trace fossils from southern Patagonia, Argentina: Ichnologic signatures of substrate consolidation and colonization sequences. *Journal of Paleontology* 71: 324-336.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1998a. Taxonomic reassessment of the ichnogenus *Beaconichnus* and additional examples from the Carboniferous of Kansas, U.S.A. *Ichnos* 5: 287-302.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1998b. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleo-valley: The Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas. *Journal of Paleontology* 71: 152-180.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Netto, R.G. 2001. Paleoeosistemas anactuales vinculados a la glaciación gondwánica: evidencias en el Paleozoico superior del oeste de Argentina y sur de Brasil. *Segundo Simposio Argentino Paleozoico Superior, Resúmenes*, Trelew, p. 3.
- Del Papa, C.E. y Martínez, L. 2001. Sedimentación lacustre glaci-

- dominada en la Formación Tarija (Carbonífero), sierra de Aguaraquí, noroeste argentino. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 8: 61-76.
- di Pasquo, M.M. (2003). Avances sobre palinología, bioestratigrafía y correlación de las asociaciones presentes en los Grupos Macharetí y Mandiyutí, Neopaleozoico de la cuenca Tarija, provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 40: 3-32.
- di Pasquo, M.M. y Azcuy, C.L. 1997. Palinomorfos retrabajados en el Carbonífero Tardío de la cuenca Tarija (Argentina) y su aplicación a la datación de eventos diastróficos. *Revista Brasileira Geociencias* 2 (Nº especial): 28-42.
- di Pasquo, M.M. y Azcuy, C.L. 1999. Paleontología, Paleoclima y Correlación de estratos carboníferos en la provincia de Salta sobre la base de palinomorfos. *14º Congreso Geológico Argentino* (Salta), *Relatorio* 1: 254-260.
- Emmons, E. 1844. *The Taconic System: Based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island*. Caroll and Cook, Albany. 68 p.
- Eyles, N., Eyles, C.H. y Miall, A.D. 1983. Lithofacies types and vertical profile models; an alternative approach to the description and environmental interpretation of glacial diamict and diamictite sequences. *Sedimentology* 30: 393-410.
- Eyles, N., Mullins, H.T. y Hine, A.C. 1991. The seismic stratigraphy of Okanagan Lake, British Columbia; a record of rapid deglaciation in a deep 'fjord-lake' basin. *Sedimentary Geology* 73: 13-41.
- Fernández Garrasino, C.A., Gebhard, J.A. y Narciso, V. 1984. Mapa Geológico del Noroeste Argentino, escala 1:500.000. *9º Congreso Geológico Argentino* (Bariloche), *Actas* 4: 208-210.
- Fitch, A. 1850. A historical, topographical and agricultural survey of the County of Washington. Part 2-5. *Transactions of the New York Agricultural Society* 9: 753-944.
- Gevers, T.W., Frakes, L.A., Edwards, L.N. y Marzolf, J.E. 1971. Trace fossils in the Lower Beacon sediments (Devonian), Darwin Mountains, southern Victoria Land, Antarctica. *Journal of Paleontology* 45: 81-94.
- Gluszek, A. 1995. Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. *Studia Geologica Polonica* 108: 171-202.
- Gutiérrez, P.R. y Limarino, C.O. 2001. Palinología de la Formación Malanzán (Carbonífero Superior), La Rioja, Argentina: nuevos datos y consideraciones paleoambientales. *Ameghiniana* 38: 99-118.
- Han, Y. y Pickerill, R.K. 1995. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. *Ichnos* 4: 83-118.
- Howard, J.D. y Frey, R.W. 1973. Characteristic physical and biogenic sedimentary structures in Georgia estuaries. *American Association of Petroleum Geologists Bulletin* 57: 1169-1184.
- Howard, J.D. y Frey, R.W. 1975. Regional animal-sediment characteristics of Georgia estuaries. *Senckenbergiana Maritima* 7: 33-103.
- Howard, J.D., Elders, C.A. y Heinbokel J.F. 1975. Estuaries of the Georgia coast, U.S.A.: Sedimentology and biology, V. Animal-sediment relationships in estuarine point bar deposits, Ogeeche River-Ossabaw Sound, Georgia. *Senckenbergiana Maritima* 7: 181-204.
- Keighley, D.G. y Pickerill, R.K. 1996. Small *Cruziana*, *Rusophycus*, and related ichnotaxa from eastern Canada: the nomenclatural debate and systematic ichnology. *Ichnos* 4: 261-285.
- Ksiazkiewicz, M. 1968. O niektrych problematykach z flissy Karpat Polskich (Czes). *Polskiego Towarzystwa Geologicznego W. Krakowie* 38: 3-17.
- Limarino, C.O., Césari, S.N., Net, L.I., Marensi, S., Gutierrez, P.R. y Tripaldi, A. 2001. Desarrollo paleogeográfico y sedimentología de la transgresión namuriana en la Cuenca Paganzo. *Segundo Simposio Argentino Paleozoico superior* (Trelew), *Resúmenes*, p. 15.
- López Gamundi, O.R. 1982. Carácter cratónico de la sedimentitas de la Formación Tarija (Carbonífero Superior), sierra de Aguaraquí, República Argentina. *Revista de la Asociación de Mineralogía, Petrología y Sedimentología* 13: 17-24.
- López Gamundi, O.R. 1986. Sedimentología de la Formación Tarija, Carbonífero de la sierra de Aguaraquí, provincia de Salta. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 41: 334-355.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Claps, G. 1996. Grazing trails formed by soldier fly larvae (Diptera, Stratiomyidae) and their paleoenvironmental and paleoecological implications for the fossil record. *Ichnos* 4: 163-167.
- Melchor, R.N. 2001. Icnología y sedimentología de una sucesión lacustre influenciada por tormentas: Formación Los Rastros (Triásico), Talampaya, La Rioja. *4º Reunión Argentina de Icnología y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur* (San Miguel de Tucumán), *Resúmenes*, p. 56.
- Metz, R. 1996. Newark Basin ichnology: The Late Triassic Perkasié Member of the Passaic Formation, Sanatoga, Pennsylvania. *North-eastern Geology and Environmental Sciences* 18: 118-129.
- Pazos, P.J. 2000. Trace fossils and facies in glacial to postglacial deposits from the Paganzo basin (Late Carboniferous), central Precordillera, Argentina. *Ameghiniana* 37: 23-38.
- Pemberton, S.G. y Wightman, D.M. 1992. Ichnological characteristics of brackish water deposits. En: S.G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration - A core workshop*. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop* 17: 141-167.
- Pickerill, R.K. 1992. Carboniferous nonmarine invertebrate ichnoscenes from southern New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos* 2: 21-36.
- Pickerill, R.K., Han, Y. y Jiang, D. 1998. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies - a Reply. *Ichnos* 5: 313-316.
- Pollard, J.E. y Walker, E. 1984. Reassessment of sediments and trace fossils from Old Red Sandstone (Lower Devonian) of Dunure, Scotland, described by John Smith (1909). *Geobios* 17: 567-576.
- Ranger, M.J. y Pemberton, S.G. 1988. Marine influence on the McMurray Formation in the Primrose area, Alberta. En D.P. James y D.A. Leckie (eds.), *Sequences, Stratigraphy, Sedimentology: Surface and Subsurface*. *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir* 15: 439-450.
- Remane, A. y Schlieper, C. 1971. *Biology of Brackish Water*. John Wiley and Sons, New York, 372 p.
- Salfity, J., Azcuy, C.L., López Gamundi, O., Valencio, D.A., Vilas, J.F., Cuerda, A. y Laffitte, G. 1987. Cuenca Tarija. En: S. Archangelsky (ed.), *El sistema Carbonífero en la República Argentina*. Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), pp. 15-37.
- Sanders, H.L., Mangelsdorf, P.C. y Hampson, G.R. 1965. Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* 10 (Supplement): R216-R229.
- Schäfer, W. 1972. *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. University of Chicago Press, Chicago, 568 p.
- Smith, J. 1909. *Upland Fauna of the Old Red Sandstone Formation of Carrick, Ayrshire*. Kilwinning, Cross.
- Starck, D., Gallardo, E. y Schulz, A. 1992. Cuenca Tarija: Estratigrafía de la porción argentina. *Boletín de Informaciones Petroleras* 30: 2-14.
- Starck, D., Gallardo, E. y Schulz, A. 1993. Neopaleozoic stratigraphy of the Sierras Subandinas Occidentales and Cordillera Oriental Argentina. With comments on the southern border of the Tarija basin. *12º Congreso Internacional de la Stratigraphie et Geologie du Carbonifère et Permien* (Buenos Aires, 1991) *Comptes Rendus* 2: 353-372.
- Thomas, G.S.P. y Connell R.J. 1985. Iceberg drop, dump, and grounding structures from Pleistocene glacio-lacustrine sediments, Scotland. *Journal of Sedimentary Petrology* 55: 243-249.
- Walker, E.F. 1985. Arthropod ichnofauna of the Old Red Sandstone at Dunure and Montrose, Scotland. *Transactions Royal Society of Edinburgh* 76: 287-297.
- Wetzel, A. y Bromley, R.G. 1996. Re-evaluation of the ichnogenus *Helminthopsis* - a new look at the type material. *Palaeontology*

- 39: 1-19.
- Wetzel, A., Kamelger, A. y Bromley, R. 1998. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies - a Discussion. *Ichnos* 5: 309-312.
- White, K.D. 1923. Detailed reconnaissance of the Candado range and the Tarija valley between the Pescado river and the mouth of the Itau river with supplementary data on the San Telmo range, SE Bolivia and NO Argentina. *Informe Interno Standard Oil Company Bolivia, Informe N°16*.
- Wightman, D.M., Pemberton, S.G. y Singh, C. 1987. Depositional modelling of the Upper Mannville (Lower Cretaceous), east-central Alberta: implications for the recognition of brackish water deposits. En: R.W. Tillman y K.J. Weber (eds.), *Reservoir Sedimentology. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 40: 189-220.

Recibido: 3 de diciembre de 2001.