

ICNOFOSILES (NUCLEOCAVIA) PRESERVADOS SOBRE MOLDES INTERNOS DE CONCHILLAS DEL JURASICO MEDIO DEL OESTE ARGENTINO¹

Susana E. DAMBORENEA² y Miguel O. MANCENIDO²

ABSTRACT: *BURROWING TRACES (NUCLEOCAVIA) IN INTERNAL MOULDS OF SHELLS FROM THE MIDDLE JURASSIC OF WESTERN ARGENTINA.* Among trace-fossil makers of the marine environment, a group of specialised, small-sized, deposit feeding burrowers which probe at the interface between a shell and its internal mould is increasingly attracting the attention of ichnologists. Branched, slender burrow systems observed on well preserved steinkerns of brachiopods and molluscs from late Bathonian-early Callovian deposits of Neuquén province are reported. Those exhibiting a rather erratic, irregularly reticulate, even anastomosing pattern are referred to *Arachnostega* whereas those with filiform, dichotomous branches fanning out distally are described as a new ichnogenus and ichnospecies *Korymbichnus conflagellatus*. They are also compared to extant analogues from muddy intertidal flats of the coasts of eastern USA and northern Germany, in which errant polychaetes produce similar burrow systems within mud-filled shells of mussels and clams. The studied materials document a considerable extension in the stratigraphical and geographical range of such specialised burrowers to include the Middle Jurassic of the Southern Hemisphere. Occurrence in internal moulds of endobryssate and burrowing bivalves, epifaunal brachiopods, and nektobenthic cephalopods likewise reveals a greater variety of host shells and their life habits. At least two patterns of trophic resource exploitation are recognised, which differ in their constructional geometry and are thus used as generic ichnotaxobases. These trace fossils also add significantly to the knowledge of the lithofacial and taphonomical conditions involved: They are developed in the unconsolidated but firm substrate enclosed within dead shells, a remarkable microhabitat termed cryptocoel. Confined by the surrounding valves, their preservation potential is increased and they typically denote a pre-lithification suite. The depositional settings independently inferred for the Argentinian occurrences imply a wider bathymetric scope for the peculiar ichnoguild. In conjunction with other indicators of (subaquatic) exhumation episodes, they may become useful tools to be applied in fields such as palaeoenvironmental interpretation or sequence stratigraphy.

KEY WORDS: Burrowing traces, Nucleocavia, Middle Jurassic, Argentina, palaeoecology.

PALABRAS CLAVE: Icnofósiles, Nucleocavia, Jurásico Medio, Argentina, paleoecología.

INTRODUCCION

Entre los organismos productores de rastros fósiles en el ambiente marino, han venido concitando en forma creciente la atención de los icnólogos un conjunto de invertebrados excavadores especializados, depositívoros y detritívoros, de pequeño tamaño, que desarrollan su actividad en la interfase entre una conchilla y su molde interno.

El objetivo de la presente contribución es dar a conocer y analizar las características y significación

de algunos hallazgos interesantes efectuados en el curso de nuestras investigaciones sobre el Jurásico de la Cuenca Neuquina, los que resultan ser novedosos tanto por su antigüedad como por su localización geográfica y contexto paleoambiental.

El material que se describe corresponde a *steinkerns* o moldes internos bien preservados de conchillas de braquiópodos y moluscos que han sido coleccionados en un par de clásicas localidades (Vega de la Veranada, Chacay Melehué) que ocupan posiciones diferentes dentro de dicha cuenca (véase mapa y diagrama en Groeber *et al.*, 1953, figura 20 y lámina 28, figura 5; Gulisano y Gutiérrez Pleimling, 1995). Los afloramientos del Jurásico marino en Vega de la Veranada abarcan desde el Bathoniano al Oxfordiano y los niveles concretos aquí considerados son asignados a las biozonas de *Bodenbenderi* (amonoideos) y de *Torquirhynchia-Lophrothyris* (braquiópodos),

¹ Contribución al Proyecto IGCP N° 322, "Jurassic Events in South America".

² Departamento de Paleontología de Invertebrados, Museo de Ciencias Naturales, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina

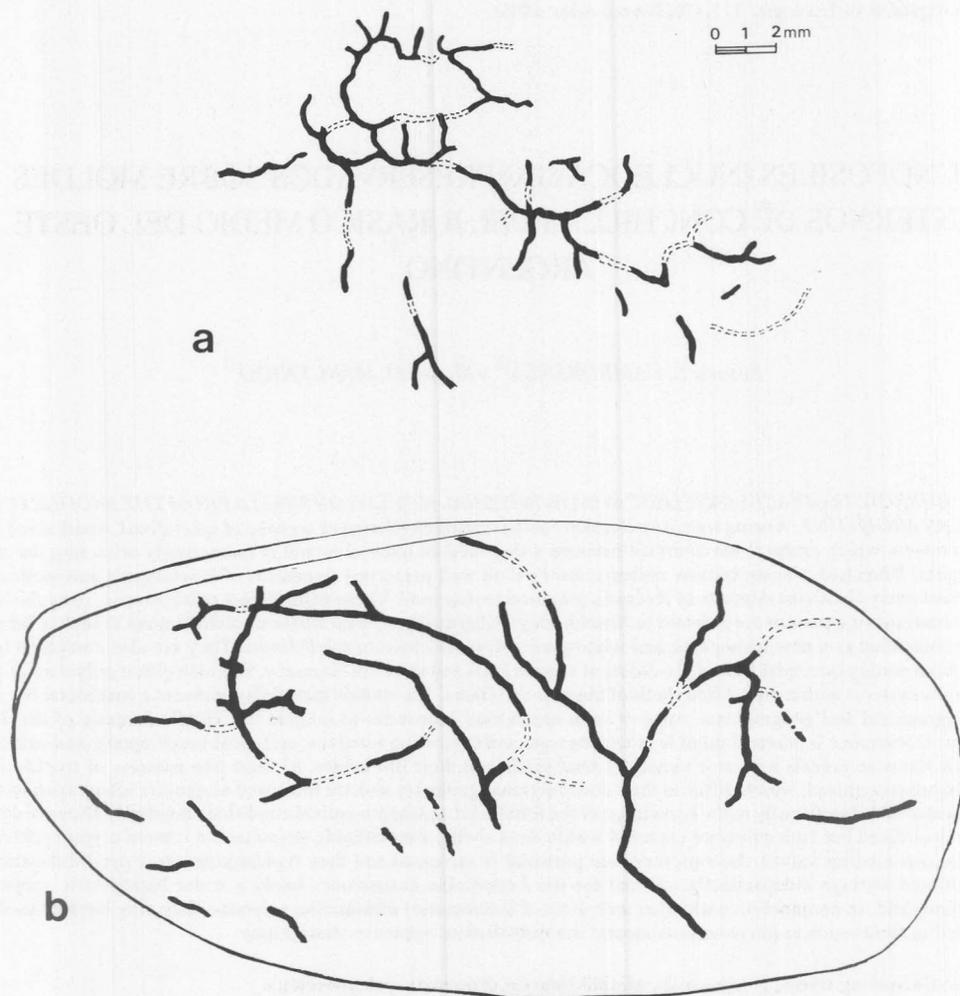


Figura 1. *Arachnostega* isp. aff. *gastrochaenae* Bertling, esquemas de galerías desarrolladas sobre: a) molde interno de *Loboidothyris* sp. (MLP 25036); b) *steinkern* de *Botulooides* ? sp. (MLP 25034).

es decir, al Caloviano inferior, representado por facies relativamente proximales (Groeber *et al.*, 1953; Stipanovic, 1966; Riccardi y Westermann, 1991a; Manceñido, 1993; Gulisano y Gutiérrez Pleimling, 1995). Por su parte, el perfil de Chacay Melehué, más potente, se extiende desde el Pliensbachiano al Oxfordiano, en tanto el tramo relevante, referido a las biozonas de *Steinmanni* hasta *Bodenbenderi* (ammonoideos) y de *Retroceramus stehni* (bivalvos), corresponde al Bathoniano superior a Caloviano inferior, pero en facies más distales (Groeber *et al.*, 1953; Stipanovic, 1966; Damborenea, 1990; Riccardi y Westermann, 1991a; Gulisano y Gutiérrez Pleimling, 1995).

En ambos casos, se trata de redes de galerías de pequeño diámetro (observables bajo aumento) que presentan patrones de ramificación muy conspicuos y distintivos, con características peculiares en cada

localidad. En etapas tempranas del análisis se pudo establecer la naturaleza icnológica de dichas estructuras sobre la base de la regularidad del diseño, paredes lisas, extremos romos y ocasional presencia de relleno. Se descartaron así otras opciones interpretativas posibles, tanto biogénicas (*v.gr.* originadas por estolones de organismos coloniales como los briozoos, microperforaciones de origen algal o fúngico, o bien causadas por esponjas, o canalículos labrados por raíces) como inorgánicas (*v.gr.* grietas de sinéresis o aún fracturas accidentales diagenéticas o posteriores).

Richter y Richter (1930: 168) introdujeron el término "Nucleocavia" para referirse a canales pequeños, comúnmente sinuosos, que aparecen generalmente a modo de surcos sobre la superficie de *steinkerns*, producidos probablemente por vermes, artrópodos u otros grupos de animales. Si bien este nombre

ha sido calificado como *doubtfully distinguished trace fossils* por Häntzschel (1962: 220), posteriormente el mismo autor (Häntzschel, 1975: 3) lo transfirió al glosario del *Treatise* por considerarlo un término general de índole no genérica.

El material estudiado se encuentra depositado en las colecciones del Departamento de Paleontología de Invertebrados del Museo de Ciencias Naturales de La Plata (MLP).

DESCRIPCIONES

Ichnogénero ARACHNOSTEGA Bertling, 1992.

ICNOESPECIE TIPO: *Arachnostega gastrochaenae* Bertling, 1992.

DIAGNOSIS: Galerías elongadas, ramificadas a modo de red irregular en el relleno sedimentario de conchillas; visibles sobre la superficie de los moldes internos. El tamaño de trama es variable, desde micrómetros hasta centímetros, dependiendo del tamaño de la conchilla portadora y de la biota involucrada (traducción del inglés, Bertling, 1992: 179).

COMENTARIO: Este ichnogénero mono-específico fue introducido recientemente para denominar micro-galerías que aparecen en moldes internos de bivalvos perforantes y anidantes (*Gastrochaena*, *Lithophaga* y *Hiatella*) del Oxfordiano de Hannover, Alemania. Su génesis ha sido atribuida a la acción de poliquetos errantes (o tal vez pequeños crustáceos).

Arachnostega isp. aff. *gastrochaenae* Bertling, 1992
Lám. I, figs. 1,3,5; Fig. 1

DESCRIPCIÓN: Galerías alargadas, ramificadas a modo de red irregular poligonal preservadas sobre moldes internos de braquiópodos y bivalvos. El ángulo de ramificación es variable (entre 60° y 120°) configurando una trama en "asta de ciervo", que a menudo puede anastomosarse, no habiéndose observado intersecciones ni superposiciones. Las galerías individuales de sección redondeada presentan un diámetro parejo que fluctúa entre 0,25 y 0,40 mm; la principal no experimenta variaciones significativas de tamaño, salvo en los puntos de bifurcación donde puede haber un leve ensanchamiento. Concomitantemente los ángulos tienden a suavizarse en tales puntos. En ocasiones, aparentes interrupciones o terminaciones del recorrido de las galerías pueden deberse a un cierto alejamiento subsuperficial de las mismas (indicado mediante líneas de trazos en las figuras). Las galerías han sido elaboradas en un sedimento de tipo limo arenoso calcáreo y el interior de las mismas puede presentarse vacío o bien relleno.

MATERIAL Y PROCEDENCIA: Ha sido reconocido sobre moldes internos de terebratúlidos del género

Loboidothyris y sobre *steinkerns* de bivalvos asignables a *Pleuromya* sp. y *Botuloides* ? sp. (MLP 25034-25038) de Vega de la Veranada, y a *Retroceramus stehni* Damborenea (MLP 26557) de Chacay Melehué, todos del Caloviano inferior (Zona de *Bodenbenderi*), norte de Neuquén.

COMPARACIONES: El ichnogénero *Entobia* Bronn se distingue netamente por presentar cámaras y constricciones, conformando una red tridimensional altamente interconectada, que ha sido perforada por esponjas cliónidas dentro de un sustrato sólido calcáreo (Häntzschel, 1975; Bromley, 1970; Bromley y D'Alessandro, 1984; Hölder, 1989). Aunque algo más similares por su morfología general, tanto *Calicideletrix* Mägdefrau como *Dictyoporus* Mägdefrau corresponden a estructuras que han sido bioerodadas dentro o sobre rostros de belemnites por un productor desconocido (Häntzschel, 1975; Bertling, 1992). Análogamente, ciertas microperforaciones horizontales sinuosas (tipo "A") sobre interiores de valvas de bivalvos actuales, aunque de diseño superficialmente muy semejante, presentan enormes diferencias de escala y responden a un origen microbiano (Golubic *et al.*, 1975; Cutler, 1995), por lo que su expresión sobre *steinkerns* correspondería a epirelieves positivos. Resulta así convincente asignar este material argentino a *Arachnostega* Bertling (1992), mientras que la determinación icnoespecífica se efectúa con reservas debido a ciertas diferencias de detalle en cuanto a dimensiones y naturaleza de la megafauna portadora (véase también Fürsich *et al.*, 1994).

Ichnogénero KORYMBICHNUS nov.

ICNOESPECIE TIPO: *Korymbichnus conflabellatus* nov.

ETIMOLOGIA: Del griego *korymbos* = ramo de flores + *ichnos* = huella, rastro; en alusión a su similitud con la inflorescencia del mismo nombre, más la terminación genérica recomendada para icnofósiles.

DIAGNOSIS: Galerías muy delgadas y elongadas, ramificadas reiteradamente de un modo dicotómico, radial y básicamente planar, que se desarrollan en el relleno sedimentario de conchillas. Son visibles sobre la superficie de los moldes internos y distalmente pueden adoptar forma de abanico o corimbo.

COMENTARIO: Diferencias en la naturaleza y plan de ramificación constituyen criterios icnotaxonómicos importantes para la distinción de ichnogéneros (Bromley, 1990); para abreviar, las comparaciones se consignan al tratar la icnoespecie tipo.

Korymbichnus conflabellatus nov. isp.

Lám. I, fig. 4; Fig. 2

ETIMOLOGIA: del latín *conflabellatus* = en abanico fuertemente divergente; en referencia a la configuración de los sectores distales.

HOLOTIPO: Ejemplar ilustrado en lámina I, figuras 4a-b y figuras 2a-b, ubicado sobre el molde interno de la valva izquierda de un paratipo de *Retroceramus stehni* Damborenea (MLP 3967d).

DIAGNOSIS: *Korymbichnus* con ramificaciones en ángulo agudo, distanciadas y esporádicas en la zona proximal y radiando abruptamente en el sector distal resolviéndose en un abanico de segmentos filiformes, simples, de similar longitud.

DESCRIPCIÓN: Galerías muy finas y alargadas, preservadas sobre moldes internos de bivalvos y cefalópodos, ramificadas dicotómicamente, de manera más rala e irregular en las áreas proximales y radiando en abanico más denso y regular en las distales. El ángulo de ramificación es variable (entre 10° y 40°). Distalmente se forma un patrón característico que, en conjunto, cubre un sector de contorno subtriangular, con bifurcaciones primarias sucesivas que tienden a concentrarse hacia el vértice proximal, en tanto los segmentos progresivamente más largos y equidistanciados entre sí divergen gradualmente para ocupar todo el frente distal. Es precisamente esta trama, que puede ser recurrente dentro del sistema, la que le confiere a cada sector distal ese aspecto flabeliforme o a modo de corrimbo tan peculiar. Las galerías individuales, filiformes, de sección redondeada, presentan un diámetro parejo que varía entre 0,05 y 0,1 mm y la principal (generalmente central) no muestra variaciones significativas de tamaño respecto de las laterales. Los tramos entre bifurcaciones tienen un recorrido casi rectilíneo o ligeramente curvo, nunca se anastomosan, y se ha observado que sólo a veces pueden intersectarse abanicos de sectores adyacentes pero de generaciones sucesivas. Las galerías, cuyo interior puede presentarse vacío o bien relleno, han sido elaboradas en un sedimento de tipo pelítico, poco calcáreo.

MATERIAL Y PROCEDENCIA: Además del holotipo, se ha reconocido en otros *steinkerns* del inocerámido *Retroceramus stehni* (MLP 3967a, d, 23413, 26556) y sobre moldes internos de cámaras habitaciones de amonites, por ejemplo, *Eurycephalites cf. vergarensis latumbilicatus* Riccardi y Westermann, *Eurycephalites rotundus* (Tornquist), *Neuqueniceramus steinmanni* Stehn (véase Riccardi y Westermann, 1991a, Lám. 4, fig. 1b; Lám. 5, fig. 2a; Riccardi y Wester-

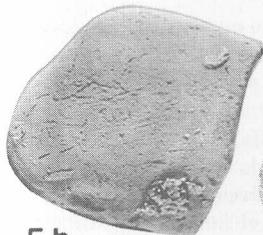
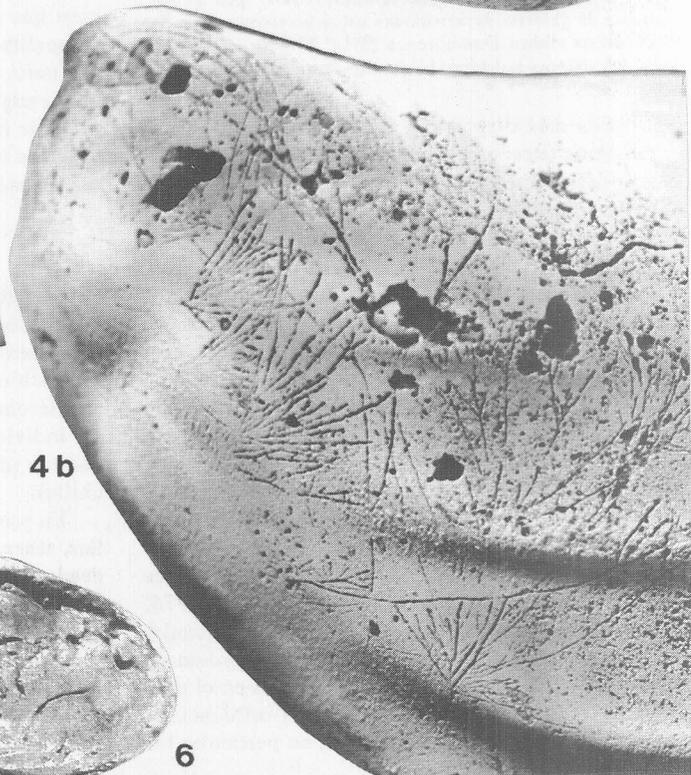
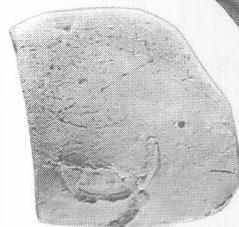
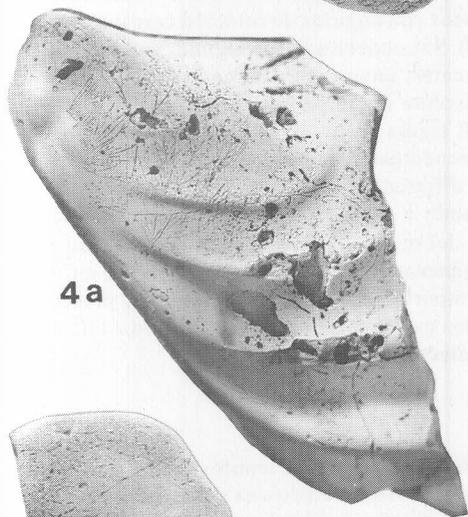
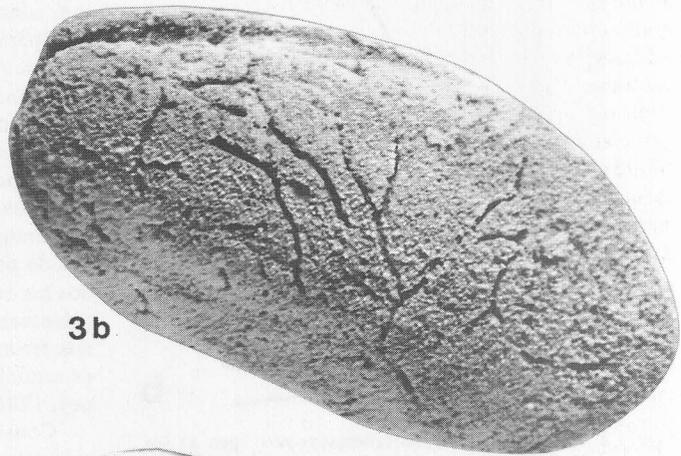
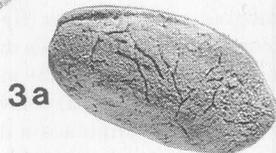
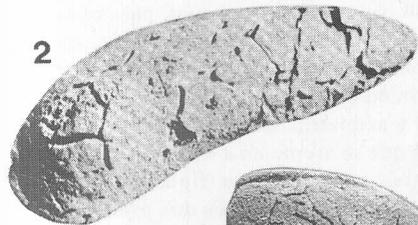
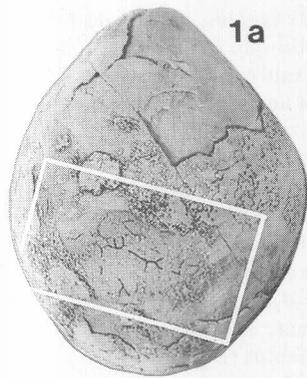
mann, 1991b, Lám. 13, fig. 1b; MLP 12684, 12694, 21173). Todo el material proviene de Chacay Melehué, norte de Neuquén, de un paquete que abarca las zonas de *Steinmanni* hasta *Bodenbenderi*.

COMPARACIONES: Si bien comparte un modo muy similar de preservación, el icnogénero *Arachnostega* Bertling (1992) posee un recorrido más errático en general, y segmentos de galerías (entre puntos de inflexión o dicotomías) relativamente más cortos, que suelen anastomosarse dando celdillas poligonales. Entre los icnofósiles convencionales, *Chondrites* Sternberg se distingue por su patrón de ramificación dendrítico pinnado, desarrollado tridimensionalmente, con segmentos entre bifurcaciones relativamente más cortos y gruesos (cf. Richter, 1931; Simpson, 1957; Häntzschel, 1975; Kotake, 1993). Diversas icnoespecies de *Cladichnus* D'Alessandro y Bromley (1987) pueden presentar planes radiales, palmados o dendroides, con ramificaciones primarias en ángulo agudo, pero todas difieren por poseer relleno con meniscos y ser exteriormente anilladas o moniliformes. Además de su desarrollo tridimensional en un tipo de sedimento de grano más grueso, *Phycodes* Richter difiere por presentar disposición palmada, galerías muy gruesas, a menudo acanaladas transversalmente y con *spreiten* adosadas. En cambio *Oldhamia* Forbes se asemejaría por ser predominantemente bidimensional, pero se caracteriza por segmentos netamente radiales respecto de un punto, más gruesos y próximos entre sí. Cabe apuntar, que en los dos últimos casos, se agrega la antigüedad incompatible entre los registros conocidos (Eopaleozoico vs. Mesozoico) de unos y otros (cf. Häntzschel, 1975; Aceñolaza, 1979). Por otra parte, algunas microperforaciones horizontales sinuosas (tipo "B") y también lineales, sobre interiores de valvas de bivalvos modernos, poseen semejanza de diseño pero son de tamaño mucho menor y, al haber sido bioerodadas por algas u hongos (Golubic et al., 1975; Cutler, 1995), debieran reflejarse como epirelieves positivos sobre moldes internos.

GEOMETRIA DE LA CONSTRUCCION

El tema de la generación teórica de patrones de ramificación ha sido tratado por autores de las espe-

LAMINA I. 1, 3, 5. *Arachnostega* isp. aff. *gastrochaenae* Bertling, Caloviano inferior, Vega de la Veranada, Argentina. 1: sobre un ejemplar de *Loboidothyris* sp. (MLP 25036), a: vista ventral general, conchilla parcialmente decorticada (x1), b: detalle del molde interno, ampliación del área recuadrada (x3); 3: sobre un ejemplar de *Botuloides* ? sp. (MLP 25034), a: vista general del *steinkern* (x1), b: detalle ampliado de la valva izquierda (x3); 5: sobre un molde interno de *Pleuromya* sp. (MLP 25035), a: vista general de la valva derecha, con restos de otras incrustantes (x1), b: vista general de la valva izquierda (x1). 2, 6. moldes internos de bivalvos actuales portadores de incipientes *Arachnostega* isp. (generados por poliquetos); 2: en *Geukensia demissa* (Dillwyn), Reciente, Salpelo Island, Costa Atlántica de EE.UU. (tomado de Basan y Frey, 1977, pl.5, fig.e, x1); 6: en *Mya arenaria* Linneo, Reciente, Jade Bay, Mar del Norte, Alemania (tomado de Reineck, 1980, fig.2, x0,7). 4. *Korymbichnus conflabellatus* nov. ígen. et isp., sistema holotipo sobre un ejemplar de *Retroceramus stehni* Damborenea, Caloviano inferior, Chacay Melehué, Argentina (MLP 3967d); a: vista general del *steinkern* (x1), b: detalle aumentado del sector ántero-ventral izquierdo (x3).



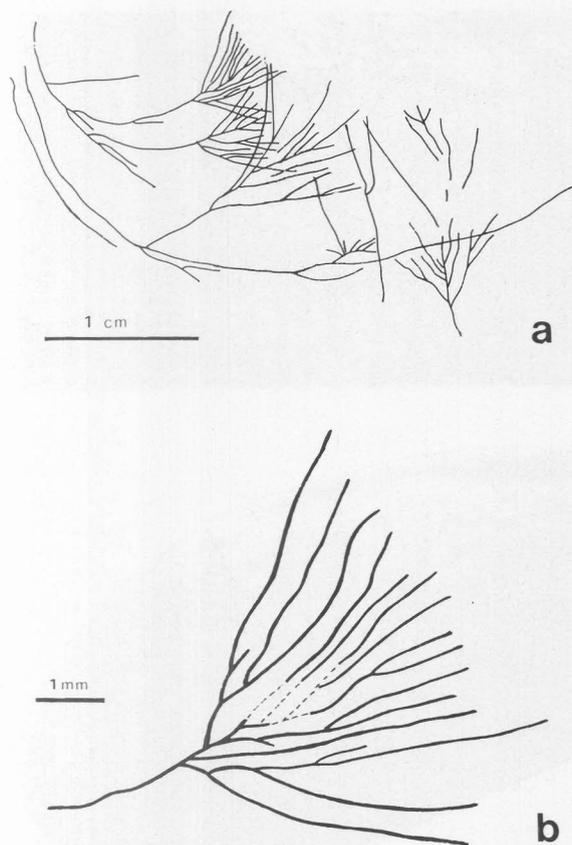


Figura 2. *Korymbichnus conflabellatus* nov. igen. et isp., esquema de galerías desarrolladas sobre un *steinkern* de *Retroceramus stehni* Damborenea (MLP 3967d): a) vista general del sistema holotipo; b) detalle de un sector distal.

cialidades más dispares y aplicado a muy diversos organismos (desde briozoos hasta vegetales), incluyendo últimamente la simulación computarizada (e.g. Stevens, 1976; McKinney, 1981; Gardiner y Taylor, 1982; Niklas, 1982; Cheetham y Hayek, 1983; Niklas y Kerchner, 1984; Bell, 1986; y referencias allí citadas). De una somera comparación con la literatura respectiva, surge una mejor caracterización y comprensión de los icnogéneros aquí considerados.

Los sectores más regulares de *Arachnostega*, con su ángulo de ramificación amplio, recorrido errático y trama a menudo reticular por anastomosis, guardan analogías, por ejemplo, con una red dendrítica simple desarrollada sobre una base de celdillas triangulares yuxtapuestas para dar un diseño hexagonal, es decir, caracterizada por segmentos iguales, ángulo de bifurcación constante (120°), y dicotomías en las cuales una de las ramas puede estar abortada (Stevens, 1976, figuras 105-107; véase figura 3a). Recuerdan asimismo ciertos casos generados mediante un modelo de ramificación y crecimiento más complejo en el cual la iniciación de cada nueva rama está influenciada por factores del entorno inmediato; en particular las

condiciones de segmentos iguales, ángulo de bifurcación inicialmente amplio que experimenta un decrecimiento (ya sea constante o exponencial) del centro a la periferia muestran un aspecto global bastante similar (Gardiner y Taylor, 1982, figuras 3-4; Bell, 1986, figuras 5c y 5f; véase figura 3b).

En cambio, los típicos sectores distales flabeliformes de *Korymbichnus* pueden compararse con patrones de ramificación isodicotómica planar de ángulo agudo y constante y en los cuales algunas de las ramas pueden abortar (figura 3c-d), especialmente aquellos patrones generados mediante un aumento progresivo de la longitud de los segmentos (figura 3d). Otro modelo más sofisticado fue desarrollado por Niklas y Kerchner (1984, figuras 8-12), el cual, para cada rama, además del hemiángulo de ramificación, incorpora parámetros de probabilidad de terminación y ángulo de rotación en el espacio, permitiendo así tridimensionalidad y asimetría. En ese esquema estocástico se advierte que se asemejan a *Korymbichnus* tanto las morfologías isodicotómicas (figura 8) ubicadas en campos con bajos valores de los dos primeros parámetros, como así también ciertas morfologías pseudomonopodiales (figuras 10-12) con valores moderados de probabilidad de terminación de ramas, en todos los casos con ángulos de rotación cercanos a cero (planares). Se conocen además algunas variantes, menos frecuentes, cuyo recorrido central zigzagueante es reminiscente de un patrón simpodial (cf. McKinney, 1981, figura 2a).

Consecuentemente, estos patrones de construcción que difieren en detalles significativos estarían respondiendo a distintas pautas de comportamiento por parte del organismo generador, aún cuando ambos icnogéneros innegablemente compartan un conjunto de importantes rasgos estructurales y preservacionales los cuales reflejan su pertenencia a una misma icnocolectividad (*ichnoguild*).

DISCUSION

Resulta evidente que los icnofósiles motivo de esta contribución requieren de una serie de condiciones ambientales y tafonómicas muy singulares para su formación y ulterior preservación. Consideramos que el microhábitat que reúne tales condiciones merece ser individualizado mediante la calificación **Criptoclear** (del griego *kryptos* = oculto + *kochlias* = conchilla).

En primer lugar se requiere que una o más conchillas, al ser naturalmente sepultadas, queden no sólo rodeadas sino también rellenas por sedimento de grano fino. En segundo término, previo a la incorporación del potencial generador de la huella, el relleno sedimentario contenido en el interior de la conchilla debe alcanzar un grado de coherencia adecuado (firme pero no totalmente consolidado). En el ínterim, la paulatina descomposición de los tejidos blandos respectivos ha

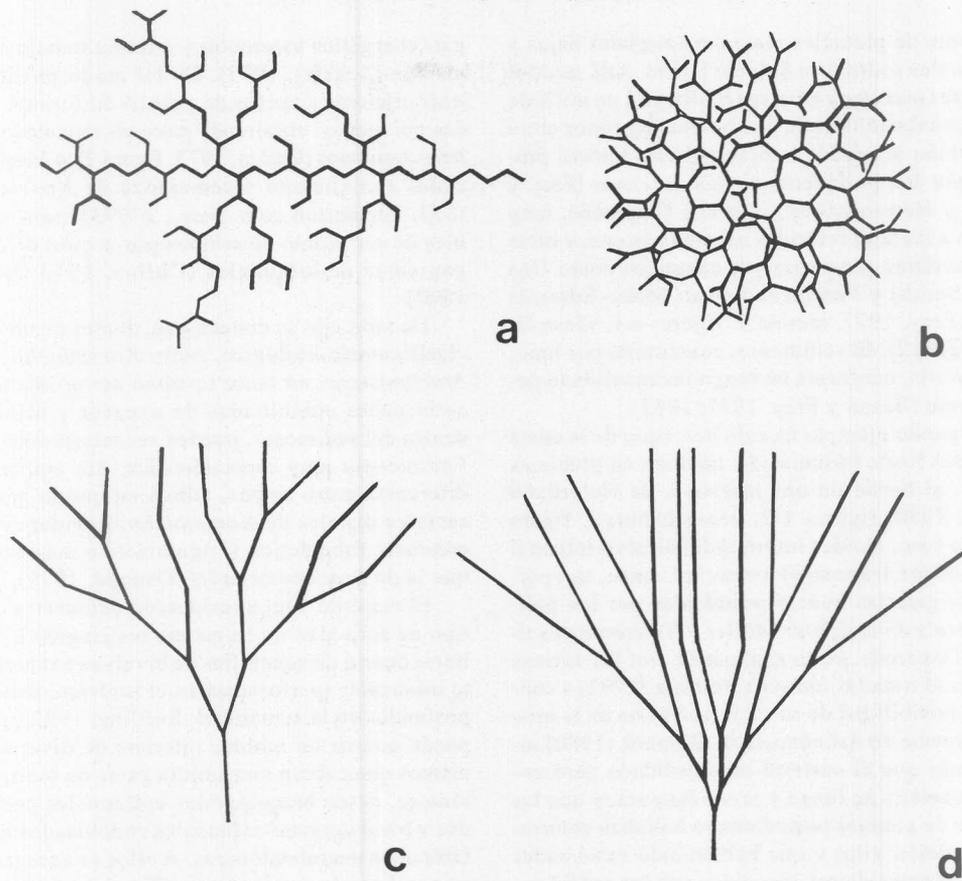


Figura 3. Algunos patrones de ramificación teóricos para comparación: a) ejemplo sencillo mostrando segmentos iguales y ángulo de bifurcación constante; b) ejemplo de un modelo determinístico perceptivo (*sighted*), con segmentos iguales y ángulo de bifurcación grande que disminuye constantemente hacia la periferia; c) ejemplo de un modelo isodiotómico con segmentos iguales y ángulo agudo constante; d) ejemplo con iguales condiciones que (c) pero cuyos segmentos duplican su longitud hacia la periferia. Para otros detalles, véase texto (a: tomado de Stevens 1976, fig. 107; b: tomado de Gardiner y Taylor, 1982, fig.4c; c y d: inspirados en McKinney, 1981, fig.9; Gardiner y Taylor, 1982, fig.4b y Bell, 1986, fig. 5b).

de provocar un progresivo enriquecimiento de materia orgánica en zonas adyacentes a la valva. Posteriormente se debe producir la invasión por parte de algún organismo depositívoro o detritívoro, diminuto, oportunista, que logre acceder por algún resquicio, como puede ser el foramen (braquiópodos) o la hiancia sifonal o bisal (bivalvos). Ello le permite explotar un recurso alimenticio confinado y al amparo de riesgos externos. De allí que la actividad ha de concentrarse preferencialmente a lo largo de la interfase valva/relleno sedimentario, ya sea con carácter exploratorio o bien, localmente, de optimización del aprovechamiento. Finalmente los procesos diagenéticos deberán conducir a la litificación definitiva que garantiza la permanente fosilización de tan delicadas estructuras biogénicas en la superficie de moldes internos, independientemente de que el fósil portador experimente disolución de su conchilla, o no.

En casos particulares, los procesos involucrados bien pueden revestir mayor complejidad, pero se estima que la secuencia simplificada de pasos arriba

esbozada es, en lo fundamental, la responsable de la generación y preservación de las estructuras analizadas. De otro modo hay una cantidad de circunstancias que podrían impedir su fosilización, ya sea como resultado de retrabajamiento del depósito por incremento de la energía hidrodinámica imperante; colapso de las frágiles galerías por insuficiente firmeza del sustrato; obliteración de la icnofábrica por excesiva intensidad de bioturbación; destrucción por fenómenos diagenéticos adversos. Inclusive muchas de ellas pueden darse bajo las mismas condiciones ambientales generales, y aún dentro del propio sedimento que circunda a las conchillas portadoras.

Afortunadamente, se conocen (Richter, 1931: 308) análogos actuales que involucran biota viviente y proporcionan información adicional de relevancia para la interpretación de las consideraciones precedentes desde una perspectiva actuopaleontológica.

En el Hemisferio Norte, por ejemplo, se han registrado e ilustrado sistemas de galerías criptocleares en la costa Atlántica de Georgia (Estados Unidos),

en ambiente de planicies mareales (marjales bajos y transicionales a altos) de Salpelo Island. Allí, moldes internos de *Geukensia demissa* (Dillwyn), un mitílido semi-infaunal endobisado que habita en grupos entre la vegetación arraigada, alojan galerías huecas producidas por los poliquetos *Nereis succinea* (Frey y Leukart) y *Heteromastus filiformis* Claparède, muy parecidas a las aquí referidas a *Arachnostega*, y otras menos similares generadas por cangrejos como *Uca pugnax* (Smith) y *Panopeus herbsti* Milne-Edwards (Basan y Frey, 1977, lámina 5, figuras e-f; véase lámina I, figura 2). El sedimento, constituido por limo, arena y arcilla, conforma un fango inconsolidado pero coherente (Basan y Frey, 1977; 1982).

Un segundo ejemplo ha sido descrito de la costa del Mar del Norte (Alemania), también en planicies mareales, al borde de una marisma, de Helgoland (Reineck, 1980, figuras 1-2; véase lámina I, figura 6). En este caso, moldes internos del bivalvo infaunal profundo *Mya (Arenomya) arenaria* Linneo, son portadoras de galerías huecas producidas por los poliquetos *Nereis diversicolor* Müller y *Heteromastus filiformis* Claparède, cuya semejanza con las formas fósiles por él tratadas indujo a Bertling (1992) a considerar la posibilidad de su inclusión hasta en la misma incoespecie de *Arachnostega*. Reineck (1980) indicó además que el sustrato inconsolidado pero coherente consistía en fango y arena fangosa, y que las conchillas de almejas portadoras se hallaban enterradas en posición vital y que habían sido exhumadas brevemente antes de ser invadidas por los anélidos.

Frente a tales evidencias, resulta lógico inferir que los organismos generadores más probables de los icnofósiles bajo estudio corresponderían a ciertos poliquetos marinos de hábitos excavadores y dieta detritívora o depositívora, como ser nereidos, capitélidos (o aún spiónidos), cuyos representantes vivientes son capaces de producir huellas a modo de "asta de ciervo" mediante avances y retrocesos parciales durante su actividad trófica, y ocasionalmente más de un individuo puede explotar preferencialmente un horizonte particular del sedimento (cf. Schäfer, 1972; Bromley, 1990). Ello concierne especialmente a *Arachnostega*, si bien tampoco puede descartarse totalmente la posible participación de algún grupo de pequeños crustáceos, como los ostrácodos, teniendo en cuenta la capacidad de esta meiofauna intersticial para excavar activamente en la capa superficial (véase Cullen, 1973) y la similitud con ilustraciones de sistemas de galerías subsuperficiales (véase Chamberlain, 1975, figuras 19.2.P-Q).

Cabe incluso la posibilidad de que los presuntos responsables deban buscarse entre los nematodos iliófagos marinos, quienes, merced a la simple inversión del sentido de propagación de la onda propulsora a lo largo de su cuerpo, poseen la capacidad de desplazarse hacia adelante y hacia atrás, a través de fangos plásticos más o menos firmes, con ahorro del des-

gate energético locomotor y mínimo trabajo de deformación (Schäfer, 1972). De tal modo pueden construir efímeros sistemas de galerías filiformes, soportadas por mucus, elaborando patrones reticulados irregulares diminutos (Cullen, 1973, figura 2) o bien ramificados radialmente a semejanza de *Korymbichnus* (S.G. Pemberton com. pers., 2/7/93), pero susceptibles de ser pronto destruidos por acción de otros organismos meiofaunales (Cullen, 1973; Bromley, 1990).

De todo ello se deduce que, dentro de un enfoque clasificatorio etológico, tanto *Korymbichnus* como *Arachnostega*, en tanto resulten ser producto de las actividades combinadas de excavar y alimentarse dentro del sedimento, pueden ser interpretados como *Fodinichnia* muy especializados. Sin embargo, una diferencia entre ambos, radica en que la génesis de sectores distales de *Korymbichnus* evidenciaría una conducta fobotáctica y tigmotáctica más acentuada que la de *Arachnostega* (cf. Osgood, 1975).

El material aquí considerado demuestra que este tipo de actividad no ha estado restringido a desarrollarse dentro de conchillas de bivalvos exclusivamente infaunales (perforantes en el Jurásico, penetrantes profundos en la actualidad; Bertling, 1992), sino que puede ocurrir en moldes internos de diversos organismos que cubren una amplia gama de biotipos bentónicos, desde braquiópodos epifaunales pedunculados y bivalvos semi-infaunales endobisados hasta cefalópodos nectobentónicos. A ellos se agregan bivalvos epifaunales cementantes (Fürsich *et al.*, 1994).

Consecuentemente, las historias bioestratinómicas y diagenéticas involucradas pueden ser variadas y no necesariamente tan complejas como la analizada por Bertling (1992). El denominador común de todos los casos conocidos es que las galerías se han desarrollado en rellenos sedimentarios coherentes pero que no habían alcanzado aún la cementación (*i.e.*, *pre-lithification suite*; Bromley 1975, 1990). Pueden entonces ser utilizados para distinguir entre galerías pre-litificación y perforaciones post-litificación, como ya ha sido advertido, al tratar casos actuales, por Basan y Frey (1977).

Esta importante distinción constituye una herramienta más en la interpretación estratinómica de las condiciones ambientales que controlan la presencia o ausencia de depositación y/o erosión. En este contexto, cabe recordar que tanto Reineck (1980) como Bertling (1992) han llamado la atención explícitamente sobre la existencia de un episodio de exhumación de las conchillas rellenas de sedimento antes de ser invadidas por los organismos productores de las galerías. Esto podría estar implícito en las observaciones de Basan y Frey (1977; 1982) de fenómenos de desecación capaces de producir reducción del volumen de los rellenos de conchillas en el otro ejemplo actual. El material descrito aquí de Vega de la Veranada se halla asociado con indicios independientes

de exhumación y/o condensación estratigráfica, tales como perforación post-litificación de concreciones (*Gastrochaenolites lapidicus* Kelly y Bromley) e incrustación por organismos cementantes que afecta tanto concreciones como *steinkerns* (cf. Manceñido, 1993; lámina 1, figura 5a). Es entonces probable que estos signos de actividad criptococleares puedan convertirse en evidencias confiables de episodios de exhumación (al menos subácueos) en el pasado. Todo esto proporciona criterios auxiliares útiles para reconocer ciertas superficies de discontinuidad (como por ejemplo, de transgresión, de condensación, etc.) que revisten importancia clave en aplicaciones tales como la estratigrafía secuencial.

De todos modos, este tipo de extrapolaciones requiere considerable cautela, ya que, por ejemplo, sería erróneo inferir, a partir de los ejemplos actuales (Basan y Frey, 1977; 1982; Reineck, 1980) una presunta fidelidad a los ambientes de plataforma de mareas. Tanto las circunstancias señaladas para el Oxfordiano de Alemania y Portlandiano de Inglaterra (arrecifes someros, cf. Bertling, 1992; Fürsich *et al.*, 1994) como las novedades aquí aportadas para el Caloviano de Argentina (hábitats de plataforma interna y externa), evidentemente apuntan a una amplitud batimétrica mucho mayor, y aquella aparente restricción presumiblemente obedezca a la mayor accesibilidad al muestreo de los casos recientes. Es así posible que hoy en día podrían estar produciéndose huellas criptococleares de este tipo bajo diversas condiciones ambientales y que la falta del registro entre el Jurásico tardío y la actualidad sea asimismo imputable a imperfección en las observaciones.

CONCLUSIONES

En lo que respecta a estas estructuras biogénicas y a los organismos responsables, (a) se amplía el rango geográfico conocido para incluir el Hemisferio Sur; (b) se extiende el rango estratigráfico al Jurásico medio; (c) se amplían los registros de invertebrados portadores, tanto desde el punto de vista taxonómico como ecológico, al haber sido detectadas en moldes internos de bivalvos, braquiópodos y aún cefalópodos, que representan modos de vida (semi-)infaunales, epifaunales y necto-bentónicos; (d) se reconocen por lo menos dos patrones distintos de explotación del recurso trófico, los cuales resultan comparables con simulaciones generadas por computadoras y sirven como criterio icnotaxonómico a nivel genérico; (e) se considera que los organismos generadores podrían corresponder a anélidos poliquetos, quizás crustáceos, o bien nematodos.

En cuanto a las connotaciones de interés para paleoambientes y análisis de cuencas, se concluye que los signos de actividad aquí tratados (a) constituyen excelentes indicadores de sustratos inconsolidados pero firmes y confinados dentro de conchillas (mi-

crohábitat criptococlear); (b) se confirma su elevado potencial de preservabilidad respecto del sedimento circundante cuya icnofábrica puede llegar a ser obliterada totalmente por bioturbación intensa; (c) se verifica que típicamente denotan conjuntos icnológicos (*suites*) de pre-litificación; (d) se amplía el rango batimétrico en el cual puede llevarse a cabo dicha actividad, que con certeza involucra plataformas mareales en la actualidad, pero aparentemente también otros ambientes - arrecifal somero (en el Jurásico Superior) y de plataforma interna y externa (en el Jurásico Medio) - con el concomitante riesgo para extrapolaciones interpretativas un tanto aventuradas; (e) se postula que pueden servir como indicadores de episodios de exhumación subácuea y/o de condensación, con las consiguientes implicancias de significación para aplicaciones tales como la evolución de paleoambientes o la estratigrafía secuencial.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Dr. A.C. Riccardi por la determinación de los amonites que acompañan a las huellas aquí descritas. Las tareas de campo, financiadas mediante subsidios otorgados por el CONICET, fueron realizadas conjuntamente con los Dres. A. Riccardi y S. Ballent (La Plata). También se agradece al Dr. P.D. Taylor (Londres) por confirmar que los briozoos no estuvieron vinculados a la generación de estas estructuras biogénicas y brindar una orientación bibliográfica; al Dr. S.G. Pemberton (Edmonton) por sus fructíferos comentarios sobre el tema; al igual que a los árbitros anónimos.

BIBLIOGRAFIA

- ACEÑOLAZA, F. G. 1979. El Paleozoico inferior de Argentina según sus trazas fósiles. *Ameghiniana* 15 (2): 15-64. Buenos Aires.
- BASAN, P. B. y FREY, R. W. 1977. Actual-palaeontology and neoichnology of salt marshes near Salpelo Island, Georgia. En: Crimes, T.P. y Harper, J.C. (Eds.), *Trace Fossils 2. Geological Journal, Special Issue 9*: 41-70. Liverpool.
- _____ y _____ 1982. Size reduction with dessication of modern internal molds of the mussel *Geukensia demissa*. *Journal of Paleontology* 56 (4): 970-972. Lawrence, Kansas.
- BELL, A. D. 1986. The simulation of branching patterns in modular organisms. En: Harper, J.L., Rosen, B.R. y White, J. (Eds.), *The growth and form of modular organisms*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B 313 (1159): 143-159. London.
- BERTLING, M. 1992. *Arachnostega* n. ichnog. - burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (Late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 66(1/2): 177-185. Stuttgart.
- BROMLEY, R. G. 1970. Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock, as an example. En: Crimes, T.P. y Har-

- per, J.C. (Eds.), *Trace Fossils. Geological Journal, Special Issue 3*: 49-90. Liverpool.
- _____ 1975. Trace fossils at omission surfaces. En: Frey, R.W. (Ed.), *The study of Trace Fossils*. Springer-Verlag: 399-428. New York.
- _____ 1990. *Trace Fossils. Biology and Taphonomy*. Unwin Hyman, Special Topics in Palaeontology 3: 1-280. London.
- _____ y D'ALESSANDRO, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 90 (2): 227-296. Milan.
- 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.
- CHEETHAM, A. H. y HAYEK, L. A. C. 1983. Geometric consequences of branching growth in aedeoniform Bryozoa. *Paleobiology* 9 (3): 240-260. Chicago.
- CULLEN, D. J. 1973. Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos. *Nature* 242(5396): 323-324. London.
- CUTLER, A. H. 1995. Taphonomic implications of shell surface textures in Bahía La Choya, northern Gulf of California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 114 (2-4): 219-240. Amsterdam.
- D'ALESSANDRO, A. y BROMLEY, R. G. 1987. Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaeontology* 30 (4): 743-763. London.
- DAMBORENEA, S. E. 1990. Middle Jurassic inoceramids from Argentina. *Journal of Paleontology* 64 (5): 736-759. Lawrence, Kansas.
- FÜRSICH, F. T., PALMER, T. J. y GOODYEAR, K. L. 1994. Growth and disintegration of bivalve-dominated patch reefs in the Upper Jurassic of southern England. *Palaeontology* 37 (1): 131-171. London.
- GARDINER, A. R. y TAYLOR, P. D. 1982. Computer modelling of branching growth in the bryozoan *Stomatopora*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 163 (3): 389-416. Stuttgart.
- GOLUBIC, S., PERKINS, R. D. y LUKAS, K. J. 1975. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. En: Frey, R.W. (Ed.), *The study of Trace Fossils*. Springer-Verlag: 229-259. New York.
- GROEBER, P., STIPANICIC, P. N. y MINGRAMM, A. G. 1953. Jurásico. En: Groeber, P. et al. *Mesozoico. Geografía de la República Argentina*. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA 2 (1): 1-141. Buenos Aires.
- GULISANO, C. A. y GUTIERREZ PLEIMLING, A. R. 1995. The Jurassic of the Neuquén Basin, a) Neuquén Province. Field Guide. *Asociación Geológica Argentina. Serie E, 2* (= Dirección Nacional del Servicio Geológico, *Publicación* 158): 1-112. Buenos Aires.
- HANTZSCHEL, W. 1962. Trace fossils and Problematica. En: Moore, R.C. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W. Miscellaneous*. Geological Society of America & University of Kansas Press: 177-245. Lawrence, Kansas.
- _____ 1975. Trace fossils and Problematica. Second Edition (revised and enlarged). En: Teichert, C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W. Miscellaneous. Supplement 1*. Geological Society of America & University of Kansas Press: 1-269. Lawrence, Kansas.
- HÖLDER, H. 1989. Spuren auf der Spur. *Münstersche Forschung zur Geologie und Paläontologie* 69: 13-30. Münster.
- KOTAKE, N. 1993. Tiering of trace fossil assemblages in Pliocene-Pleistocene bathyal deposits of Boso Peninsula, Japan. *Palaios* 8 (6): 544-553. Lawrence, Kansas.
- MANCENIDO, M.O. 1993. Braquiópodos calovianos del perfil de Vega de la Veranada, Provincia de Neuquén. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 47 (3): 267-268. Buenos Aires.
- McKINNEY, F. K. 1981. Planar branch systems in colonial suspension feeders. *Paleobiology* 7 (3): 344-354. Chicago.
- NIKLAS, K. J. 1982. Computer simulations of early land plant branching morphologies: canalization of patterns during evolution?. *Paleobiology* 8 (3): 196-210. Chicago.
- _____ y KERCHNER, V. 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology* 10 (1): 79-101. Chicago.
- OSGOOD, R. G. 1975. The paleontological significance of trace fossils. En: Frey, R.W. (Ed.), *The study of Trace Fossils*. Springer-Verlag: 87-108. New York.
- REINECK, H. E. 1980. Steinkerne in der Entstehung. *Natur und Museum* 110 (2): 44-47. Frankfurt a. M.
- RICCARDI, A. C. y WESTERMANN, G. E. G. 1991a. Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. Part III: Bajocian-Callovian Eurycephalitinae, Stephanocerataceae. *Palaeontographica A* 216 (1-3): 1-110. Stuttgart.
- _____ y _____ 1991b. Middle Jurassic ammonoid fauna and biochronology of the Argentine-Chilean Andes. Part IV: Bathonian-Callovian Reineckeidae. *Palaeontographica A* 216 (4-6): 111-145. Stuttgart.
- RICHTER, R. 1931. Tierwelt und Umwelt im Hunrückschiefer; zur Entstehung eines schwarzen Schlammsteins. *Senckenbergiana* 13 (5/6): 299-342. Frankfurt a. M.
- _____ y RICHTER, E. 1930. Bemerkenswert erhaltene Conularien und ihre Gattungsgenossen im Hunrückschiefer (Unterdevon) des Rheinlandes. *Senckenbergiana* 12 (2/3): 152-171. Frankfurt a.M.
- SCHÄFER, W. 1972. *Ecology and Palaeoecology of Marine Environments*. The University of Chicago Press. 568 pp. Chicago.
- SIMPSON, S. 1957. On the trace-fossil *Chondrites*. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London* 112 (4): 475-499. London.
- STEVENS, P. S. 1976. *Patterns in Nature*. Penguin Books. 240 pp. Aylesbury, U.K.
- STIPANICIC, P.N. 1966. El Jurásico en Vega de la Veranada (Neuquén), el Oxfordense y el diastrofismo Divesiano (Agassiz-Yaila) en Argentina. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 20 (4): 403-478. Buenos Aires.

Original recibido el 25 de abril de 1994.

Aceptado el 10 de diciembre de 1995.