

## ICNOLOGIA DE AMBIENTES CONTINENTALES: PROBLEMAS Y PERSPECTIVAS

Luis A. BUATOIS<sup>1</sup> y M. Gabriela MANGANO<sup>1</sup>

**ABSTRACT: ICHNOLOGY OF NONMARINE ENVIRONMENTS: PROBLEMS AND PERSPECTIVES.** A wide variety of biogenic structures mainly produced by insects, spiders, crustaceans, gastropods, bivalves, nematomorphs, nematodes and annelids has been reported from modern nonmarine environments. Although the preservation potential of these structures is highly variable, the invertebrate trace fossil record of nonmarine settings has shown to be richer than once believed. In eolian deposits, low density ichnofaunas are dominated by arthropod crawling traces commonly associated with vertebrate trackways. Fluvial successions tend to be dominated by arthropod traces associated with vertebrate burrows and root structures. Low diversity ichnofaunas occur in channel deposits. Low to moderate ichnodiversity assemblages of grazing trails and locomotion/feeding structures are common in floodplain sediments, particularly concentrated in pond deposits. Closed-basin lake successions have a meagre trace fossil record, but open-basin lake deposits may host abundant ichnofossils. In alluvial-lacustrine transitional zones, meniscate burrows and arthropod trackways are common, whereas in low energy nearshore and offshore lake deposits, relatively high diversity feeding structure and grazing trail ichnofaunas are present. Nonmarine ichnofossils evidence paleoenvironmental trends that are directly linked to progressive ecospace utilization, resulting in a significant increase of the ichnodiversity throughout the Paleozoic. Additionally, depth and extent of bioturbation also increased from the Permian into the Mesozoic and Cenozoic. At present, three nonmarine archetypical ichnofacies have been recognized. The *Termitichnus* ichnofacies typifies terrestrial deposits; the *Scoyenia* ichnofacies characterizes transitional subaerial/aquatic environments; and the *Mermia* ichnofacies occurs in permanent subaqueous lacustrine substrates. However, potential additional ichnofacies may be recognized in the future for other nonmarine environments, such as eolian dunes, dry interdunes, fluvial channels, and high energy lake shorelines.

**KEY WORDS:** Trace fossils, nonmarine environments, ichnofacies.

**PALABRAS CLAVE:** Trazas fósiles, ambientes continentales, icnofacies.

### INTRODUCCION

Tradicionalmente, se ha considerado a los ambientes continentales como poco propicios para la formación y preservación de estructuras biogénicas producidas por invertebrados. La idea corrientemente aceptada era que las icnofaunas continentales se caracterizaban por ser poco abundantes, de baja diversidad, de un nivel inferior de complejidad y con pobre potencial de preservación. Desde hace aproximadamente quince años, son numerosos los estudios que han contribuido a cambiar esta visión un tanto nega-

tiva mediante la documentación de interesantes y variadas asociaciones de trazas fósiles en ambientes no marinos (*e.g.* Bromley y Asgaard, 1979; Pollard *et al.*, 1982; Tevesz y McCall, 1982; Bown, 1982; Bown y Kraus, 1983; Walter, 1983; Archer y Maples, 1984; Tandon y Naug, 1984; Walker, 1985; D'Alessandro *et al.*, 1987; Gordon, 1988; Maples y Archer, 1989; Buatois y Mángano, 1990, 1993a; Gierlowski-Kordesch, 1991; Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993; Pickerill, 1992; Melchor y Poiré, 1992; Hasiotis y Mitchell, 1993; Hasiotis *et al.*, 1993; Genise y Bown, 1994 a,b; MacNaughton y Pickerill, 1995). Notablemente, esta situación fue predicha hace ya bastante tiempo por Howard (1978), quien señaló que a medida que más y más geólogos incluyeran a las trazas fósiles en sus listados de campo, aumentarían las menciones de icnofósiles en ambientes fluviales y lacustres. Parece ser entonces que la generalizada noción de que las trazas fósiles son raras en ambientes continentales resulta ser un reflejo de la falta de estudios al respecto y no de la verdadera ausencia de

<sup>1</sup> CONICET. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. C.C. 1 (Correo Central), 4000 San Miguel de Tucumán. Argentina.

Dirección Actual: Kansas Geological Survey, 1930 Constant Ave., Campus West. The University of Kansas. Lawrence KS. 66047.N USA.

especímenes (Frey y Pemberton, 1987). Recientes revisiones sobre la icnología de ambientes continentales pueden encontrarse en Hasiotis y Bown (1992) y Donovan (1994).

De todos modos, nuestro conocimiento de la icnología de invertebrados en ambientes continentales es aún insuficiente. Por ejemplo, si bien en sucesiones marinas y costeras se han reconocido ocho icnofacies (icnofacies de *Teredolites*, *Trypanites*, *Glossifungites*, *Psilonichnus*, *Skolithos*, *Cruziana*, *Zoophycos* y *Nereites*), sólo tres icnofacies han sido formalmente definidas en ambientes continentales: icnofacies de *Termitichnus*, *Scoyenia* y *Mermia* (Buatois y Mángano, 1995a). Asimismo, como bien ha señalado recientemente Pickerill (1992), son aún relativamente pocos los estudios que han documentado la presencia de icnofósiles en ambientes continentales mediante una asignación taxonómica formal. Demasiado frecuentemente, la mayor parte o la totalidad de los componentes de una asociación son dejados en nomenclatura abierta o clasificados sólo a nivel icnogénérico. Este hecho perjudica notablemente la realización de estudios comparativos y de síntesis, que posibiliten establecer patrones de agrupamiento y de recurrencia de trazas fósiles. Por otra parte, son también pocos los estudios que combinan adecuadamente la caracterización sistemática de icnofósiles con la documentación e interpretación detallada de las facies asociadas, lo cual complica la determinación de las implicancias paleoambientales de las distintas icnofaunas de invertebrados continentales.

En este trabajo nos proponemos efectuar una revisión y puesta al día del estado del conocimiento icnológico de ambientes continentales, comentando las evidencias e hipótesis más significativas que han sido propuestas y, presentando las líneas de investigación hoy abiertas. Para ello, discutiremos primero algunos aspectos de la icnología de ambientes actuales, para luego superar la barrera de fosilización y adentrarnos con más detalle en el estudio de las estructuras biogénicas en sucesiones sedimentarias antiguas. En segundo término, nos detendremos en la discusión de modelos de icnofacies y en la caracterización de asociaciones de distintos ambientes continentales. Finalmente, efectuaremos una mirada a los patrones de colonización de los ambientes continentales basándonos en el análisis del registro estratigráfico y discutiremos las perspectivas que plantean las futuras investigaciones icnológicas. Si bien haremos algunas referencias a los problemas derivados del estudio de trazas de vertebrados, nuestra revisión se centrará principalmente en la icnología de invertebrados.

#### NEOICNOLOGIA DE AMBIENTES CONTINENTALES

La neoicnología fue fundada como disciplina científica por Charles Darwin (Pemberton y Frey,

1990). Las lombrices, organismos que pasan casi desapercibidos para muchos de nosotros, atrajeron poderosamente la curiosidad naturalista de Darwin, quien dedicó mucho tiempo a su estudio, interesándose en las estructuras que creaban y los efectos de su comportamiento. Como resultado de sus observaciones, Darwin escribió numerosos artículos, culminando con la publicación del famoso "Libro de las Lombrices" (*The Worm Book*; Darwin, 1881). Quizás esta extraña fascinación tuvo un sustrato filosófico profundo y reflejó la constante búsqueda de Darwin por sustentar empíricamente la hipótesis del gradualismo: la acumulación de pequeños eventos puede producir cambios significativos (Gould, 1982). De todos modos, las pioneras investigaciones llevadas a cabo por Darwin en el jardín de su propia casa, ubicada en las proximidades de Londres, poseen un innegable valor programático para la neoicnología. Como señalaron Pemberton y Frey (1990), el "Libro de las Lombrices" representa el primer tratado de neoicnología, en el cual no sólo puede encontrarse un increíble volumen de cuidadosas observaciones, sino que también se documenta un gran número de ingeniosos experimentos cuantitativos, algunos de los cuales duraron más de treinta años!. Observando el gran volumen de material movilizado por las lombrices y las características del sedimento, Darwin realizó las primeras observaciones tendientes a dilucidar el tipo trófico de los organismos excavadores. También estableció las técnicas de excavación empleadas por las lombrices de tierra en distintos tipos de sedimento y la morfología de las estructuras producidas. Uno de los ingeniosos experimentos ideados por Darwin, mediante el uso de fragmentos de creta, permitió definir cuantitativamente la tasa de bioturbación y la profundidad alcanzada por estos organismos vermiformes. Por éste y otros relevantes aportes, cabe recordar que el "Libro de las Lombrices" le valió a Darwin el título de padre fundador de disciplinas tales como la ecología, la etología de invertebrados y la edafología, a las que hoy deberíamos agregar la neoicnología (Pemberton y Frey, 1990).

Los estudios de Darwin sobre las "lombrices" abrieron un vasto e insospechado campo de estudio en nuestro siglo. El análisis de ambientes modernos, como lagos efímeros y perennes, arroyos, planicies de inundación, campos de dunas, etc., ha permitido documentar un abundante y diverso conjunto de estructuras biogénicas con potencial de preservación variable. Una valiosa síntesis de la neoicnología de ambientes continentales, enfatizando particularmente los ambientes acuáticos, fue realizada por Chamberlain (1975), quien documentó una considerable variedad de estructuras biogénicas en distintos ambientes no marinos. Estas observaciones permitieron detectar las clásicas categorías etológicas (*e.g.* estructuras de habitación, alimentación, descanso, locomoción y pastoreo) y también comportamiento más

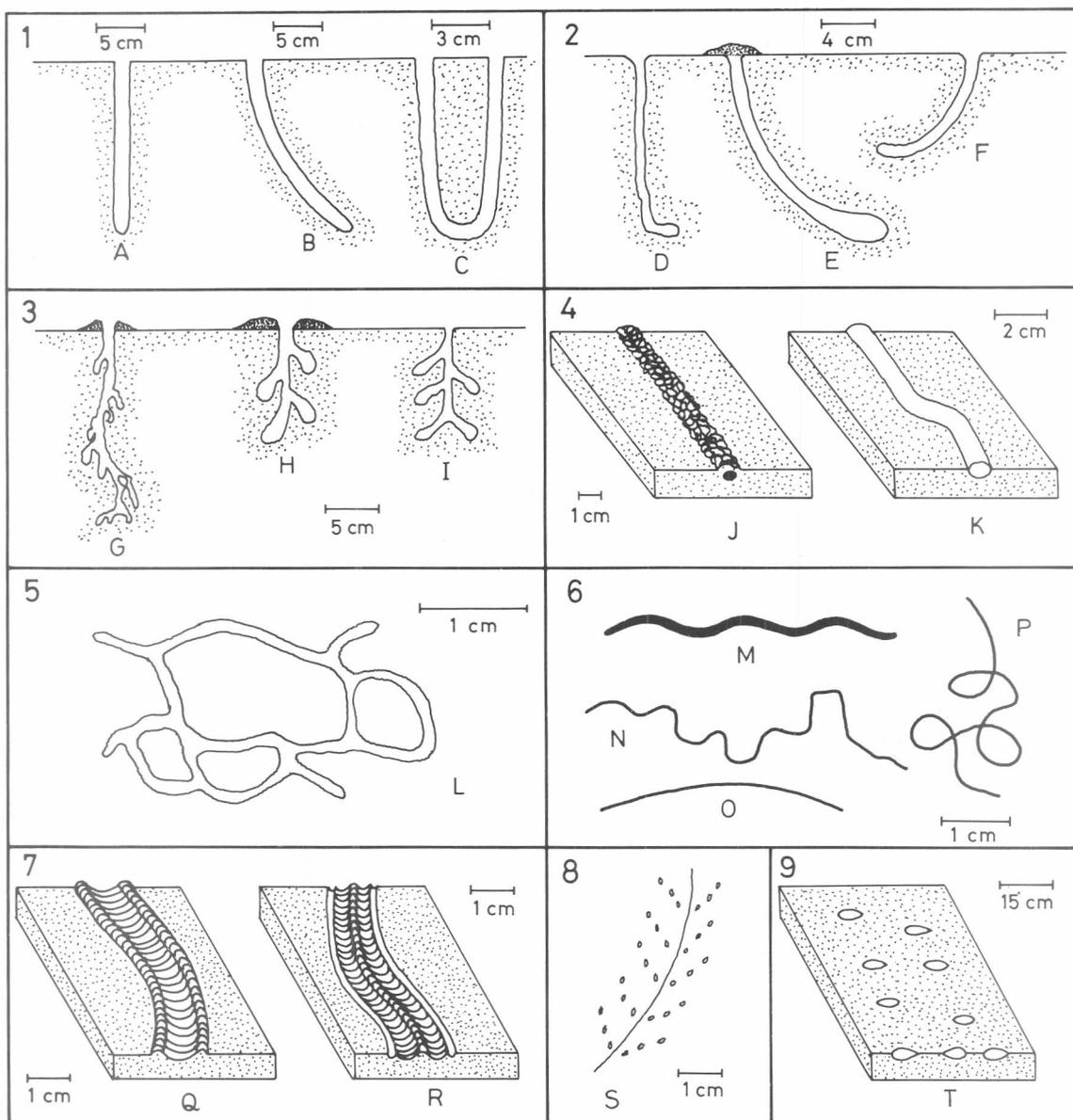


Figura 1. Diseños arquitecturales básicos en estructuras biogénicas de invertebrados en ambientes continentales actuales. En cada caso se consignan los organismos productores y, cuando es posible, el tipo de icnogénero resultante si la estructura se preservase en el registro fósil. Diseño 1: A, producida por arañas lobo, tipo *Skolithos*; B, producida por grillos camello, tipo *Skolithos*. C, producida por larvas de moscas de agua, tipo *Arenicolites*. Diseño 2: D, producida por escarabajos de suelo; E, producida por chinches costeras; F, producida por avispas excavadoras, tipo *Macanopsis*. Diseño 3: G, H, producida por abejas solitarias; I, producida por avispas excavadoras. Diseño 4: J, producida por avispas en fangos cohesivos; K, producida por insectos o crustáceos, tipo *Planolites*. Diseño 5: L, producida por grillos topo (*mole crickets*) o escarabajos de barro (*mud-loving beetle*). Diseño 6: M, producida por nematodos o larvas de dípteros, tipo *Cochlichnus*; N, O, P, producida por nematomorfos o larvas de dípteros, tipo *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites* y *Mermia*, respectivamente. Diseño 7: Q, producida por gastrópodos, tipo *Scolicia*; R, producida por branquiópodos, tipo *Cruziana*. Diseño 8: S, producida por escorpiones, tipo *Paleohelcura*; Diseño 9: T, producida por bivalvos, tipo *Lockeia*. Basado en Chamberlain (1975), Ahlbrandt *et al.* (1978), Ratcliffe y Fagerstrom (1980) y observaciones personales.

complejos, evidenciados por la presencia de cámaras o celdas de incubación, pupales, de estivación, de hibernación, etc. (véase también Genise, 1993). Los or-

ganismos responsables de la construcción de tubos, pistas y huellas en ambientes continentales actuales corresponden tanto a vertebrados (*e.g.* anuros, roedo-

res), como invertebrados. Dentro de estos últimos, están presentes los gusanos (principalmente platelmintos, nematodos, nematomorfos y anélidos), una amplia variedad de artrópodos (entre los que se destacan insectos, arácnidos y crustáceos) y moluscos (gastropodos y bivalvos). Asimismo, Chamberlain (1975) señaló algunas diferencias entre las asociaciones de los distintos ambientes, notando, por ejemplo, tipos de comportamiento variados en aguas someras y predominio de organismos detritívoros en ambientes profundos.

Trabajos posteriores, como los de Ahlbrandt *et al.* (1978) y Ratcliffe y Fagerstrom (1980), expandieron la discusión de consideraciones etológicas y ecológicas en ambientes eólicos y de planicie de inundación, respectivamente. Ratcliffe y Fagerstrom (1980) presentaron un interesante estudio sobre bioturbación en planicies de inundación holocenas, poniendo especial énfasis en las estructuras generadas por insectos y arácnidos. De acuerdo a estos autores, la mayor parte de las trazas en estos ambientes son producidas por dichos grupos y, curiosamente, las observaciones de estructuras biogénicas han sido llevadas a cabo circunstancialmente por entomólogos, razón por la cual gran parte de estas construcciones no fueron descritas formalmente.

Ratcliffe y Fagerstrom (1980) reconocieron 8 órdenes (7 de insectos y 1 de arácnidos) y 31 familias de bioturbadores (27 de insectos y 4 de arácnidos) en estos ambientes. Entre los insectos más comunes, podemos citar a langostas y grillos (Orden Orthoptera), chinches (Orden Hemiptera), escarabajos (Orden Coleoptera) y hormigas, avispas y abejas (Orden Hymenoptera). Estas estructuras biogénicas, al igual que las de los arácnidos, pueden caracterizarse como pistas superficiales o excavaciones endoestratales de poca profundidad, simples o ramificadas. Un rasgo característico es la convergencia morfológica de estructuras generadas por distintos insectos. Contrariamente, pueden existir considerables diferencias entre estructuras producidas por la misma especie (o incluso el mismo individuo) en distintos estadios ontogenéticos, con distinto grado de humedad, textura del sustrato, etc. Este hecho ha sido particularmente bien documentado por Ahlbrandt *et al.* (1978) en campos de dunas, donde observaron el comportamiento de avispas de arena (*sand wasps*), grillos camellos (*camel crickets*), arañas lobo (*wolf spider*), escarabajos tigre (*tiger beetle*), y termitas, entre otros. Estos autores describieron las estructuras producidas por algunas especies de avispas de arena, correspondientes a una subfamilia de avispas cavadoras que incluye más de mil especies (Evans, 1966). La especie *Bembix pruinoso* construye tres tipos de excavaciones. Los machos producen estructuras de refugio, de poca profundidad, para escapar del excesivo calor y del frío. Las hembras excavan estructuras de incubación de hasta 40 cm de profundidad, con largas cámaras

terminales donde depositan los huevos. En una fase final de la construcción, las hembras pueden excavar también tubos falsos cortos, laterales a la cámara terminal, con el objeto de engañar a los parásitos.

Las técnicas de excavación utilizadas por los insectos es un tema particularmente interesante. La morfología de los insectos cavadores se encuentra en alguna forma adaptada para tal tarea. Las mandíbulas pueden ser utilizadas para escarbar el sedimento y dragar guijarros, en cuyo caso son mucho más robustas que en insectos no cavadores. Las patas delanteras presentan frecuentemente forma de pala, con áreas laterales, espinas y pelos para manipular los materiales de excavación. Un caso particularmente conocido es el del grillo topo (Orthoptera: Gryllotalpidae), que presenta la tibia de las patas delanteras totalmente modificada, lo cual le permite escarbar el sedimento, dejando distintivas huellas o construir sistemas de galerías subsuperficiales o profundas, de acuerdo al grado de humedad del sustrato y al tipo de sedimento (Metz, 1990). Finalmente, el pigidio puede estar muy desarrollado y adoptar una forma chata en aquellas especies que lo utilizan para empujar o taladrar el sedimento. Los términos raspadores (*rakers*), empujadores (*pushers*), arrancadores (*pullers*) y cargadores (*carriers*) tipifican distintas estrategias de excavación observadas en avispas (Olberg, 1959), que pueden ser extendidas para incluir al resto de los insectos bioturbadores (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980). No puede asumirse que estos cuatro modos de excavar se excluyan mutuamente. Algunos insectos comienzan su nido como raspadores y cuando alcanzan niveles más húmedos, se vuelven arrancadores.

Asimismo, Ratcliffe y Fagerstrom (1980) señalaron que las paredes de las trazas de insectos y arácnidos eran poco definidas, no estaban recubiertas por mucus y carecían totalmente de halos de alteración. Finalmente, estos estudios revelaron que las estructuras biogénicas identificadas no eran exclusivas de un determinado ambiente, del mismo modo que no lo eran los organismos que las construyeron.

Otros estudios en ambientes no marinos subacuáticos han analizado los cambios físicos y químicos sufridos por el sedimento cuando es afectado por la acción bioturbadora de organismos (*e.g.* McCall y Tvesz, 1982; Fischer, 1982). El análisis de fondos de lagos eutróficos actuales pone en evidencia el dominio de organismos detritívoros en sedimentos distales (particularmente larvas de quironómidos y oligoquetos), mientras los ambientes someros presentan una comunidad más diversa taxonómicamente y más variada en tipos tróficos (*e.g.* anfípodos, bivalvos, gastropodos, distintos tipos de insectos) (McCall y Tvesz, 1982). Las larvas de quironómidos son excelentes indicadores paleoclimáticos y paleoecológicos, razón por la cual han captado la atención de los paleolimnólogos. Estas larvas de dípteros constituyen un grupo particularmente interesante por sus activi-

dades bioturbadoras y sus trazas se encuentran bien documentadas, tanto en ambientes naturales como en laboratorio (McLachlan y Cantrell, 1976; McCall y Tevesz, 1982). Las excavaciones realizadas pueden adoptar variados diseños (tubos en U, tubos verticales a inclinados simples, sistemas de galerías complejas, etc.) y ocupan comúnmente los 10 cm superiores del sustrato, aunque pueden alcanzar profundidades de hasta 50 cm (cf. McCall y Tevesz, 1982).

Otros ejemplos de observaciones de trazas en ambientes continentales recientes pueden encontrarse en Moussa (1970), Metz (1987 a, b), Clark y Ratcliffe (1989) y Mángano *et al.* (1996).

Ratcliffe y Fagerstrom (1980) propusieron seis categorías, que corresponden a patrones constructivos básicos, en las que agrupan las estructuras biogénicas de planicies de inundación holocenas. Estas seis categorías son interpretadas como posibles análogos modernos de icnogéneros conocidos en el registro geológico (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980, cuadro I). Basándonos en esta clasificación, pero incluyendo también las trazas de otros grupos de invertebrados (*e.g.* gusanos, moluscos, crustáceos) producidas en distintos ambientes continentales, hemos definido nueve diseños arquitecturales básicos de estructuras biogénicas de invertebrados (figura 1). A estas nueve categorías deberían sumarse los diversos patrones arquitecturales de estructuras edificadas por algunos insectos, tales como escarabajos y abejas, particularmente importantes en ambientes subaéreos (véase Genise, 1993). El diseño arquitectural 1 representa el patrón más sencillo de excavación y corresponde a tubos endoestratales cilíndricos, verticales, simples o en U, de distintos tamaños y ornamentaciones que, si se preservan en el registro fósil, podrían ser asignados a icnogéneros tales como *Skolithos*, *Cylindricum*, o *Arenicolites*. Estos tipos de trazas son frecuentemente consideradas como estructuras de habitación (*Domichnia*) de organismos suspensívoros, atribuidas a forónidos, anélidos y atremátidos. Sin embargo, en ambientes subaéreos, pueden ser construídas por arañas e insectos, como refugios de temperatura extrema con el fin de atrapar a sus presas, o para descansar. Estas observaciones en ambientes modernos demuestran claramente las limitaciones de las clásicas categorías etológicas (véase también Genise, 1993). Ratcliffe y Fagerstrom (1980) señalaron al respecto la necesidad de reevaluar las implicancias etológicas de *Skolithos*, particularmente en sedimentos no marinos post-pennsylvanianos. El diseño arquitectural 2 está formado por tubos endoestratales, ligeramente más complejos, verticales o inclinados, caracterizados por la presencia de una cámara terminal de dimensiones variadas. Este tipo de estructuras es potencialmente asignable a icnogéneros tales como *Macanopsis* o, tal vez, *Conichnus*. Resulta arriesgado determinar si las diferencias morfológicas entre los

diseños arquitecturales 1 y 2 tienen implicancias etológicas directas (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980). Las cámaras pueden cumplir distintas funciones, pudiendo servir como depósitos de huevos, como albergue durante el estadio pupal o simplemente para permitir la rotación del organismo. El diseño arquitectural 3 corresponde a excavaciones endoestratales complejas y delicadas, verticales o inclinadas, que pueden presentar tubos laterales con cámaras adyacentes. Este patrón sumamente complejo sería aparentemente exclusivo de los insectos. No se conocen icnogéneros comparables en el registro, casi con seguridad debido al bajo potencial de preservación de estas estructuras. El diseño 4 corresponde a tubos endoestratales o semiendoestratales, predominantemente horizontales, de diámetro constante, ocasionalmente ramificados, comparables a los que en el registro han sido asignados a los icnogéneros *Planolites*, *Palaephycus* o *Edaphichnium*. Este diseño comprende tanto estructuras de habitación, como de alimentación, construídas probablemente por insectos o crustáceos. El diseño 5 incluye a sistemas de galerías endoestratales o semiendoestratales, con paredes lisas u ornamentadas, de configuración muy diversa. Estructuras de este tipo podrían ser asignadas en el registro a los icnogéneros *Termitichnus*, *Masrichnus* o *Thalassinoides*. El significado etológico de tales construcciones puede ser muy variable, desde estructuras de habitación producidas por uno o múltiples individuos a estructuras de alimentación. El diseño 6 corresponde a pistas superficiales o subsuperficiales no ramificadas, simples, sinusoidales, meandriformes o con entrecruzamientos, comparables a las que en el registro han sido asignadas a *Helminthopsis*, *Gordia*, *Mermia*, *Cochlichnus* o *Helminthodichnites*. Las formas agrupadas en este diseño corresponderían a pistas de pastoreo o de desplazamiento de organismos tales como nematodos, nematomorfos o larvas de insectos (*e.g.* Ceratopogonidae, Stratiomyidae). El diseño 7 comprende estructuras horizontales, no ramificadas, con desarrollo de surcos y crestas, y ornamentación de complejidad variable. En el registro, estructuras de este tipo han sido atribuidas a los icnogéneros *Didymaulichnus*, *Scolicia*, *Rusophycus*, o *Cruziana*. Representan trazas de locomoción o, más raramente, de descanso atribuibles a organismos tales como bivalvos, gastrópodos o crustáceos (*e.g.* notóstracos, anóstracos). El diseño 8 corresponde a series de huellas resultantes de la impresión de apéndices y producidas mayormente por el desplazamiento de artrópodos. En el registro abarcarían una larga lista de icnogéneros (*e.g.* *Paleohelcura*, *Octopodichnus*, *Umfolozia*, *Kouphichnium*, *Mirandaichnium*). Por último, el diseño 9 incluye estructuras endoestratales, perpendiculares a la superficie, en forma de tapón, almendradas, cilíndricas, esféricas o subsféricas que, de preservarse, podrían asignarse a icnogéneros tales como

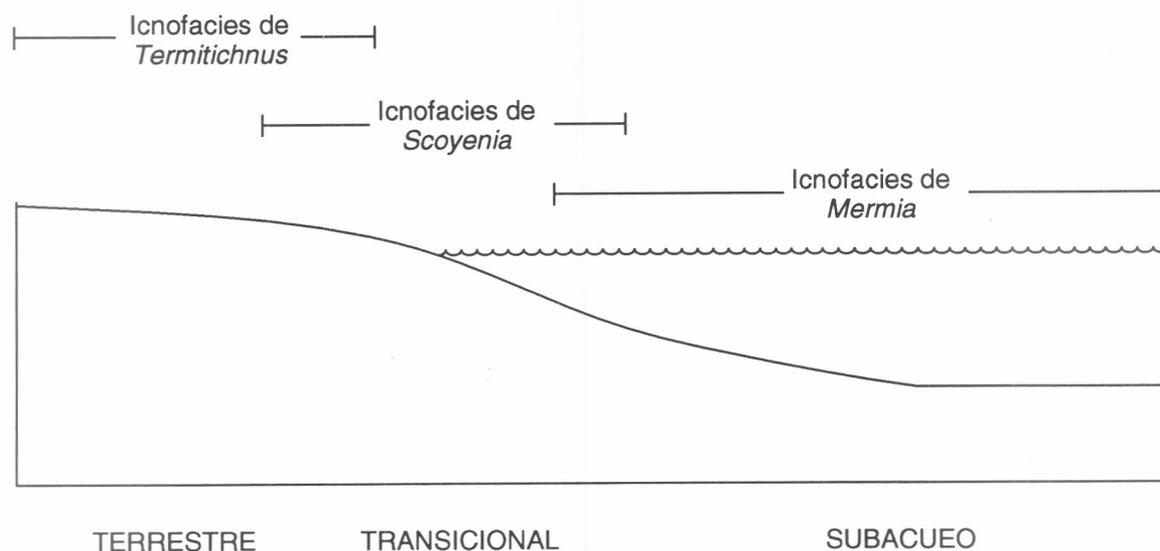


Figura 2. Modelo de icnofacies de ambientes no marinos (tomado de Buatois y Mángano, 1995a).

*Lockeia*, *Pustulichnus* o *Bergaueria*. En general, representan estructuras de descanso producidas por bivalvos, ostrácodos, etc.

#### LA BARRERA DE FOSILIZACION: TAFONOMIA DE TRAZAS FOSILES

El término barrera de fosilización, acuñado originalmente por Seilacher (1967), se emplea para denominar al filtro tafonómico que separa el ámbito de las estructuras producidas en ambientes actuales de aquellas que resultan preservadas en el registro estratigráfico. En icnología, esta barrera divide dos reinos bien distintos, hecho por el cual la información biológica no puede aplicarse en forma directa al registro de trazas fósiles (Bromley, 1990). Las estructuras biogénicas presentan un potencial de preservación sumamente variable. Este potencial depende tanto del tipo de estructura en cuestión (*e.g.* exogénicas vs. endogénicas), como de las características del ambiente en el que es producida (*e.g.* energía, naturaleza del sustrato, procesos erosivos y depositacionales).

Estos aspectos son fácilmente visualizables al analizar las estructuras biogénicas formadas en ambientes continentales. Algunas asociaciones de trazas observadas en ambientes continentales modernos poseen un potencial de preservación relativamente bajo. Las causas de este hecho son múltiples. En primer lugar, aquellas estructuras biogénicas formadas en ambientes subaéreos tienen un potencial de preservación menor que aquellas producidas en ambientes subaéreos. Simplificando y a modo de generalización, este hecho estaría relacionado con la posición del ni-

vel de base, que genera tasas de sedimentación promedio negativas o nulas en ambientes subaéreos, mientras que los ambientes subaéreos se caracterizan por tasas de sedimentación promedio positivas. En segundo lugar, muchas de las estructuras generadas por insectos, importantes productores de trazas en ambientes continentales, son excavaciones que carecen de paredes revestidas, lo cual disminuye sus posibilidades de pasar al registro. Una importante excepción serían los nidos de termitas, abejas y escarabajos, que son estructuras construídas y no simplemente excavadas, para cuya elaboración se utilizan secreciones o excrementos mezclados con sedimento (Genise y Bown, 1994b). Este hecho incrementa marcadamente su potencial de preservación y los convierte en elementos dominantes de las icnofaunas de paleosuelos (Genise y Bown, 1994b). Otra excepción son las excavaciones de quironómidos en ambientes lacustres, cuyas paredes están revestidas por secreciones salivales (McCall y Tevesz, 1982). En tercer lugar, en ambientes con suficiente humedad la colonización por parte de plantas suele ser muy extendida y destruye toda evidencia de actividad animal.

De la gran variedad de estructuras observadas por Ratcliffe y Fagerstrom (1980) en planicies de inundación holocenas, muy pocas han sido documentadas en el registro estratigráfico. Al respecto, Maples y Archer (1989) señalaron que la preservación de tales trazas en sedimentos de planicie de inundación requeriría una serie de circunstancias. Entre éstas, mencionaron la depositación de un sedimento de grano fino algo heterogéneo mineralógicamente, la ausencia de retrabajo y suficiente tiempo entre eventos de-

positacionales como para permitir la colonización de la infauna, pero no tanto como para posibilitar el desarrollo de plantas, que producirían la obliteración de las estructuras de invertebrados.

Buatois y Mángano (1990, 1993a) documentaron una asociación dominada por diminutas pistas de pastoreo en depósitos lacustres profundos del Carbonífero de la cuenca Paganzo. Al respecto, debe señalarse la influencia de procesos tafonómicos (cf. Buatois y Mángano, 1992). En particular, la preservación de estas diminutas pistas superficiales resultó indudablemente favorecida por la alternancia de capas de grano muy fino depositadas por corrientes de turbidez y de *underflow*, en zonas de baja energía. Asimismo, la conservación de estas trazas debe haber estado íntimamente ligada a la ausencia de excavadores infaunales en este tipo de ambientes durante el Carbonífero. Contrariamente, en ambientes marinos, la acción de los organismos que ocupan escalones más profundos (*deeper tiers*) dentro del sedimento oblitera y destruye las estructuras dejadas por la biota que habita niveles más superficiales (cf. Bromley, 1990).

Teniendo en mente los problemas preservacionales brevemente discutidos, podemos ahora superar la barrera de fosilización y entrar en el análisis de las trazas fósiles de sucesiones sedimentarias de ambientes continentales.

#### ASOCIACIONES DE TRAZAS FOSILES EN AMBIENTES CONTINENTALES

##### MODELOS DE ICNOFACIES

Durante mucho tiempo la icnofacies de *Scoyenia* fue la única icnofacies formalmente reconocida en ambientes continentales. Sin embargo, recientes estudios sugieren la existencia de tres icnofacies continentales: *Termitichnus*, *Scoyenia* y *Mermia* (Buatois y Mángano, 1995a). De acuerdo a este modelo, la icnofacies de *Termitichnus* caracterizaría ambientes subaéreos; la icnofacies de *Scoyenia* representaría la transición entre sectores subaéreos y zonas subácuas; y la icnofacies de *Mermia* ocurriría en ambientes continentales permanentemente subácuos (figura 2).

La icnofacies de *Scoyenia* fue originalmente definida por Seilacher (1967) para areniscas y lutitas continentales (en particular capas rojas) portadoras de una distintiva asociación de trazas fósiles. Su empleo posterior por parte de otros autores fue extremadamente confuso, al ser utilizada indiscriminadamente para denominar toda asociación de trazas fósiles en ambientes continentales. Para evitar tales confusiones, Frey *et al.* (1984) propusieron restringir el empleo de la misma para las asociaciones de trazas fósiles en las que se encuentren presentes *Scoyenia gracilis*, *Ancorichnus coronus* (reasignado ahora a *Beaconites coronus* por Keighley y Pickerill, 1994)

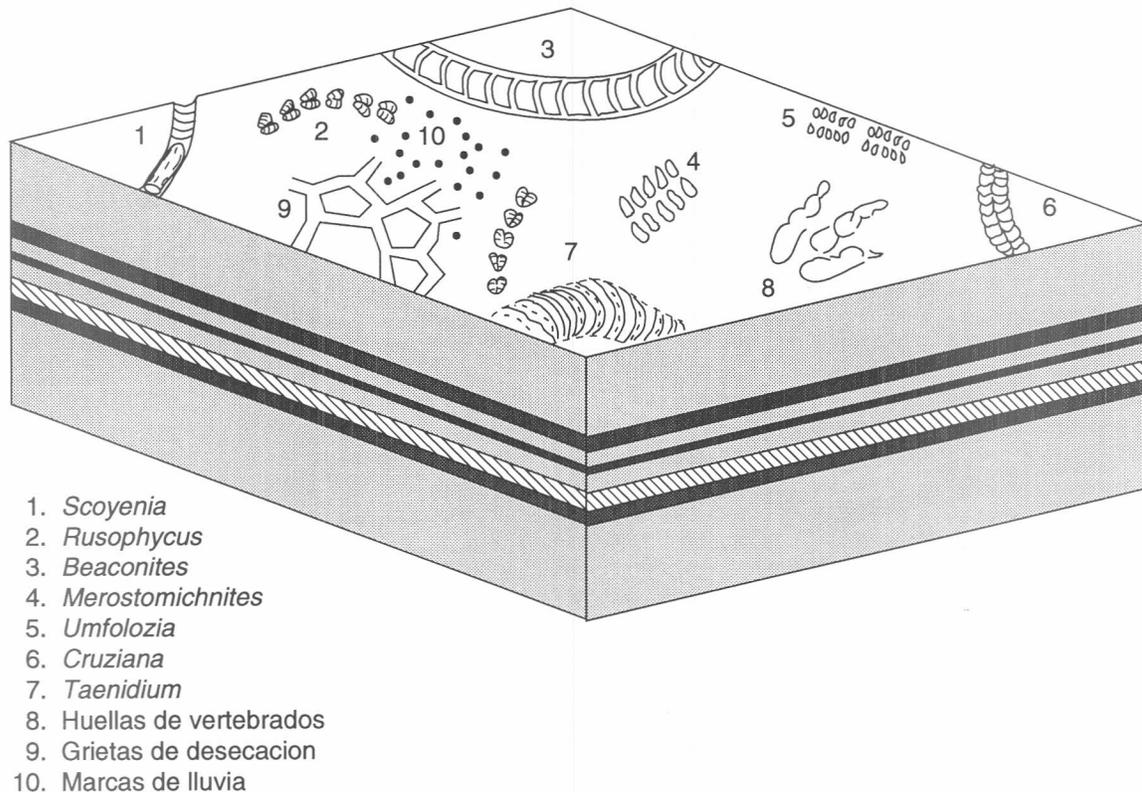
o icnofósiles equivalentes desde el punto de vista etológico o ecológico. De este modo, rescataron el concepto de una icnofacies potencialmente valiosa, al mismo tiempo que negaron la equiparación de la misma a cualquier otra asociación continental, testeando la validez y precisión de sus implicancias paleoambientales.

Otros autores han adoptado una perspectiva distinta, proponiendo eliminar la barrera de la salinidad y extender las clásicas icnofacies marinas al ámbito continental. De acuerdo a esta propuesta, la icnofacies de *Scoyenia* debería ser eliminada, quedando absorbida por las icnofacies restantes, principalmente por la de *Cruziana* (Bromley y Asgaard, 1991). Esta propuesta ha sido criticada por Buatois y Mángano (1993a), quienes señalaron que con dicha aproximación se elimina una icnofacies útil como la de *Scoyenia*, con precisas connotaciones paleoambientales, al tiempo que se desvirtúa la esencia de otra como la de *Cruziana*. La baja icnodiversidad, el predominio (o presencia exclusiva) de trazas meniscadas y las condiciones de estrés asociadas son rasgos distintivos de la icnofacies de *Scoyenia* que contrastan marcadamente con las características propias de la icnofacies de *Cruziana* (cf. Frey y Pemberton, 1984). Posteriormente, MacNaughton y Pickerill (1995) también se manifestaron a favor de retener la icnofacies de *Scoyenia*.

La caracterización de la icnofacies de *Scoyenia* se ha efectuado a partir de dos enfoques distintos: el estudio de estructuras biogénicas del Holoceno y el estudio de las asociaciones de trazas fósiles en sucesiones antiguas de estratos rojos. Integrando esta información, Frey *et al.* (1984) puntualizaron que esta icnofacies se caracteriza por: 1) una icnodiversidad relativamente baja; 2) escasos icnogéneros exclusivos y 3) similitud general con asociaciones marinas.

Como bien señalaron Frey *et al.* (1984), la icnodiversidad de las icnofacies de *Scoyenia* es relativamente baja. Incluso, en ciertas ocasiones está representada por asociaciones monoespecíficas. Recientemente, Buatois y Mángano (1993a) han tabulado algunas de las ocurrencias de esta icnofacies en el registro geológico, mostrando que la diversidad oscilaba entre 1 y 5, tomando también en consideración estructuras originadas por plantas. Si analizamos la composición icnotaxonómica de la asociación de trazas que integran la icnofacies de *Scoyenia*, nos encontramos con que posee muy pocos icnogéneros que pueden considerarse exclusivos de la misma; incluso uno de sus icnogéneros característicos, *Beaconites*, se conoce en sucesiones marinas (e.g. Howard y Frey, 1984). Sin embargo, si efectuamos este análisis a un nivel icnoespecífico, concluiremos que, por ejemplo, si bien *Beaconites* se presenta en ambientes marinos y continentales indistintamente, la icnoespecie *Beaconites coronus* se conoce únicamente en sucesiones continentales (Frey *et al.*, 1984). La icnofacies de

### ICNOFACIES DE *SCOYENIA*



1. *Scoyenia*
2. *Rusophycus*
3. *Beaconites*
4. *Merostomichnites*
5. *Umfolozia*
6. *Cruziana*
7. *Taenidium*
8. Huellas de vertebrados
9. Grietas de desecación
10. Marcas de lluvia

Figura 3. Reconstrucción esquemática de la icnofacies de *Scoyenia* (tomado de Buatois y Mángano, 1995a).

*Scoyenia* es similar en términos generales a otras asociaciones de icnofósiles presentes en ambientes marinos. De hecho, numerosas formas que son muy comunes en sucesiones marinas, aparecen frecuentemente como componentes de la icnofacies de *Scoyenia*. Entre éstos, pueden mencionarse a *Skolithos*, *Cruziana*, *Planolites* y *Palaeophycus*.

Desde el punto de vista sedimentológico y paleoambiental, la icnofacies de *Scoyenia* caracteriza depósitos arenosos a arcillosos, en zonas de inundación (Frey *et al.*, 1984; Frey y Pemberton, 1987; Pemberton *et al.*, 1992). Un común denominador parece ser la presencia de sustratos húmedos, ya sean sedimentos subacuáticos que periódicamente sufren exposición subaérea o por el contrario sedimentos subaéreos periódicamente inundados.

Recientemente, Buatois y Mángano (1995a) han ensayado una modificación a la definición de Frey *et al.* (1984), sugiriendo incluir dentro de la icnofacies asociaciones dominadas por huellas de artrópodos formadas en ambientes similares, independientemente de la presencia de trazas meniscadas (figura 3). Adoptando esta definición quedan incluidas numero-

sas asociaciones paleozoicas de moderada icnodiversidad presentes en estratos rojos.

La icnofacies de *Scoyenia* ha sido documentada en sedimentitas continentales desde el Devónico hasta la actualidad (Buatois y Mángano, 1995a). Se la conoce en el Devónico de Escocia (Pollard y Walker, 1984; Walker, 1985), Noruega (Pollard *et al.*, 1982) y Antártida (Woolfe, 1990, 1993; véase también Bradshaw, 1981); Carbonífero de Canadá (Pickerill, 1992); Pérmico de Argentina (Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993), Alemania (Schwab, 1966) y Francia (Debriette y Gand, 1990); Triásico de Alemania (Seilacher, 1963), India (Maulik y Chaudhuri, 1983; Sarkar y Chaudhuri, 1992), Groenlandia (Bromley y Asgaard, 1979), Colorado (Blodgett, 1984) y Canadá (MacNaughton y Pickerill, 1995); Jurásico de Portugal (Fürsich, 1981) y New England (Gierlowski-Kordesch, 1991); Cretácico de Utah (Bracken y Picard, 1984); Paleógeno de Utah (D'Alessandro *et al.*, 1987; Edwards, 1975) e Inglaterra (Daley, 1968) y Neógeno de Nebraska (Stanley y Fagerstrom, 1974) y California (Smith *et al.*, 1982; Squires y Advocate, 1984).

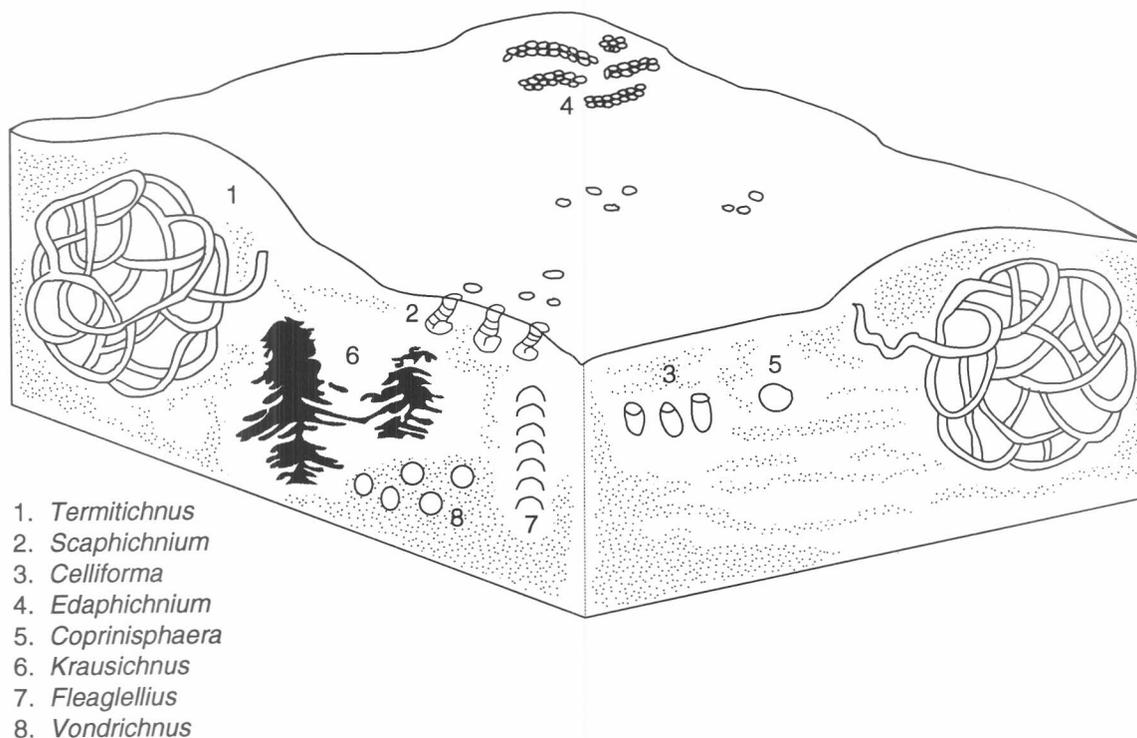
Icnofacies de *Termitichnus*

Figura 4. Reconstrucción esquemática de la icnofacies de *Termitichnus* (tomado de Buatois y Mángano, 1995a).

En base al estudio de depósitos aluviales del Pleistoceno de Namibia, Smith *et al.* (1993) propusieron la icnofacies de *Termitichnus* como una subdivisión de la icnofacies de *Scoyenia*, que incluyera asociaciones terrestres de trazas fósiles. Buatois y Mángano (1995a) señalaron que al adoptar tal criterio se considera implícitamente a la icnofacies de *Scoyenia* como un virtual sinónimo de icnofaunas continentales. Para evitar esto, propusieron que la icnofacies de *Termitichnus* fuese considerada como una asociación del mismo rango que la icnofacies de *Scoyenia* (figura 4).

Otros ejemplos de la icnofacies de *Termitichnus* han sido documentados en el Eoceno de Wyoming (Bowen y Kraus, 1983), el Oligoceno de Egipto (Bowen, 1982; Genise y Bowen, 1994a), el Mioceno de Patagonia (Bowen y Laza, 1990; Genise y Bowen, 1994b), y el Plio-Pleistoceno de India (Tandon y Naug, 1984). Posibles nidos de termitas han sido también mencionados en el Triásico de Arizona (Hasiotis y Dubiel, 1993).

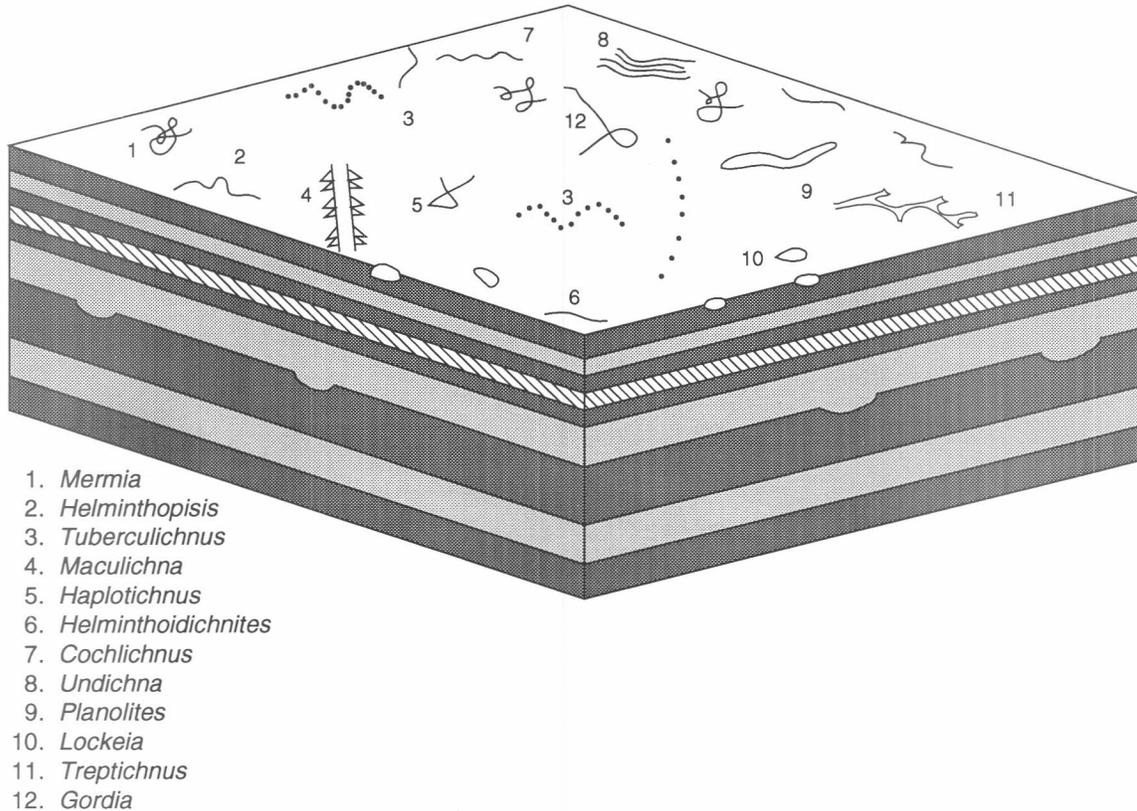
Cabe señalar que tal icnofacies agrupa en realidad dos asociaciones de trazas fósiles distintivas (*association* de Bromley, 1990). Una de ellas está caracterizada por trazas de abejas y escarabajos en zonas de

clima seco y poca vegetación, mientras que la otra incluye nidos de termitas en áreas forestadas de clima húmedo (Genise y Bown, 1994b; Genise, comunicación escrita, 1994).

Finalmente, Buatois y Mángano (1995a) sugirieron la existencia de una icnofacies para depósitos permanentemente subácueos: la icnofacies de *Mermia*. Esta icnofacies se caracteriza por la dominancia de trazas de pastoreo y alimentación horizontales a subhorizontales producidas por detritívoros móviles, presencia subordinada de trazas de locomoción, icnodiversidad generalmente alta a moderada, y patrones de pastoreo poco especializados (figura 5). Se desarrolla principalmente en sustratos lacustres de grano fino, no consolidados, bien oxigenados y de baja energía, que pueden estar afectados por corrientes de turbidez o de *underflow*.

Ejemplos de la icnofacies de *Mermia* han sido documentados en el Carbonífero de Argentina (Buatois y Mángano, 1990; 1993a) y Canadá (Pickerill, 1992); Pérmico de Antártida (Miller *et al.*, 1991); Jurásico de China (Wu, 1985; Buatois *et al.*, 1994, 1995) y Pleistoceno de Canadá (Gibbard y Dreimanis, 1978), Finlandia (Gibbard, 1977) e Inglaterra (Gibbard y Stuart, 1974).

### Iconofacies de *Mermia*



1. *Mermia*
2. *Helminthopsis*
3. *Tuberculichnus*
4. *Maculichna*
5. *Haplotichnus*
6. *Helminthoidichnites*
7. *Cochlichnus*
8. *Undichna*
9. *Planolites*
10. *Lockeia*
11. *Treptichnus*
12. *Gordia*

Figura 5. Reconstrucción esquemática de la iconofacies de *Mermia* (tomado de Buatois y Mángano, 1995a).

#### AMBIENTES TERRESTRES

Los ambientes terrestres pueden agruparse en dos categorías: 1) eólicos y 2) suelos. Como han señalado Ekdale *et al.* (1984), es un perjuicio muy arraigado el considerar a ambos ambientes como desprovistos de fósiles.

La información sobre icnología de depósitos eólicos proviene tanto de investigaciones en ambientes actuales, como en sucesiones sedimentarias antiguas. Un estudio clásico sobre las estructuras biogénicas en sedimentos eólicos es el de Ahlbrandt *et al.* (1978), al cual hicimos referencia previamente. Estos autores analizaron campos de dunas, encontrando distintas formas atribuibles mayormente a artrópodos, en particular insectos. Entre los organismos bioturbadores se reconocieron avispas cavadoras, grillos, escarabajos, arañas y hormigas.

El análisis de sucesiones sedimentarias antiguas ha proporcionado también numerosos ejemplos valiosos

de depósitos eólicos portadores de trazas fósiles. El registro más antiguo de icnofósiles en sedimentitas eólicas se remonta a estratos de probable edad silúrica superior, aflorantes en el oeste de Australia (Trewin y McNamara, 1992). Allí, en una sucesión de capas fluviales entrelazadas se intercalan depósitos de dunas eólicas portadoras de *Diplichnites*, una traza de locomoción de artrópodos. Probablemente, el ejemplo más clásico de icnofaunas de depósitos eólicos antiguos esté representado por la Formación Coconino (Pérmico de la zona del Gran Cañón del Colorado). La icnología de esta unidad fue documentada por Gilmore (1926, 1927), Brady (1947) y Alf (1968). En estas areniscas se ha preservado una gran variedad de trazas de vertebrados asociadas a huellas de artrópodos (*cf.* Lockley *et al.*, 1994). Entre las trazas de locomoción de invertebrados se presentan *Octopodichnus* (escorpiones), *Oniscoidichnus* (isópodos), *Diplopodichnus* (milípedos) y *Paleohelcura* (escorpiones). Por su parte, *Laoporus*, originado por reptiles sinápsidos, es un icnogénero de vertebrados

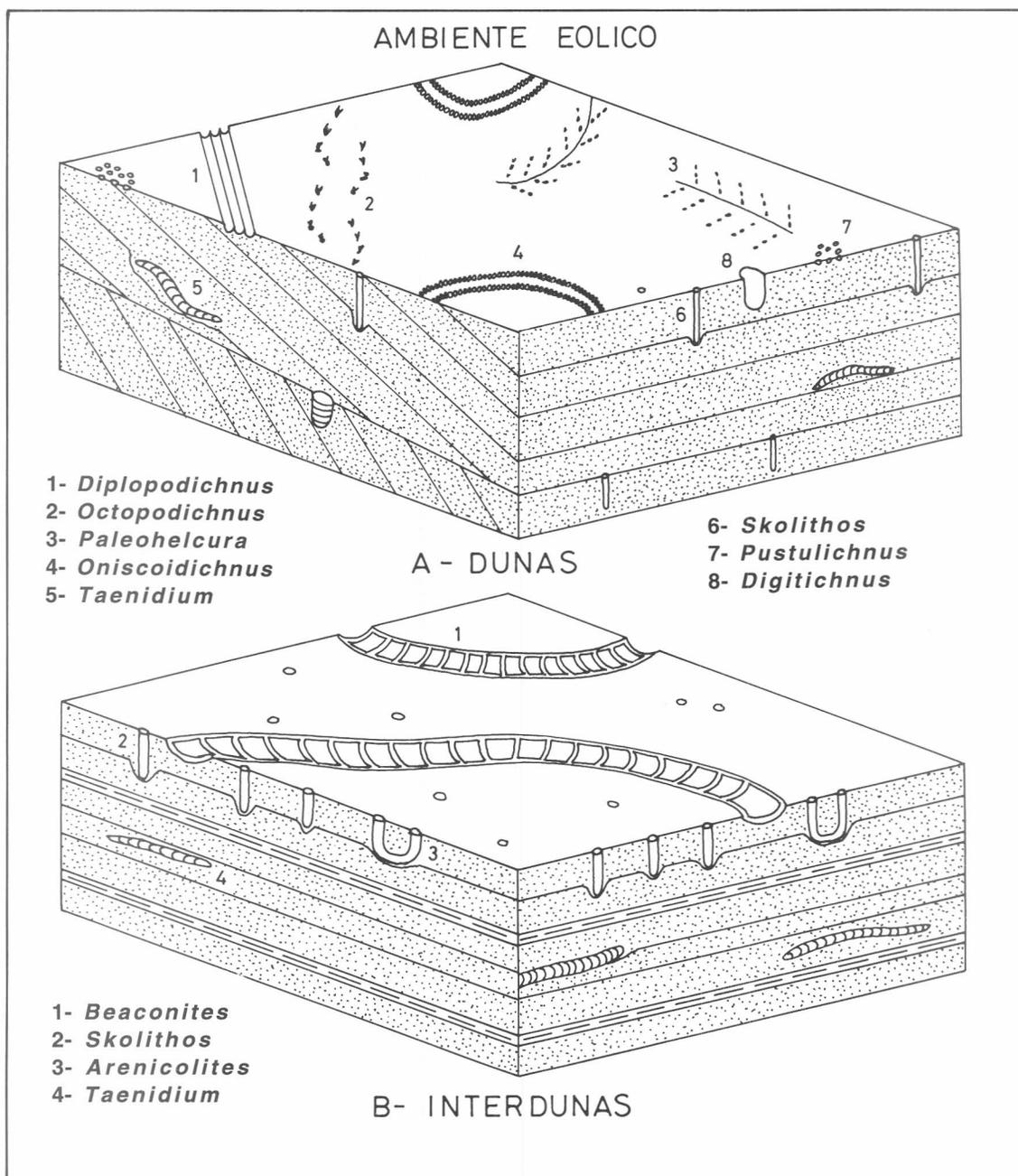


Figura 6. Reconstrucción esquemática de icnofaunas típicas de ambiente eólico. A, dunas. B, interdunas.

muy común en la Formación Coconino (Lockley *et al.*, 1994). Asimismo, Alf (1968) documentó huellas de arácnidos y Brady (1947) ilustró tubos meniscados asignados al icnogénero *Scolecocoprus*, posteriormente puesto en sinonimia con *Taenidium* (D'Alessandro y Bromley, 1987). Asociaciones de ambiente eólico dominadas por huellas de artrópodos han sido reciente-

mente documentadas también por Sadler (1993) en la Formación De Chelly, Pérmico de Arizona. Tubos meniscados similares a los registrados en el Pérmico han sido también descritos en los depósitos eólicos jurásico-cretácicos de la Formación Botucatu, Brasil, por Netto (1989) y Fernandes *et al.* (1990). En particular, estas estructuras se encuentran en depósitos lacustres efíme-

ros de áreas de interdunas asociados a tubos verticales comparables con *Skolithos* y *Arenicolites* (Netto, 1989). La Formación Botucatu alberga también una importante icnofauna de vertebrados, siendo *Brasilichnium* un icnogénero típico de esta unidad (Leonardi, 1981). Otra unidad eólica de la que se conocen trazas fósiles es la Entrada Sandstone (Jurásico de Utah), cuya icnología fue analizada por Ekdale y Piccard (1985) y que contiene estructuras meniscadas (*Entradichnus*, = *Taenidium* de D'Alessandro y Bromley, 1987), tubos verticales pequeños (*Pustulichnus*) y estructuras verticales con relleno laminado (*Digitichnus*).

Cabe mencionar que en el caso de interdunas húmedas, las asociaciones desarrolladas representan un ejemplo de la icnofacies de *Scoyenia* (Buatois y Mángano, 1995a). A modo de síntesis puede señalarse que en el registro estratigráfico, los ambientes eólicos se caracterizan por: 1) icnodiversidad y densidad baja o raramente moderada; 2) dominancia de *Repichnia*, con presencia subordinada de *Domichnia* y *Fodinichnia*; y 3) asociación de trazas de invertebrados (mayormente artrópodos) con huellas de vertebrados. Reconstrucciones idealizadas de las icnofaunas de ambientes de dunas e interdunas se presentan en la figura 6. Estas reconstrucciones deben considerarse, sin embargo, como muy tentativas ya que gran parte de las trazas fósiles descritas en depósitos eólicos carecen de estudios sedimentológicos de detalle de las facies asociadas.

Un análisis exhaustivo de la icnología de suelos queda fuera del alcance del presente trabajo (véase Genise, 1993), por lo que sólo efectuaremos algunos comentarios generales. Si bien el registro de bioturbación en paleosuelos se remonta al Ordovícico tardío de Pennsylvania con la presencia de sistemas originados probablemente por milípedos (Retallack y Feakes, 1987), la gran mayoría de la información disponible proviene del estudio de planicies aluviales cenozoicas (e.g. Bown y Kraus, 1983; Tandon y Naug, 1984; Retallack, 1984; Bown y Laza, 1990). Estos ambientes están representados por la icnofacies de *Termitichnus* (Buatois y Mángano, 1995a). Según Pemberton *et al.* (1992), el registro icnológico de los paleosuelos estaría caracterizado por: 1) excavaciones de invertebrados, mayormente producidas por escarabajos (a los que deberíamos agregar termitas); 2) tubos verticales posiblemente creados por arácnidos e insectos pequeños; 3) indentaciones en hojas fósiles interpretadas como trazas de corte de insectos o raspaduras; 4) estructuras de vertebrados y 5) presencia de rizolitos.

## AMBIENTES FLUVIALES

Como fue analizado previamente, si bien los estudios en sedimentos fluviales holocenos, en particular en planicies de inundación, han documentado una gran variedad de estructuras biogénicas (e.g. Ratcliff

fe y Fagerstrom, 1980), el registro icnológico de sucesiones antiguas es pobre. Esta afirmación es particularmente cierta para los subambientes de canal que, al caracterizarse por una alta energía, bruscas fluctuaciones en la tasa de sedimentación/erosión y frecuente granulometría gruesa, representan un ámbito inhóspito para la formación de estructuras biogénicas y poco apropiado para su posterior preservación. Sin embargo, existen notables excepciones, como el hallazgo de densos agrupamientos de *Skolithos* en depósitos pérmicos de ríos entrelazados en el sur de Victoria Land, Antártida (Fitzgerald y Barrett, 1986). Los mismos se presentan en areniscas con estratificación horizontal, entrecruzada tabular y entrecruzada en artesa, e incluso en conglomerados finos. *Skolithos* ha sido también mencionado en ambientes comparables del Devónico del sur de Victoria Land (Woolfe, 1990) y del Mioceno de Nebraska (Stanley y Fagerstrom, 1974). Cabe señalar que el Devónico de Victoria Land ha provocado largas discusiones en lo concerniente a su ambiente deposicional. Bradshaw (1981) y Bradshaw *et al.* (1990) han sugerido un ambiente marino para la sucesión portadora de *Skolithos*, mientras Woolfe (1990, 1993) se inclina por una depositación en ambientes continentales. De todos modos y pese al carácter abierto de esta polémica, es importante tener en cuenta que: 1) en ambientes continentales existen distintos invertebrados que potencialmente pueden construir tubos verticales simples y 2) tubos similares han sido reconocidos en depósitos probadamente continentales. Estas evidencias señalan claramente que *Skolithos* no debe tomarse como un indicador en sí mismo de ambientes marinos. Por el contrario, y como hemos señalado, icnofaunas monoespecíficas de *Skolithos* pueden caracterizar ambientes fluviales de alta energía, particularmente canales y barras en punta (figura 7A).

Otras formas típicas de depósitos de canales fluviales son las excavaciones meniscadas, mayormente asignadas a la icnoespecie *Taenidium barretti*, (previamente incluida en *Beaconites*) (figura 4A), abundante en rocas continentales de edad devónica a triásica (e.g. Allen y Williams, 1981; Bradshaw, 1981; Bruck *et al.*, 1985; Bamford *et al.*, 1986; Gordon, 1988; Woolfe, 1990; Graham y Pollard, 1982; Pollard, 1976; Seilacher, 1963). Estas estructuras son altamente variables en cuanto a su forma y orientación. Distintos organismos han sido sugeridos como los probables productores, incluyéndose tanto invertebrados (e.g. gusanos, artrópodos), como vertebrados (e.g. peces, reptiles). Desde el punto de vista etológico, Graham y Pollard (1982) han sugerido que tales formas representarían estructuras de locomoción y no estructuras de alimentación rellenas por empaquetamiento de material reprocesado. La distribución de estas trazas indica una preferencia por depósitos de alta energía, tales como aquellos formados en sectores de canales (Allen y Williams, 1981; Gra-

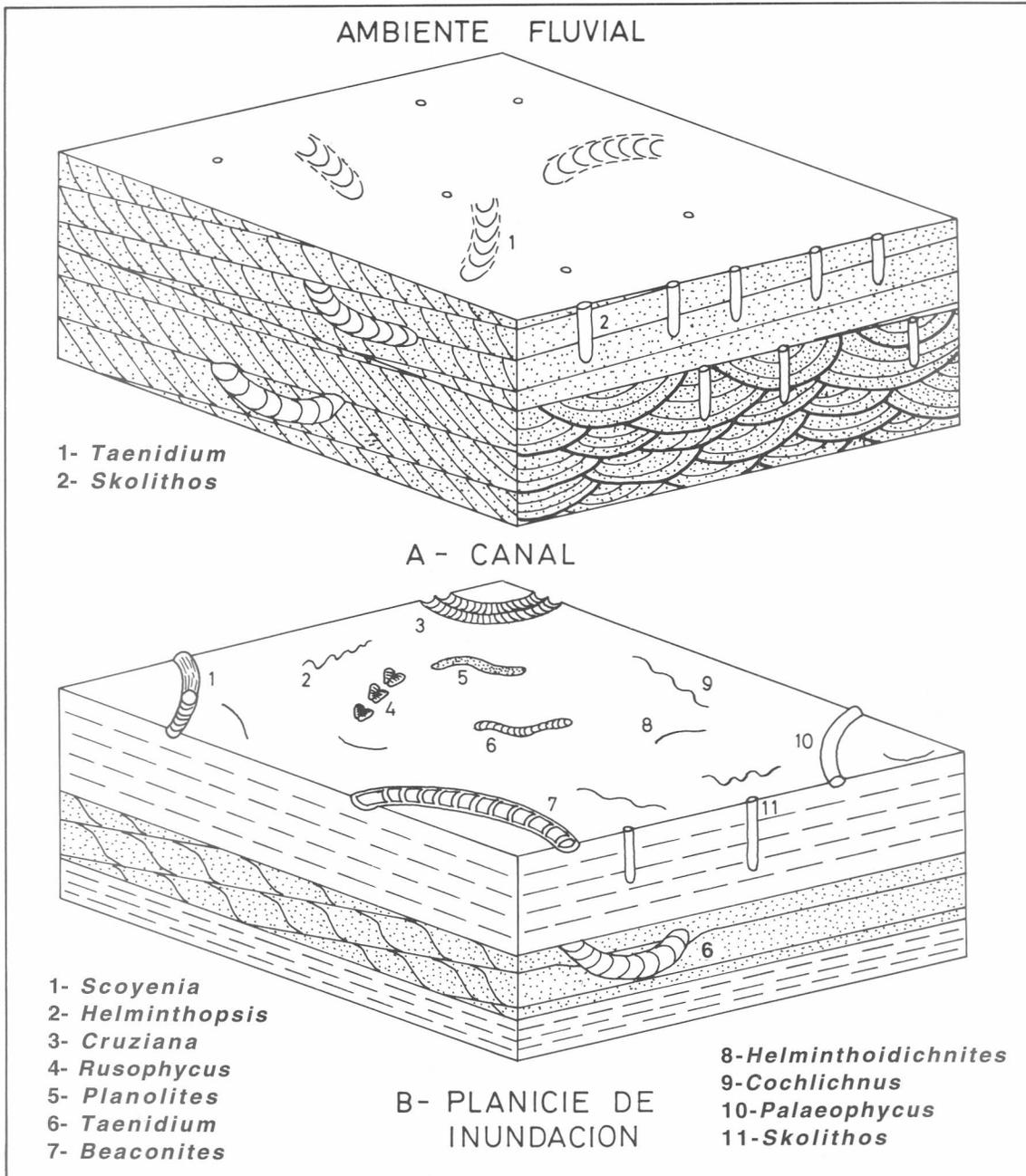


Figura 7. Reconstrucción esquemática de icnofaunas típicas de ambiente fluvial. A, canal. B, planicie de inundación.

ham y Pollard, 1982) y de desbordes (Bruck *et al.*, 1985; Bamford, *et al.*, 1986).

En ambientes fluviales, la mayor diversidad de icnofósiles tiene lugar en las planicies de inundación (figura 7B), sectores de baja energía, más estables y de granulometría fina, en las que frecuentemente se forman pequeños lagos (*ponds*). Estos subambientes

pueden estar sujetos regularmente a desecación y se caracterizan por la presencia de una icnofauna de diversidad moderada, compuesta por estructuras de locomoción/descanso de branquiópodos (*Rusophycus/Cruziana*, = *Isopodichnus*), huellas de artrópodos (*Diplichnites*, *Monomorphichnus*), estructuras de descanso de bivalvos (*Lockeia*), estructuras tridimen-

sionales de habitación de insectos (*Steinichnus*, = *Spongeliomorpha*) y tubos verticales atribuibles a distintos tipos de invertebrados (*Skolithos*). Asociaciones de este tipo son conocidas en sucesiones fluviales del Carbonífero de Canadá (Pickerill, 1989, 1992) y del Triásico de Groenlandia (Bromley y Asgaard, 1979). Curiosamente, una icnofauna comparable ha sido descrita en depósitos de un lago carbonífero dominado por la acción del oleaje (Martel y Gibling, 1991). En otros casos, secuencias fluviales desprovistas totalmente o casi totalmente de trazas fósiles presentan horizontes localizados con una icnodiversidad baja a moderada. Tal es el caso de los depósitos formados en pequeños cuerpos de agua en planicies de inundación de la Formación La Golondrina, Pérmico de Patagonia (Buatois *et al.*, en arbitraje). Estas sedimentitas albergan una alta densidad de pistas de pastoreo y locomoción (*Cochlichnus*, *Helminthopsis*, *Helmintoidichnites*) y estructuras de habitación (*Palaeophycus*). Un caso similar tiene lugar en la Formación La Dorada, Pérmico de la cuenca Paganzo, donde se han preservado estructuras de locomoción (*Didymaulichnus*, *Beaconichnus*) y de descanso (*Rusophycus*), descritas por Aceñolaza *et al.* (1983) y Aceñolaza y Buatois (1991). La icnofacies de *Scoyenia* es la asociación típica en ambientes de planicie fluvial, sujetos a periódica inundación y desecación.

Una asociación de icnofósiles muy distintiva es la que se presenta en depósitos de planicies aluviales del Cenozoico (*e.g.* Bown, 1982; Tandon y Naug, 1984, Genise y Bown, 1994a). En los sectores subaéreos de tales planicies se presenta la icnofacies de *Termitichnus*. El rasgo más notable de estas icnofaunas es su alta diversidad en comparación con las asociaciones continentales más antiguas. Veintiún formas han sido descritas por Bown (1982) para las sedimentitas fluviales oligocenas de Egipto, incluyendo tanto trazas de invertebrados y vertebrados, como rizolitos. La categoría etológica predominante es *Domichnia*, siendo también importante *Fodichnia* y en menor medida, *Cubichnia*. Los organismos involucrados serían anélidos oligoquetos, insectos, crustáceos, moluscos y vertebrados (principalmente mamíferos). Las trazas se han preservado en depósitos de barra en punta y planicie de inundación. Los depósitos de barra en punta albergan numerosas estructuras de habitación construidas por organismos que colonizaron el sustrato arenoso de la misma durante el abandono del sistema. Por el contrario, la vegetación habría invadido la barra en momentos de actividad. Resultan particularmente destacables los nidos de termitas asignados a los icnogéneros *Termitichnus*, *Krausichnus*, *Vondrichnus* y *Fleaglellius* (Genise y Bown, 1994a). Distintos invertebrados, así como mamíferos, probablemente roedores, habrían originado diversas estructuras en los limos de la planicie de inundación. Por su parte, Tandon y Naug (1984)

distinguieron cinco icnocenosis en depósitos fluviales del Plio-Pleistoceno de la India, distribuidas en distintos subambientes, tales como albardones, canales abandonados e incluso paleosuelos. Si bien no asignan denominación formal a los nueve tipos de trazas reconocidas, las semejanzas con las secuencias de Egipto son notables.

En síntesis, las icnofaunas de ambientes fluviales están caracterizadas por: 1) icnodiversidad baja en áreas de canales y baja a moderada en zonas de planicie de inundación; 2) presencia de densos agrupamientos de *Skolithos* y de tubos meniscados (*Taenidium*) en depósitos de canales activos o abandonados; 3) predominio de estructuras de locomoción, alimentación y pastoreo de organismos detritívoros en depósitos de planicie; 4) dominancia de estructuras originadas por artrópodos, en particular insectos y 5) asociación con marcas de raíces y excavaciones producidas por vertebrados.

#### AMBIENTES LACUSTRES

Si bien los ambientes lacustres fueron considerados durante mucho tiempo como sistemas deposicionales de menor importancia, esta situación ha cambiado radicalmente durante la última década. En forma paralela al rápido progreso en el conocimiento de aspectos sedimentológicos de ambientes lacustres, también avanzó nuestro conocimiento acerca de sus icnofaunas. De acuerdo al régimen hidrológico, los sistemas lacustres se clasifican en dos grandes grupos: lagos abiertos (aquellos que poseen un desagüe) y cerrados (los cuales carecen de desagüe). En muchos lagos antiguos puede resultar sumamente difícil determinar el régimen hidrológico. Sin embargo, si consideramos esquemáticamente los lagos abiertos y cerrados como dos polos bien definidos, podríamos decir que cada uno de estos grupos presenta características icnológicas distintas.

Los lagos cerrados poseen generalmente alta salinidad (evidenciada por la frecuente presencia de depósitos evaporíticos) y líneas de costa fluctuantes (registradas por claros ciclos transgresivo-regresivos) (Gore, 1989). Los ambientes lacustres de este tipo son inestables y estresados. Consecuentemente, la diversidad de organismos capaces de habitar en este tipo de lagos es baja. Este hecho se ve reflejado en el registro de estructuras biogénicas, el cual es comúnmente pobre en diversidad de formas. Los depósitos de lagos cerrados pueden albergar asociaciones pertenecientes a la icnofacies de *Scoyenia*. Tal es el caso de los depósitos jurásicos de la cuenca Hartford descritos recientemente por Gierlowski-Kordesch (1991), portadores de estructuras de alimentación meniscadas (*Scoyenia*) y simples (*Planolites*), entre otras formas. Del mismo modo, Aceñolaza (1978), Aceñolaza y Buatois (1991, 1993) y Zhang *et al.* (1995) han documentado una icnofauna dominada

por artrópodos en sedimentos pérmicos de *playa-lake* en la zona de Bordo Atravesado (La Rioja).

Frecuentemente, las sucesiones sedimentarias formadas en lagos de alta salinidad pueden carecer totalmente de trazas fósiles. En otros casos, los icnofósiles pueden estar restringidos a ciertos horizontes. Price y McCann (1990) han estudiado una sucesión de edad pliocena, formada en un lago cerrado profundo, en el sudoeste de Turquía, encontrando que el único icnogénero existente (*Arenicolites*) presentaba una distribución muy localizada. La columna lacustre está integrada principalmente por margas finamente laminadas depositadas en un ambiente de *offshore*. *Arenicolites* se presenta con altísima densidad en capas de microesparitas dolomíticas intercaladas con las margas. Según estos autores, la distribución de *Arenicolites* indicaría períodos de incremento en la productividad orgánica y de disminución del carácter estresado del lago, encontrándose ambos factores relacionados con cambios en la química del agua.

Al igual que en sucesiones marinas, también es posible distinguir en algunos casos entre icnocenosis pre y post-evento. En los depósitos lacustres triásicos de la Formación Fleming Fjord (Groenlandia), Bromley y Asgaard (1991) reconocieron una asociación dominada por trazas de organismos detritívoros, que caracterizaría la sedimentación normal y a la que denominaron icnocenosis de *Fuersichnus*. Esta icnocenosis alterna con la denominada icnocenosis de *Arenicolites*, que se presenta en capas de areniscas depositadas por tormentas y que consiste en estructuras de habitación de organismos oportunistas suspensívoros.

Por su parte, los lagos abiertos frecuentemente se caracterizan por poseer salinidades bajas y líneas de costa más estables (Gore, 1989). Estos ambientes pueden albergar faunas relativamente diversas y abundantes. Típicamente, la icnofacies de *Scoyenia* se presenta en las zonas de margen de lago, mientras que la icnofacies de *Mermia* caracteriza las áreas lacustres permanentemente sumergidas.

En lagos de profundidad y dimensiones considerables es incluso posible el establecimiento de zonaciones batimétricas. Por ejemplo, Buatois y Mángano (1993b) propusieron tendencias de proximalidad-distalidad, basadas en trazas fósiles, para las sucesiones lacustres carboníferas de la cuenca Paganzo. Estos estudios evidenciaron un marcado aumento de la icnodiversidad y densidad hacia los sectores más profundos. Asimismo, las estructuras de habitación de organismos suspensívoros están restringidas a los depósitos lacustres someros, mientras que las estructuras originadas por detritívoros, si bien presentes tanto en facies someras como profundas, son más abundantes en estas últimas. Aunque estas tendencias batimétricas pueden ser de utilidad regional en una determinada cuenca lacustre, no resulta fácil establecer zonaciones de aplicación más general. De tal modo, en

otras cuencas lacustres, muchas de las icnoespecies reconocidas en facies profundas en la cuenca Paganzo caracterizan depósitos más someros, como en el Carbonífero de Canadá (Pickerill, 1989, 1992). Otra zonación batimétrica ha sido postulada por Walter (1986a) para lagos glaciarios pleistocenos. Este autor encontró una asociación dominada por huellas de locomoción de artrópodos en los sectores más someros y otra dominada por *Cochlichnus* en las áreas más profundas.

Si bien no contamos aún con criterios icnológicos universales para discriminar entre facies lacustres de *nearshore* y de *offshore*, el panorama es un poco más claro en lo que respecta a la distinción entre éstos y los depósitos litorales, sujetos constantemente a condiciones alternantes de exposición e inundación. Los sedimentos depositados en ambientes fluvio-lacustres transicionales se caracterizan por la presencia de la icnofacies de *Scoyenia* (figura 8A). Pollard y Walker (1984) y Walker (1985) han documentado una icnofuna consistente en trece icnoespecies asignadas a huellas de artrópodos en el Devónico de Escocia. De igual modo, Melchor y Poiré (1992) han reconocido similares asociaciones en depósitos lacustres de edad pérmica de la provincia de La Pampa. Por el contrario, en sedimentos depositados en ambientes permanentemente subácueos, de menor energía y mayor estabilidad, se desarrolla la icnofacies de *Mermia*. Las huellas de artrópodos no son tan abundantes y las pistas de pastoreo y estructuras de alimentación de organismos detritívoros se vuelven dominantes (figura 8B). Las trazas de vertebrados están representadas por pistas de peces, tales como el icnogénero *Undichna* (Buatois y Mángano, 1994). Ejemplos de tales asociaciones se presentan en el Carbonífero de Canadá (Pickerill, 1989, 1990, 1992) y Argentina (Buatois y Mángano, 1990, 1993a, b), y en el Jurásico de China (Buatois *et al.*, 1994, 1995).

Entre los factores de control sobre la distribución de trazas fósiles en sistemas lacustres abiertos, son particularmente importantes la oxigenación, energía, contenido de nutrientes y sustrato. En particular, la oxigenación parece representar el elemento clave que posibilita el desarrollo de faunas bentónicas en los sectores más profundos del lago. En lagos que desarrollan estratificación por temperatura, el hipolimnion presenta deficiencias en oxígeno, generándose fondos anóxicos. La anoxia ha sido propuesta como una de las causas más importantes de ausencia de icnofósiles en sedimentos lacustres profundos de grano fino, cuando las facies lacustres someras coetáneas se encuentran bioturbadas (*e.g.* Pickerill, 1992).

En este tipo de lagos, también es común la distinción entre *suites* pre y post-evento. En los depósitos lacustres carboníferos de la cuenca Paganzo, Buatois y Mángano (1993b, 1995b) identificaron una icnocenosis dominada por pistas de pastoreo en el tope de capas de areniscas emplazadas por corrientes de tur-

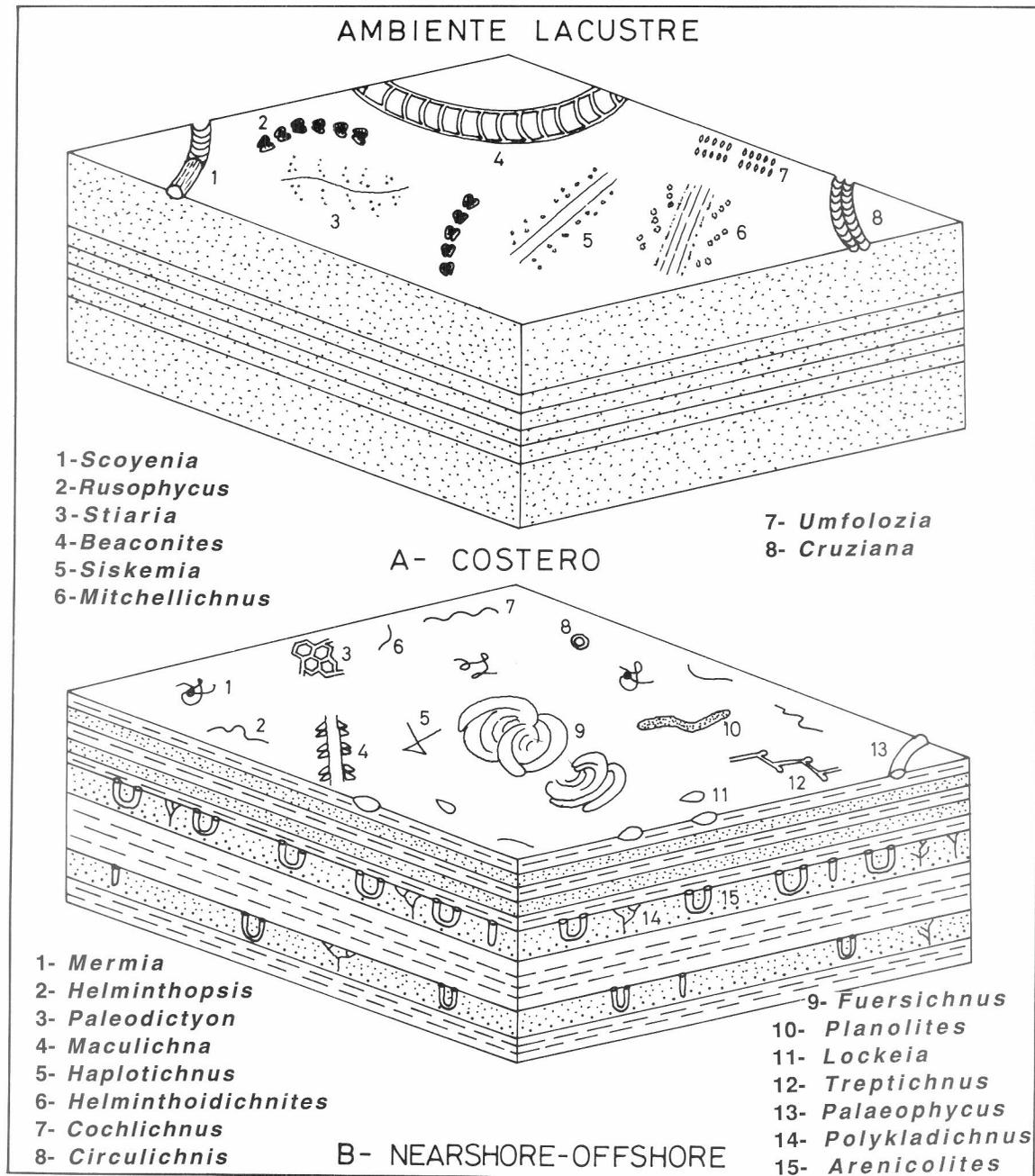


Figura 8. Reconstrucción esquemática de icnofunas típicas de ambiente lacustre. A, costero. B, *nearshore-offshore*.

bidez y por acción de tormentas. Estas estructuras representan la actividad de elementos oportunistas, que colonizaron el fondo lacustre con posterioridad a los eventos episódicos. Esta *suite* de post-evento presenta una icnodiversidad notablemente menor que la de la icnocenosis que registra la actividad de la fauna residente.

En síntesis, las icnofaunas lacustres se caracterizan por: 1) baja icnodiversidad y distribución restringida en depósitos de lagos hidrológicamente cerrados; 2) icnodiversidad moderada a alta en depósitos de lagos abiertos; 3) presencia de tubos meniscados y huellas de artrópodos en ambientes lacustres marginales; 4) dominio de estructuras de pastoreo y ali-

mentación de organismos detritívoros en ambientes lacustres permanentemente subácuos de baja energía y 5) *suite* de trazas de oportunistas en el tope de capas episódicas.

#### LA COLONIZACION DE LOS AMBIENTES CONTINENTALES

Investigaciones recientes han demostrado que algunos de los cambios más importantes en la historia de la vida han estado relacionados con la explotación de ecoespacio previamente vacío o subutilizado (Bambach, 1983). El hecho de que las trazas fósiles representen señales etológicas *in situ*, las hace extremadamente valiosas en el establecimiento de patrones de migración paleoambiental y de evolución del comportamiento a lo largo del tiempo (Crimes, 1974; Seilacher, 1977). Por ejemplo, los estudios de icnofaunas marinas sugieren que, tras una rápida diversificación en los mares someros, las faunas bentónicas se dispersaron gradualmente hacia los sectores profundos (Crimes, 1974). La colonización de los ambientes continentales por parte de los distintos grupos de invertebrados a lo largo del Fanerozoico representa indudablemente un ejemplo de cambios evolutivos asociados a la explotación de nuevo ecoespacio, entendido éste tanto como hábitat potencialmente disponible para el establecimiento de interacciones ecológicas, como en un sentido funcional (modo de vida y tipo de alimentación, véase Bambach, 1983). Recientemente, Buatois y Mángano (1993c) han sugerido que la distribución de icnofósiles en el registro estratigráfico de ambientes continentales paleozoicos documentaría tales cambios evolutivos.

Desde el Ordovícico tardío, la icnodiversidad en ambientes no marinos ha experimentado un importante incremento (figura 9). Según Maples y Archer (1989), esta tendencia estuvo acompañada por una diversificación de ciertos organismos dulceacuícolas, tales como artrópodos, anélidos, peces y moluscos. Se ha sugerido que esta diversificación estuvo directamente vinculada con el desarrollo de las plantas terrestres, que aportaron importantes volúmenes de detritos orgánicos a los ambientes continentales.

Hasta el presente, las trazas fósiles continentales más antiguas provienen del Ordovícico. Tales evidencias consisten en sistemas de tubos asociados a paleosuelos documentados por Retallack y Feakes (1987) en Pennsylvania y huellas de artrópodos (*Diplichnites*, *Diplopodichnus*) registradas recientemente por Johnson *et al.* (1994) en depósitos de lagunas periódicamente desecadas de Gales. Otros casos frecuentemente aducidos, tales como el de trazas de artrópodos en depósitos de canales entrelazados cercanos a la línea de costa del Cambro-Ordovícico de Jordania no representan el establecimiento de una verdadera biota continental (*cf.* Selley, 1970). Por el contrario, la presencia de dicha icnofauna registra la ha-

bilidad de artrópodos para seguir cuñas salinas o para migrar periódicamente hacia el continente (anfídromia) (Maples y Archer, 1989).

La información disponible acerca del Silúrico es sumamente fragmentaria. Recientemente, se ha comunicado el hallazgo de una icnofauna de probable edad silúrica tardía en depósitos fluviales entrelazados y eólicos en el oeste de Australia (McNamara y Trewin, 1993; Trewin, 1993 a, b). La misma consiste mayormente en huellas de artrópodos (*e.g.* *Diplichnites*, *Paleohelcura*) y estructuras de habitación de organismos suspensívoros (*e.g.* *Skolithos*, *Diplocraterion*). Icnofaunas similares han sido mencionadas también por Pollard *et al.* (1982) para el Silúrico de Noruega.

La información correspondiente al Devónico es mucho más extensa. En ambientes continentales devónicos se han mencionado trazas fósiles en dos ámbitos distintos: 1) depósitos de canal fluvial y de desborde (*overbank*) y 2) depósitos lacustres costeros. En el primer caso, las asociaciones consisten mayormente en excavaciones de bivalvos y la icnoespecie *Taenidium barretti* (*e.g.* Bridge *et al.*, 1986; Allen y Williams, 1981; Woolfe, 1990). La icnodiversidad es notablemente baja. Desde el punto de vista funcional, la presencia de estructuras verticales profundas (*e.g.* *Skolithos*), tales como las registradas en Escocia (Carrroll, 1990) y probablemente en Antártida (véase Bradshaw, 1981 y Woolfe, 1990 para una discusión sobre el ambiente depositacional), sugiere el establecimiento de animales infaunales suspensívoros en ambientes fluviales de alta energía.

Por el contrario, en los depósitos lacustres costeros del Devónico domina una icnofauna moderadamente diversa de huellas de artrópodos (*e.g.* Pollard *et al.*, 1982; Pollard y Walker, 1984; Walker, 1985), lo cual evidencia la presencia de una epifauna móvil relativamente variada. En todos los casos, las icnofaunas corresponden a las zonas de transición fluvio-lacustre (figura 10). Tal restricción se manifiesta claramente con la icnofauna descrita por Pollard *et al.* (1982) en la cuenca Hornelen, Noruega, donde los depósitos de abanico distal y lacustres centrales carecen de trazas fósiles. Los autores sugirieron que la ausencia de icnofósiles se debería, en parte, a un aporte casi constante de sedimento y carencia de planos de estratificación con pantallas de fango (*mud drapes*). Al respecto, Buatois y Mángano (1993c) han sugerido dos hipótesis complementarias a las propuestas por Pollard *et al.* (1982), que enfatizan un control ecológico: bajas presiones dispersivas en los nichos de margen de lago y ausencia de volúmenes importantes de detritos orgánicos en los sectores profundos, debido al aún incipiente desarrollo de las plantas terrestres. Ambos factores podrían haber inhibido la colonización de los biotopos centrales del lago. Una situación similar se habría manifestado en la cuenca de Orcadian, Escocia (*cf.* Trewin, 1986).

### ICNODIVERSIDAD EN AMBIENTES NO MARINOS PALEOZOICOS

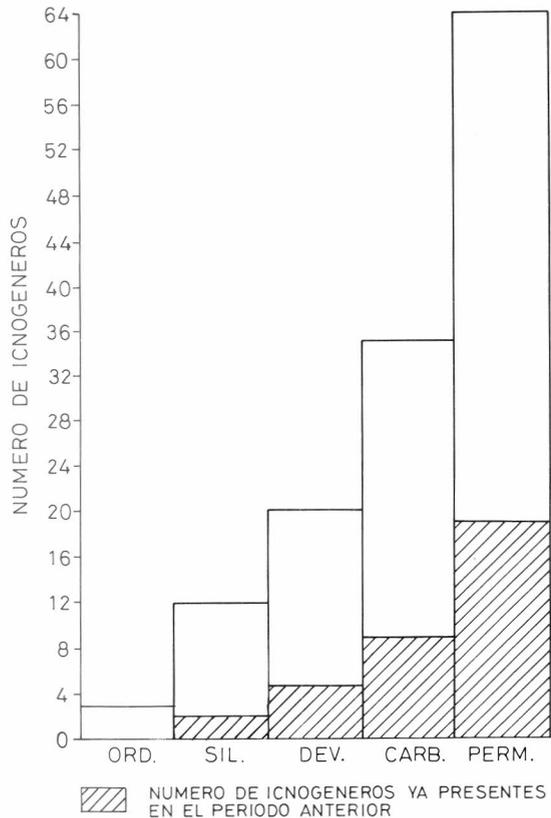


Figura 9. Histograma mostrando las variaciones de icnodiversidad en ambientes no marinos a lo largo del Paleozoico. Las fuentes para la construcción de este histograma se detallan en Buatois y Mángano (1993c), debiendo adicionarse los estudios de Walter (1980, 1982, 1983, 1986b); Debriette y Gand (1990); Schneider *et al.* (1992), McNamara y Trewin (1993); Trewin (1993 a, b) y Johnson *et al.* (1994).

Durante el Carbonífero tuvo lugar un considerable aumento en la icnodiversidad de formas continentales (figura 9). Este incremento reflejaría la migración de organismos hacia sectores lacustres más profundos (figura 10) con la subsecuente explotación de ecoespacio previamente vacío (Buatois y Mángano, 1993c). Para el Carbonífero, se han mencionado trazas fósiles en depósitos lacustres de *shoreface* (Pickerill, 1989, 1990, 1992), *offshore* (Higgs, 1988; Tyler, 1988) y abanicos sublacustres (Buatois y Mángano, 1990, 1993a). Las trazas carboníferas continentales consisten en su mayoría en pistas superficiales o subsuperficiales (Maples y Archer, 1984; Rindsberg, 1990; Buatois y Mángano, 1990, 1992), lo cual sugiere el establecimiento de una epifauna detritívora móvil diversa y, en menor medida, una infauna poco profunda en los ambientes lacustres.

Durante el Pérmico tuvo lugar el establecimiento de una infauna de detritívoros de profundidad inter-

media en ambientes de planicie de inundación y lacustres marginales, tal cual es evidenciado por la presencia de excavaciones meniscadas en la icnofacies de *Scoyenia* (e.g. Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993). Este estilo de bioturbación es marcadamente contrastante con el imperante en ambientes continentales más antiguos (cf. Miller, 1984) y podría indicar que tales tubos meniscados representan una verdadera innovación evolutiva, caracterizada por el procesamiento de detritos y posterior retro-relleno de las estructuras, conformando tubos del tipo *Scoyenia*. A su vez, dicha innovación trajo aparejada una mayor obliteración de las fábricas sedimentarias.

Con respecto al desarrollo de fenómenos de escalonamiento o *tiering* en ambientes continentales, el conocimiento actual es muy pobre. Sin embargo, la presencia de una icnofauna caracterizada por una estructura de cuatro niveles de escalonamiento ilustrada por Melchor y Poiré (1992) para depósitos lacustres pérmicos de La Pampa, podría sugerir patrones relativamente complejos hacia finales del Paleozoico.

En lo concerniente al desarrollo de patrones de utilización de ecoespacio con posterioridad al Paleozoico, no se cuenta aún con un análisis exhaustivo del registro. Sin embargo, nuestra información preliminar parece sugerir un progresivo aumento en la profundidad e intensidad de bioturbación, hecho particularmente evidente en los ambientes lacustres profundos que durante el Paleozoico estuvieron caracterizados mayormente por la presencia de pistas superficiales. Las turbiditas lacustres jurásicas de la Formación Anyao, en China central, albergan asociaciones de trazas fósiles postdeposicionales que atraviesan capas de hasta 5 cm de potencia, si bien al expandirse horizontalmente en las interfaces no originan mayor destrucción de la fábrica sedimentaria (Buatois *et al.*, 1994, 1995). Información proveniente de depósitos de *shoreface* lacustre en la Formación Coqueiro Seco, Cretácico del noreste de Brasil (Azambuja Filho y Spadini, 1994), pone de relieve un aumento considerable en la intensidad de bioturbación. En dicha unidad, los sedimentos finos se presentan fuertemente disturbados por la actividad de infaunales detritívoros.

Durante el Cenozoico, la presencia de estructuras verticales profundas en depósitos lacustres de centro de cuenca pone también de manifiesto la tendencia antes comentada. Este patrón se evidencia en testigos coronas del Eoceno-Oligoceno del este de China (Wang Pinxian, comunicación personal, 1992) y del Eoceno-Mioceno de Indonesia (Whateley y Jordan, 1989, figura 8).

Por su parte, Pemberton *et al.* (1992) han reconocido algunas tendencias en los patrones de bioturbación en ambientes continentales mesozoicos y cenozoicos. Estos autores señalaron que las diversas *suites* de trazas terciarias estaría relacionadas con la evo-

lución de las angiospermas en el Cretácico Tardío, que habría llevado a una explosión evolutiva en el desarrollo de los insectos, acompañada a su vez por una progresiva adaptación de los crustáceos a ambientes dulceacuícolas. Las variadas icnofaunas documentadas en depósitos aluviales cenozoicos por Bown (1982), Bown y Kraus (1983), Tandon y Naug (1984), y Genise y Bown (1994 a, b) dan cuenta de estas tendencias, así como del importante desarrollo de las faunas de mamíferos.

#### DISCUSION Y PERSPECTIVAS

En la presente revisión nos hemos centrado en las asociaciones de sustratos blandos. Sin embargo, debe señalarse que es posible encontrar icnofaunas en ambientes continentales equivalentes a las icnofacies de sustratos xílicos (icnofacies de *Teredolites*), firmes (icnofacies de *Glossifungites*) y duros (icnofacies de *Trypanites*) en ambientes marinos. Plint y Pickerill (1985) han documentado la presencia de *Teredolites* en un sustrato de lignito formado en canales fluviales abandonados del Eoceno del sur de Inglaterra. En depósitos lacustres marginales triásicos de Groenlandia, periódicamente expuestos a desecación, Bromley y Asgaard (1991) han identificado una icnofauna asociada a sustratos firmes, que indicaría una transición con la icnofacies de *Glossifungites*. Una situación similar puede encontrarse en los depósitos lacustres del Triásico del sudoeste de la provincia de Henan, China central. En esta sucesión, *Skolithos serratus*, un tubo vertical con estriaciones, se dispone atravesando capas de limolitas y carbonatos intercalados, indicando la presencia de un sustrato cohesivo y firme (Mángano *et al.*, 1994). Por su parte, Ekdale *et al.* (1989) encontraron perforaciones en estromatolitos lacustres de la cuenca Turkana, Pleistoceno de Kenia. Los icnogéneros reconocidos fueron *Trypanites* y *Sertaterebrites*, este último nuevo. Esta asociación podría representar un equivalente continental de la icnofacies de *Trypanites*.

Aparentemente, el grado de recurrencia que exhiben las icnofaunas continentales es menor que el de sus equivalentes marinas. La mayor parte de las icnofacies marinas se establecieron en el Cámbrico y persisten hasta la actualidad. Por el contrario, resulta difícil encontrar patrones de asociaciones tan constantes y estables en ambientes continentales. Las biotas continentales tienen en este sentido una historia más compleja ya que se fueron configurando por una colonización progresiva, que se habría iniciado en el Ordovícico y que, en el caso de algunos grupos como los crustáceos, prosiguió hasta el Neógeno Tardío (*cf.* Seldon y Edwards, 1989; Seldon, 1990; Little, 1990). Innovaciones evolutivas acaecidas en distintos momentos del Fanerozoico, tales como la colonización de los ambientes continentales por parte de los artrópodos, el surgimiento de grupos de invertebrados bio-

turbadores profundos, el desarrollo de las angiospermas y el establecimiento de los mamíferos, dejaron su sello distintivo en el registro icnológico. Consecuentemente, las icnofaunas de los distintos ambientes continentales exhiben considerables variaciones temporales en cuanto a su características y composición.

Recientemente, Lockley *et al.* (1994) han intentado aplicar el concepto de icnofacies a asociaciones de trazas de vertebrados. Estos autores han puntualizado la necesidad de integrar la información proveniente de la icnología de vertebrados y la de invertebrados. A su vez, Lockley *et al.* (1994) han remarcado el menor rango temporal de las asociaciones de trazas de vertebrados, concluyendo que en tal sentido éstas podrían considerarse subdivisiones de las icnofacies de invertebrados, de mayor rango estratigráfico. Consecuentemente, estos autores han definido las siguientes icnofacies: *Laoporus* (dominada por sinápsidos; Paleozoico de ambientes eólicos); *Brasilichnium* (dominada por sinápsidos; Jurásico Inferior de ambientes eólicos); *Brontopodus* (dominada por saurópodos; Jurásico-Cretácico en facies carbonáticas y evaporíticas costeras, mayormente albuferas, planicies mareales y lagos); *Caririchnium* (dominada por ornitópodos; Jurásico-Cretácico en facies siliciclásticas de planicies costeras); y *Jindongornipes* (dominada por aves; Cretácico-Terciario en ambientes lacustres costeros).

La presente revisión demuestra que la arraigada noción acerca de la pobreza del registro icnológico en facies continentales es, en realidad, un prejuicio no avalado por las investigaciones más recientes. Por el contrario, la icnología de sucesiones continentales representa uno de los campos de investigación más promisorios dentro del estudio de las interacciones entre los organismos y el sustrato. En este sentido, la identificación de nuevos patrones recurrentes de asociaciones de trazas fósiles es probablemente uno de los tópicos que podrá arrojar resultados más novedosos en los próximos años. Para ello, deberán documentarse asociaciones de icnofósiles mediante asignaciones taxonómicas formales, descripciones detalladas de las facies asociadas y adecuadas caracterizaciones paleoambientales. En síntesis, las investigaciones tendientes al establecimiento de nuevas icnofacies continentales tendrán que tener en cuenta los siguientes aspectos: 1) clasificar las trazas taxonómicamente, evitando en lo posible el uso de nomenclatura abierta; 2) no tratar de subdividir la icnofacies de *Scoyenia*, sino identificar icnofacies complementarias; 3) poner énfasis en la determinación de los parámetros paleoambientales y, subsecuentemente, en definir subambientes de sedimentación particulares; 4) tener en consideración que el rango temporal de las asociaciones continentales es menor que el de las arquetípicas icnofacies marinas y tratar de explicarlo en un contexto evolutivo y 5) intentar un enfo-

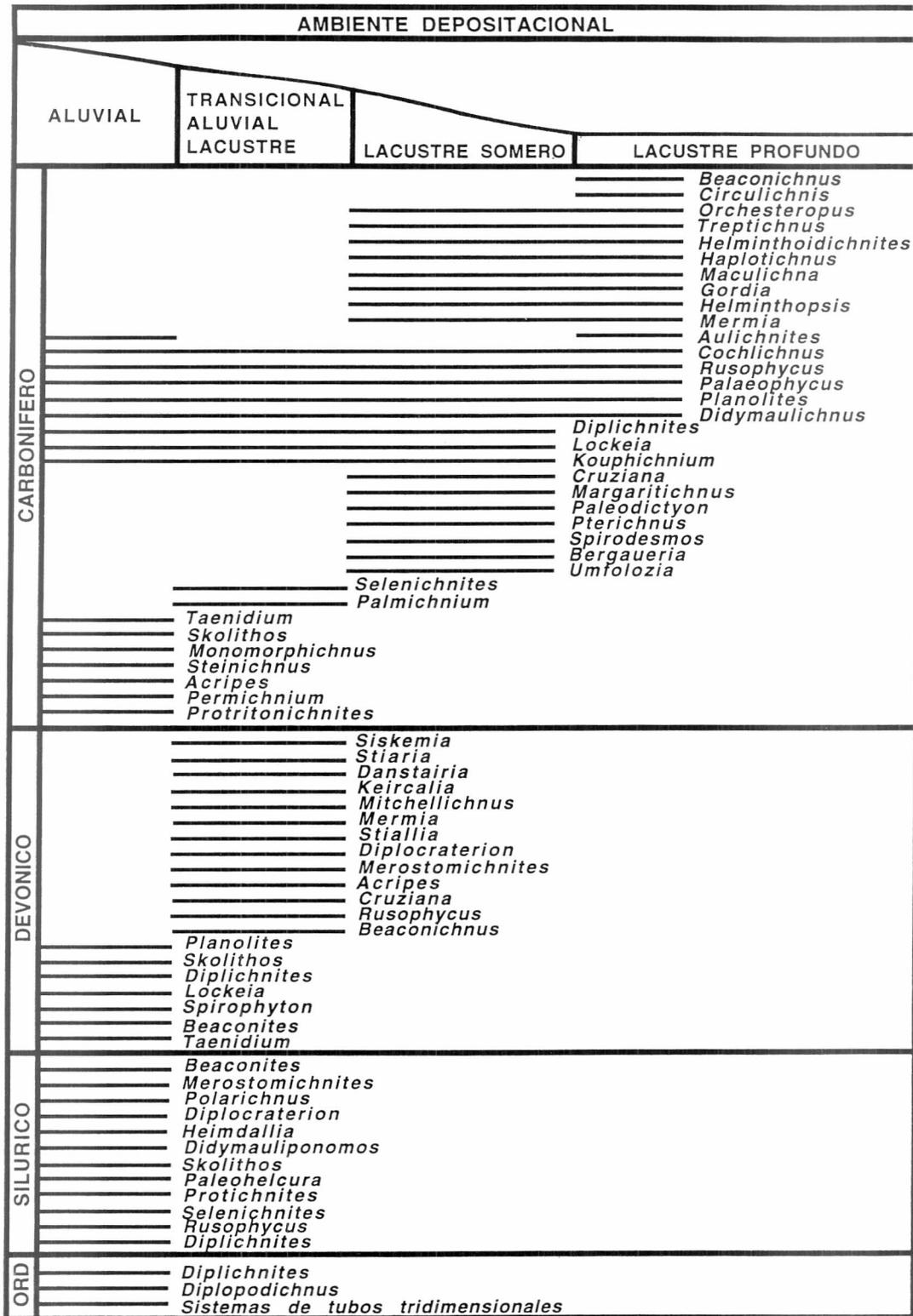


Figura 10. Diagrama de tiempo-ambiente para trazas fósiles paleozoicas continentales. (Modificado de Buatois y Mángano, 1993c)

que que combine la icnología de invertebrados y la de vertebrados.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a los organizadores de la Primer Reunión Argentina de Icnología, en particular a Ricardo Melchor, por su invitación a participar en el dictado del curso, para el cual se preparó la versión original de este trabajo (Buatois y Mángano, 1993d). El tiempo transcurrido entre el dictado del curso y la publicación de este volumen nos ha permitido actualizar algunos aspectos del trabajo, por lo que esta versión final difiere en algunos puntos de aquella publicada con las notas del curso. Queremos también expresar nuestro reconocimiento a Florencio G. Aceñolaza por habernos sugerido a la icnología de sucesiones continentales como tema de investigación y por haber supervisado nuestro proyecto a lo largo de estos años. Nuestros estudios se han visto beneficiados con la ayuda de numerosos especialistas que colaboraron mediante comentarios y fructíferas discusiones: John Pollard, Chris Maples, George Pemberton, Ron Pickerill, Roland Goldring y Bob Frey. Finalmente, agradecemos muy especialmente a Lucía Claps por su asesoramiento en cuestiones entomológicas y a Guillermo Guirado por su esmerada dedicación en la confección de las ilustraciones. Nuestros estudios de icnofaunas continentales han sido realizados gracias al apoyo de la Fundación Antorchas, Sigma Xi y CONICET.

#### BIBLIOGRAFIA

- ACEÑOLAZA, F. G. 1978. Trazas fósiles de la Formación Patquía en el Bordo Atravesado, Sierra de Famatina, La Rioja. *Acta Geológica Lilloana* 15: 19-29. San Miguel de Tucumán.
- \_\_\_\_\_ y BUATOIS, L. A. 1991. Trazas fósiles del Paleozoico superior continental argentino. *Ameghiniana* 28: 89-108. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_ 1993. Nonmarine perigondwanic trace fossils from the Late Paleozoic in Argentina. *Ichnos* 2: 183-203. New York.
- \_\_\_\_\_, BAZAN, C., FERNANDEZ, R. y VIDES DE BAZAN, M. E. 1983. Rocas Sedimentarias. En: Aceñolaza, F. G., Miller, H. y Toselli, A. (Eds.), *Geología de la Sierra de Ancasti*, Munstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie: 219-241. Munchen.
- AHLBRANDT, T. S., ANDREWS, S. y GWYNNE, D. T. 1978. Bio-turbation in eolian deposits. *Journal of Sedimentary Petrology* 48: 839-848. Tulsa.
- ALF, R. M. 1968. A spider trackway from the Coconino Formation, Seligman, Arizona. *Southern California Academy of Sciences, Bulletin* 67: 125-128. Los Angeles.
- ALLEN, J. R. L. y WILLIAMS, B. P. J. 1981. *Beaconites antarcticus*: a giant channel-associated trace fossil from the Lower Old Red Sandstone of South Wales and the Welsh Borders. *Geological Journal* 166: 255-269. Liverpool.
- ARCHER, A. W. y MAPLES, C. G. 1984. Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. *Journal of Paleontology* 58: 448-466. Tulsa.
- AZAMBUJA FILHO, N. C. y SPADINI, A. R. 1994. *Field Trip Guide to Sergipe-Alagoas Basin, 14th International Sedimentological Congress*: 1-26. Recife.
- BAMBACH, R. K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. En: Tevesz, M. J. S. y McCall, P. L. (Eds.), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*, Plenum Press: 719-746. New York.
- BAMFORD, M. L. F., BRUCK, P. M., COOPER, M. A., FORBES, W. H. y MACCARTHY, I. A. J. 1986. *Beaconites*-type burrows from the Old Red Sandstone of Hook Head, Co. Wexford, Ireland. *Proceedings Geological Association* 97: 59-61. Belfast.
- BLODGETT, R. H. 1984. Nonmarine depositional environments and paleosol development in the Upper Triassic Dolores Formation, southwestern Colorado. En: Brew, D. C. (Ed.), *37th Annual Meeting Rocky Mountain Section Geological Society of America, Field Trip Guidebook*: 46-61. Colorado.
- BOWN, T. M. 1982. Ichnofossils and rhizoliths of the nearshore fluvial Jebel Qatrani Formation (Oligocene), Fayum Province, Egypt. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 40: 255-309. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_ y KRAUS, M. J. 1983. Ichnofossils of the alluvial Willwood Formation (Lower Eocene), Bighorn Basin, northwest Wyoming, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 43: 95-128. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_ y LAZA, J. H. 1990. A Miocene termite nest from southern Argentina and its paleoclimatological implications. *Ichnos* 1: 73-79. New York.
- BRACKEN, B. y PICARD, M. D. 1984. Trace fossils from Cretaceous/Tertiary North Horn Formation in central Utah. *Journal of Paleontology* 58: 477-487. Lawrence.
- BRADSHAW, M. 1981. Paleoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (lower Beacon Supergroup), Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 24: 615-652. New Auckland.
- \_\_\_\_\_, HARMSSEN, F. J. y KIRKBRIDE, M. P. 1990. Preliminary results of the 1988-1989 expedition to the Darwin Glacier area. *New Zealand Antarctic Record* 10: 28-48. New Auckland.
- BRADY, L. F. 1947. Invertebrate tracks from the Coconino Sandstone of northern Arizona. *Journal of Paleontology* 21: 466-472. Tulsa.
- BRIDGE, J. S., GORDON, E. A. y TITUS, R. C. 1986. Non-marine bivalves and associated burrows in the Catskill magnofacies (Upper Devonian) of New York. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 55: 65-77. Amsterdam.
- BROMLEY, R. G. 1990. *Trace fossils. Biology and Taphonomy*. Unwin Hyman, 280 p. London.
- \_\_\_\_\_ y ASGAARD, U. 1979. Triassic freshwater ichno-coenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. *Pa-*

- laeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28: 39-80. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1991. Ichnofacies: a mixture of tafhofacies and biofacies. *Lethaia* 24: 153-163. Oslo.
- BRUCK, P. M., FORBES, W. H., NANCE, D. y PICKERILL, R. K. 1985. *Beaconites antarcticus* in the (?Middle) Late Devonian McAras Brook Formation, Cape George, Nova Scotia. *Maritime Sediments and Atlantic Geology* 21: 87-96. New Brunswick.
- BUATOIS, L. A. y MANGANO, 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*. *V Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*, 1, Serie Correlación Geológica 7: 77-81. San Miguel de Tucumán.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1992. Abanicos sublacustres, abanicos submarinos o plataformas glacimarinas? Evidencias icnológicas para una interpretación paleoambiental del Carbonífero de la cuenca Paganzo. *Ameghiniana* 29: 323-335. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1993a. Trace fossils from a Carboniferous turbiditic lake: Implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos* 2: 237-258. New York.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1993b. The paleoenvironmental and paleoecological significance of turbidite lake ichnocoenoses from the Late Carboniferous of the Paganzo Basin, Argentina. *XII International Congress on Carboniferous and Permian Geology and Stratigraphy, Comptes Rendus*: 409-420. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1993c. Ecospace utilization, paleoenvironmental trends, and the evolution of early nonmarine biotas. *Geology* 21: 595-598. Boulder.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1993d. Trazas fósiles de invertebrados en ambientes no marinos. En: Melchor, R. N. (Ed.), *Nuevas tendencias en el estudio de trazas fósiles. Primera Reunión Argentina de Icnología, Notas del Curso*: 11-41. Santa Rosa.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1994. Pistas de peces en el Carbonífero de la cuenca Paganzo (Argentina): Su significado estratigráfico y paleoambiental. *Ameghiniana* 31: 33-40. Buenos Aires.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1995a. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the *Mermia* ichnofacies: an archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos* 4: 151-161. New York.
- \_\_\_\_\_, y \_\_\_\_\_ 1995b. Post glacial lacustrine event sedimentation in an ancient mountain setting: Carboniferous Lake Malanzán (Western Argentina). *Journal of Paleolimnology* 12: 1-22. Belgium.
- \_\_\_\_\_, JALFIN, G. y ACEÑOLAZA, F. G. en arbitraje. Permian nonmarine invertebrate trace fossils from southern Patagonia: Ichnologic signatures of substrate consolidation and colonization sequences. *Journal of Paleontology*.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, WU, X. y ZHANG, G. 1994. Ichnology of a lacustrine turbidite system: The Anyao Formation, Lower Jurassic of Henan Province, central China. *14th International Sedimentological Congress, Abstracts of Papers*: S5-1. Recife.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_ 1995. *Vagorichnus*, a new ichnogenus for feeding burrow systems and its occurrence as discrete and compound ichnotaxa in Jurassic lacustrine turbidites of Central China: *Ichnos* 3: 262-272. New York.
- CARROLL, S. 1990. The ichnology of the Old Red Sandstone of the Orcadian Basin (northern Scotland). Contributions to analysis of sedimentary facies. *13th International Sedimentological Congress, Abstracts of Papers*: 76. Nottingham.
- CHAMBERLAIN, C. K. 1975. Recent lebensspuren in nonmarine aquatic environments. En: Frey, R. W. (Ed.), *The Study of Trace Fossils*, Springer-Verlag: 431-458. New York.
- CLARK, G. R. II y RATCLIFFE, B. C. 1989. Observations on the tunnel morphology of *Heteroceris brunneus* Melshwimer (Coleoptera: Heteroceridae) and its paleoecological significance. *Journal of Paleontology* 63: 228-232. Tulsa.
- CRIMES, T. P. 1974. Colonisation of the early ocean floor. *Nature* 248: 328-330. London.
- D'ALESSANDRO, A. y BROMLEY, R. G. 1987. Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaentology* 30: 743-763. Cambridge.
- \_\_\_\_\_, EKDALE, A. A. y DANE PICARD, M. 1987. Trace fossils in fluvial deposits of the Duchesne River Formation (Eocene), Uinta Basin, Utah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 61: 285-301. Amsterdam.
- DALEY, B. 1968. Sedimentary structures from a non-marine horizon in the Bembridge Marls (Oligocene) of the Isle of Wight, Hampshire, England. *Journal of Sedimentary Petrology* 38: 114-127. Tulsa.
- DARWIN, C. 1881. *The formation of vegetable mould, through the action of worms*. John Murray, 326 p. London.
- DEBRIETTE, P. y GAND, G. 1990. Conséquences stratigraphiques et paléoenvironnementales de nouvelles observations paléontologiques dans le Permien de la partie occidentale du bassin de Lodeve (sud du Massif central). *Géologie de la France* 1: 19-32. Paris.
- DONOVAN, S. K. 1994. Insects and other arthropods as trace-makers in nonmarine environments and palaeoenvironments. En: Donovan, S. K. (Ed.), *The Palaeobiology of trace fossils*: 200-220. John Wiley & Sons, Chichester.
- EDWARDS, P. 1975. Invertebrate burrows in an Oligocene freshwater limestone. *Contributions to Geology* 14: 7-8. Laramie.
- EKDALE, A. A. y PICARD, M. D. 1985. Trace fossils in a Jurassic eolianite, Entrada Sandstone, Utah, U.S.A. En: Curran, H. A. (Ed.), *Biogenic Structures: their use in interpreting depositional environments*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication 35: 3-12. Tulsa.
- \_\_\_\_\_, BROMLEY, R. G. y PEMBERTON, S. G. 1984. *Ichnology, Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy*, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course 15: 1-317 p. Tulsa.
- \_\_\_\_\_, BROWN, F. H. y FEIBEL, C. S. 1989. Nonmarine macroborings in Early Pleistocene algal biolithes (stromatolites) of the Turkana Basin, northern Kenya. *Palaaios* 4: 389-396. Tulsa.

- EVANS, H. E. 1966. *The comparative ethology and evolution of the sand wasps*. Harvard University Press, 526 p. Cambridge.
- FERNANDES, A. C. S., CARVALHO, I. S. y NETTO, R. G. 1990. Icnofósseis de invertebrados da Formação Botucatu, São Paulo (Brasil). *Anales Academia Brasileira de Ciencias* 62: 45-49. São Paulo.
- FISHER, J. B. 1982. Effects of macrobenthos on the chemical diagenesis of freshwater sediments. En: McCall, P. L. y Tevesz, M. J. S. (Eds.), *Animal-sediments relations. The biogenic alterations of sediments*, Plenum Press: 177-218. New York.
- FITZGERALD, P. G. y BARRET, P. J. 1986. *Skolithos* in a Permian braided river deposit, southern Victoria Land, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52: 237-247. Amsterdam.
- FREY, R. W. y PEMBERTON, S. G. 1984. Trace fossils facies models. En: Walker, R. G. (Ed.), *Facies Models*, Geological Association of Canada Geoscience Canada Reprint Series 1: 189-207. Ontario.
- \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_ 1987. The *Pylonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and non-marine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geologists* 35: 333-357. Ontario.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ y FAGERSTROM, J. A. 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the ichnogenera *Scoyenia* and *Ancorichnus*. *Journal of Paleontology* 58: 511-528. Tulsa.
- FÜRSICH, F. T. 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. *Comunicações Serviço Geológico de Portugal* 67: 153-1168. Lisboa.
- GENISE, J. F. 1993. Trazas fósiles de insectos en paleosuelos. En: Melchor, R. N. (Ed.), *Nuevas tendencias en el estudio de trazas fósiles*: 49-59. Primera Reunión Argentina de Icnología, Notas del Curso. Santa Rosa.
- \_\_\_\_\_ y BOWN, T. M. 1994a. New trace fossils of termites (Insecta: Isoptera) from the Late Eocene-Early Miocene of Egypt, and the reconstruction of ancient isopteran social behavior. *Ichnos* 3:155-183. New York.
- \_\_\_\_\_ y \_\_\_\_\_ 1994b. New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and Early Miocene (Santacrucian) paleoenvironments, patagonian Argentina. *Ichnos* 3: 107-117. New York.
- GIBBARD, P. L. 1977. Fossil tracks from varved sediments near Lammi, south Finland. *Bulletin Geological Society of Finland* 49: 53-57. Helsinki.
- \_\_\_\_\_ y DREIMANIS, A. 1978. Trace fossils from late Pleistocene glacial lake sediments in southwestern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 15: 1967-1976. Ontario.
- \_\_\_\_\_ y STUART, A. J. 1974. Trace fossils from proglacial lake sediments. *Boreas* 3: 69-74. Oslo.
- GIERLOWSKI-KORDESCH, E. 1991. Ichnology of an ephemeral lacustrine/alluvial plain system: Jurassic East Berlin formation, Hartford Basin, USA. *Ichnos* 1: 221-232. New York.
- GILMORE, C. W. 1926. Fossil footprints from the Grand Canyon. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 77: 1-41. Washington.
- \_\_\_\_\_ 1927. Fossil footprints from the Grand Canyon. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 80: 1-78. Washington.
- GORDON, E. A. 1988. Body and trace fossils from the Middle-Upper Devonian Catskill magnafacies, southeastern New York, U.S.A. En: McMillan, N. J., Embry, A. F. y Glass, D. J. (Eds.), *The Devonian of the World*, Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir 14: 139-156. Ontario.
- GORE, P. J. W. 1989. Toward a model for open- and closed-basin deposition in ancient lacustrine sequences: the Newark Supergroup (Triassic-Jurassic), eastern North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 70: 29-51. Amsterdam.
- GOULD, S. J. 1982. The importance of trifles. *Natural History* 91: 16-23. New York.
- GRAHAM, J. R. y POLLARD, J. E. 1982. Occurrence of the trace fossil *Beaconites antarcticus* in the Lower Carboniferous fluvial rocks of County Mayo, Ireland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 38: 257-268. Amsterdam.
- HASIOTIS, S. T. y BOWN, T. M. 1992. Invertebrate trace fossils: The backbone of continental ichnology. En: Maples, C. G. y West, R. R. (Eds.), *Trace Fossils*. Paleontological Society Short Course 5: 64-104. Knoxville.
- \_\_\_\_\_ y DUBIEL, R. F. 1993. A possible termite nest from the Upper Triassic Chinle Formation, Petrified Forest National Park, Arizona. *Meeting of the Cordilleran and Rocky Mountain Sections of the Geological Society of America and Associated Societies, Abstracts* 25:48-49. Reno.
- \_\_\_\_\_ y MITCHELL, C. E. 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. *Ichnos* 2: 291-314. New York.
- \_\_\_\_\_, ASLAN, A. y BOWN, T. M. 1993. Origin, architecture, and paleoecology of the early Eocene continental ichnofossil *Scaphichnium hamatum* - integration of ichnology and paleopedology. *Ichnos* 3:1-9. New York.
- HIGGS, R. 1988. Fish trails in the Upper Carboniferous of southwest England. *Palaeontology* 31: 255-272. Cambridge.
- HOWARD, J. D. 1978. Sedimentology and trace fossils. En: Basan, P. B. (Ed.), *Trace fossil concepts*, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course 5: 11-42. Tulsa.
- \_\_\_\_\_ y FREY, R. W. 1984. Characteristic trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east-central Utah. *Canadian Journal of Earth Sciences* 21: 20-219. Ontario.
- JOHNSON, E. W., BRIGGS, D. E. G., SUTHREN, R. J., WRIGHT, J. L. y TUNNICLIFF, S. P. 1994. Non-marine arthropod traces from the subaerial Ordovician Borrowdale Volcanic Group, English Lake District. *Geological Magazine* 131: 395-406. Cambridge.
- KEIGHLEY, D. G. y PICKERILL, A. K. 1994. The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taeonidium*. *Palaeontology* 37: 305-337. Cambridge.
- LEONARDI, G. 1981. *Brasilichnium elusivum* gen. et sp. nov.: pistas de tetrapodes do Mesozoico guardadas nas co-

- leções de Museu Nacional de Rio de Janeiro. *Anais Academia Brasileira de Ciências* 53: 793-805. São Paulo.
- LITTLE, C. 1990. *The terrestrial invasion. An ecophysiological approach to the origins of land animals*. Cambridge University Press, 304 p. Cambridge.
- LOCKLEY, M. G., HUNT, A. P. y MEYER, C. A. 1994. Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: Implications for palaeoecology and palichnostratigraphy. En: Donovan, S. K. (Ed.), *The Palaeobiology of trace fossils*: 241-268. John Wiley & Sons. Chichester.
- MAC NAUGHTON, R. B. y PICKERILL, R. K. 1995. Invertebrate ichnology of the nonmarine Lepreau Formation (Triassic), southern New Brunswick, eastern Canada. *Journal of Paleontology* 69: 160-171. Tulsa.
- MANGANO, M. G., BUATOIS, L. A., WU, X., SUN, J. y ZHANG, G. 1994. Sedimentary facies, depositional processes and climatic controls in a Triassic lake, Tanzhuang Formation, western Henan Province, China. *Journal of Paleolimnology* 11: 41-65. Belgium.
- \_\_\_\_\_, \_\_\_\_\_ y CLAPS, G. L. 1996. Grazing trails formed by soldier fly larvae (Diptera: Stratiomyidae) and their paleoenvironmental and paleoecological implications for the fossil record. *Ichnos* 4: 163-167. New York.
- MAPLES, C. G. y ARCHER, A. A. 1989. The potential of Paleozoic nonmarine trace fossils for paleoecological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 73: 185-195. Amsterdam.
- MARTEL, A. T. y GIBLING, M. R. 1991. Wave-dominated lacustrine facies and tectonically controlled cyclicity in the Early Carboniferous Horton Bluff Formation, Nova Scotia, Canada. En: Anadón, D. y Cabrera, L. (Eds.), *Lacustrine facies analysis*, Special Publication International Association of Sedimentologists 13: 223-243. Oxford.
- MAULIK, P. K. y CHAUDHURI, A. K. 1983. Trace fossils from continental Triassic red beds of the Gondwana Sequence, Pranhita-Godavari valley, south India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 41: 17-34. Amsterdam.
- MCCALL, P. L. y TEVESZ, M. J. S. 1982. The effects of benthos on physical properties of freshwater sediments. En: McCall, P. L. y Tevesz, M. J. S. (Eds.), *Animal-sediments relations. The biogenic alterations of sediments*, Plenum Press: 105-176. New York.
- MCLACHLAN, A. J. y CANTRELL, M. A. 1976. Sediment development and its influence on the distribution and tube structure of *Chironomus plumosus* L. (Chironomidae, Diptera) in a new impoundment. *Freshwater Biology* 6: 59-67.
- MCNAMARA, K. J. y TREWIN, N. H. 1993. A euthycarcinoid arthropod from the Silurian of western Australia. *Palaeontology* 36: 319-335. Cambridge.
- MELCHOR, R. y POIRE, D. 1992. Invertebrate and tetrapod ichnocoenoses from a Permian fluvial/lacustrine sequence: Carapacha Formation, La Pampa province, Argentina. *IV Reunión Argentina de Sedimentología*, Actas 2: 247-254. La Plata.
- METZ, R. 1987a. Sinusoidal trail formed by a recent biting midge (Family Ceratopogonidae): Trace fossil implications. *Journal of Paleontology* 61: 312-314. Tulsa.
- \_\_\_\_\_. 1987b. Insect traces from nonmarine ephemeral puddles. *Boreas* 16: 189-195.
- \_\_\_\_\_. 1990. Tunnels formed by mole crickets (Orthoptera: Gryllotalpidae): paleoecological implications. *Ichnos* 1: 139-141. New York.
- MILLER, M. F. 1984. Distribution of biogenic structures in Paleozoic non-marine and marine-margin sequences: an actualistic model. *Journal of Paleontology* 58: 550-570. Tulsa.
- \_\_\_\_\_, COLLINSON, J. W. y FRISCH, R. A. 1991. Depositional setting and history of a Permian post-glacial black shale: Mackeller Formation, Central Transantarctic Mountains. En: Ulbrich, H. y Rocha Campos, A. C. (Eds.), *Gondwana Seven Proceedings*: 201-215. São Paulo.
- MOUSSA, M. T. 1970. Nematode fossil trails from the Green River Formation (Eocene) in the Uinta Basin, Utah. *Journal of Paleontology* 44: 304-307. Tulsa.
- NETTO, R. G. 1989. Paleoicnologia das sequencias eólicas sotopostas a Formação Botucatu no Rio Grande do Sul. *Acta Geologica Leopoldensia* 28: 31-44. São Leopoldo.
- OLBERG, G. 1959. *Das verhalten der solitaren Wespen Mitteleuropas*. Deutsche Verlag Wiss, 401 p. Berlin.
- PEMBERTON, S. G. y FREY, R. W. 1990. Darwin on worms: the advent of experimental neoichnology. *Ichnos* 1: 65-71. New York.
- \_\_\_\_\_, MAC EACHERN, J. A. y FREY, R. W. 1992. Trace fossils facies models: Environmental and allostratigraphic significance. En: Walker, R. G. (Ed.), *Facies Models Response to Sea Level Changes*, Geological Association of Canada: 47-72. Ontario.
- PICKERILL, A. K. 1989. Non-marine trace fossils from the Carboniferous Albert Formation, southern New Brunswick, eastern Canada. *11th International Congress of Carboniferous Stratigraphy and Geology*, Comptes Rendus 3: 262-267. Beijing.
- \_\_\_\_\_. 1990. Nonmarine *Paleodictyon* from the Carboniferous Albert Formation of southern New Brunswick. *Atlantic Geology* 26: 157-163. New Brunswick.
- \_\_\_\_\_. 1992. Carboniferous nonmarine invertebrate ichnocoenoses from southern New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos* 2: 21-36. New York.
- PLINT, G. A. y PICKERILL, R. K. 1985. Non-marine *Teredolites* from the Middle Eocene of southern England. *Lethaia* 18: 341-347. Oslo.
- POLLARD, J. E. 1976. A problematic trace fossil from the Tor Bay Breccias of south Devon. *Proceedings Geological Association* 87: 105-108. Belfast.
- \_\_\_\_\_, 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. Lyon.
- \_\_\_\_\_, STEEL, R. J. y UNDERSRUD, E. 1982. Facies sequences and trace fossils in lacustrine/fan delta deposits, Homelen Basin (M. Devonian), western Norway. *Sedimentary Geology* 32: 63-87. Amsterdam.
- PRICE, S. y MCCANN, T. M. 1990. Environmental significance of *Arenicolites* ichnosp. in Pliocene lake deposits of southwest Turkey. *Neues Jahrbuch Geologie, Paläontologie, Monatshefte* 1990 H. 11: 687-694. München.

- RATCLIFFE, B. C. y FAGERSTROM, J. A. 1980. Invertebrate lebensspuren of Holocene floodplains: their morphology, origin and paleoecological significance. *Journal of Paleontology* 54: 614-630. Tulsa.
- RETALLACK, G. J. 1984. Trace fossils of burrowing beetles and bees in an Oligocene paleosol, Badlands National Park, South Dakota. *Journal of Paleontology* 58: 571-592. Tulsa.
- \_\_\_\_\_ y FEAKES, C. R. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land. *Science* 235: 61-63. New York.
- RINDSBERG, A. K. 1990. Freshwater to marine trace fossils of the Mary Lee Coal Zone and overlying strata (Westphalian A), Pottsville Formation of northern Alabama. En: Gastaldo, R. A., Demko, T. M. y Liu, Y. (Eds.), *Carboniferous coastal environments and paleocommunities of the Mary Lee Coal zone, Marion and Walker counties, Alabama. A Guidebook for Field Trip VI. 39th Ann. Meet. Geol. Soc. Amer.*: 82-95. Alabama.
- SADLER, C. J. 1993. Arthropod trace fossils from the Permian De Chelly Sandstone, northeastern Arizona. *Journal of Paleontology* 67: 240-249. Tulsa.
- SARKAR, S. y CHAUDHURI, A. K. 1992. Trace fossils in Middle Triassic fluvial redbeds, Pranhita-Godavari Valley, south India. *Ichnos* 2: 7-19. New York.
- SCHNEIDER, J., CHMAEU, M. I. y WALTER, H. 1992. Palaeobiographie und stratigraphie von tetrapoden- und arthropoden-fährten aus dem paralischen Oberkarbon und Perm (Gzhel/Assel) des Donez Bassins. *Freiberger Forschungssheft*, C 445, Paläontologie: 104-121. Leipzig.
- SCHWAB, K. 1966. Ein neuer Fund von *Scoyenia gracilis* White 1929. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1966: 326-332. München.
- SEILACHER, A. 1963. Lebensspuren und salinitätsfazies. *Fortschritte in der Geologie Rheinland und Westfalen* 10: 81-94. Krefeld.
- \_\_\_\_\_ 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5: 413-428. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_ 1977. Evolution of trace fossil communities. En: Hallam, A. (Ed.), *Patterns of Evolution*, Elsevier, 359-376. Amsterdam.
- SELDEN, P. A. 1990. Invertebrates. En: Briggs, D. E. G. y Grotzinger, P. R. (Eds.), *Palaeobiology. A synthesis*: 64-72. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- \_\_\_\_\_ y EDWARDS, D. 1989. Colonisation of the land. En: Allen, K. C. y Briggs, D. E. G. (Eds.), *Evolution and the fossil record*, Belhaven Press: 122-152. London.
- SELLEY, R. C. 1970. Ichnology of Paleozoic sandstones in the Southern Desert of Jordan: a study of trace fossils in their sedimentologic context. En: Crimes, T. P. y Harper, J. C. (Eds.), *Trace Fossils*, Geological Journal Special Issue 3: 477-488. Liverpool.
- SMITH, P. R., HARPER, A. S. y WOOD, M. F. 1982. Nonmarine trace fossils in the Mio-Pliocene Ridge Basin Group, southern California. En: Crowell, J. C. y Link, M. H. (Eds.), *Geologic History of Ridge Basin*, Southern California, Pacific Section, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists: 253-258. Los Angeles.
- SMITH, R. M. H., MASON, T. R. y WARD, J. D. 1993. Flash-flood sediments and ichnofacies of the Late Pleistocene Homeb Silts, Kuiseb River, Namibia. *Sedimentary Geology* 85: 579-599. Amsterdam.
- SQUIRES, R. L. y ADVOCATE, D. M. 1984. Meniscate burrows from Miocene lacustrine-fluvial deposits, Diligencia Formation, Orocoopia Mountains, southern California. *Journal of Paleontology* 58: 593-597. Lawrence.
- STANLEY, K. O. y FAGERSTROM, J. A. 1974. Miocene invertebrate trace fossils from a braided river environment, Nebraska, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 15: 63-82. Amsterdam.
- TANDON, S. K. y NAUG, B. 1984. Facies-trace fossil relationships in a Plio-Pleistocene fluvial sequence - the Upper Siwalik Subgroup, Punjab Sub-Himalaya, India. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 47: 277-299. Amsterdam.
- TEVESZ, M. J. S. y MCCALL, P. L. 1982. Geological significance of aquatic nonmarine trace fossils. En: McCall, P. L. y Tevesz, M. J. S., (Ed.), *Animal-sediment relations. The biogenic alterations of sediments*, Plenum Press: 257-285. New York.
- TREWIN, N. H. 1986. Palaeoecology and sedimentology of the Achanarras fish bed of the Middle Old Red Sandstone, Scotland. *Transactions Royal Society of Edinburgh* 77: 21-46. Edinburgh.
- \_\_\_\_\_ 1993a. Controls on fluvial deposition in mixed fluvial and aeolian facies within the Tumblagooda Sandstone (Late Silurian) of Western Australia. *Sedimentary Geology* 85: 387-400. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_ 1993b. Mixed aeolian sandsheet and fluvial deposits in the Tumblagooda Sandstone, Western Australia. En: North, C. P. y Prosser, D. J. (Eds.), *Characterization of fluvial and aeolian reservoirs*, Geological Society, Special Publication 73: 219-230. Belfast.
- \_\_\_\_\_ y MC NAMARA, K. J. 1992. Trace fossil assemblages of marine and non-marine palaeoenvironments in the Tumblagooda Sandstone (?Late Silurian) of Western Australia. *Palaeontology Newsletter* 16: 21. London.
- TYLER, D. J. 1988. Evidence and significance of limulid instars from trackways in the Bude Formation (Westphalian), south-west England. *Proceedings of the Usher Society* 7: 77-80. Devon.
- WALKER, E. F. 1985. Arthropod ichnofauna of the Old Red Sandstone at Dunure and Montrose, Scotland. *Transactions Royal Society of Edinburgh* 76: 287-297. Edinburgh.
- WALTER, H. 1980. Zur Kenntnis der ichnia limnisch-terrestrischer arthropoden des Rotliegenden. *Freiberger Forschungssheft*, C 357, S.: 61-68. Leipzig.
- \_\_\_\_\_ 1982. Neue arthropodenfährten aus den Oberhofer Schichten (Rotliegendes, Thüringer Wald) mit Bemerkungen über ichnia limnisch-terrestrischer Tuffite innerhalb der varischen Molasse. *Freiberger Forschungssheft* C 375, S.: 87-100. Leipzig.
- \_\_\_\_\_ 1983. Zur taxonomie, ökologie und biostratigraphie der ichnia limnisch-terrestrischer arthropoden des mitteleuropäischen Jungpaläozoikums. *Freiberger Forschungssheft* C 382, S.: 146-193. Leipzig.
- \_\_\_\_\_ 1986a. Arthropodenfährten in eiszeitlichen Bunder-tonen bei Liebegast, Kreis Hoyerswerda. *Natur und Landschaft Bez. Cottbus, NLBC* 8: 51-58. Leipzig.

- \_\_\_\_\_ 1986b. Beiträge zur Ichnologie limnisch-terrestrischer Sedimentationsräume, Teil I: Zur Verbreitung von *Acripes* Matthew 1910 und Assoziationen von Arthropodenfährten im Oberkarbon und Perm. *Freiberger Forschungsheft C* 410: 5-14. Leipzig.
- WHATELEY, M. K. G. y JORDAN, G. R. 1989. Fan-delta-lacustrine sedimentation and coal development in the Tertiary Omlibin Basin, W. Sumatra, Indonesia. En: Whateley, M. K. G. y Pickering, K. T. (Eds.), *Deltas: Sites and traps for fossil fuels*, Geological Society Special Publication 41: 317-332. London.
- WOOLFE, K. J. 1990. Trace fossils as paleoenvironmental indicators in the Taylor Group (Devonian) of Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 301-310. Amsterdam.
- \_\_\_\_\_ 1993. Devonian depositional environments in the Darwin Mountains: marine or non-marine?. *Antarctic Science* 5: 211-220. Oxford.
- WU, X. 1985. Trace fossils and their significance in non-marine turbidite deposits of Mesozoic coal and oil bearing sequences from Yima-Jiyuan basin, western Henan, China. *Acta Sedimentologica Sinica* 3: 23-31. Nanjing.
- ZHANG, G., BUATOIS, L. A., MANGANO, M. G. y ACEÑOLAZA, F. G. 1995. Trace fossils and sedimentary facies from a Permian playa-lake complex in western Argentina. *1st International Limno-geological Congress*, Copenhagen.

Original recibido el 15 de noviembre de 1993

Aceptado el 20 de agosto de 1995