

Estructuras biogénicas de crustáceos en el Mioceno de la cuenca del Golfo San Jorge: implicancias paleobiológicas y evolutivas

Noelia B. CARMONA¹ y Luis A. BUATOIS¹

Abstract. CRUSTACEAN BIOGENIC STRUCTURES FROM THE MIOCENE OF THE SAN JORGE BASIN: PALEOBIOLOGIC AND EVOLUTIONARY IMPLICATIONS. Trace fossils made by decapod crustaceans are very common in Cenozoic marine deposits of Patagonia. The ichnogenus *Ophiomorpha* is particularly abundant in the Lower Miocene Chenque Formation, Chubut Province. At the locality of Punta Delgada, this ichnotaxon occurs in middle to lower shoreface deposits. *Ophiomorpha* consists of a tridimensional burrow system, with a predominance of horizontal tunnels. Walls are made up of conical sedimentary pellets, which function as structural reinforcements for the burrows. Burrow roofs commonly contain thicker walls than burrow floors. The burrow fill is typically laminated and passive due to gravitational processes. Locally, certain sections of the laminae may be confused with active meniscate backfill by ingestion and excretion of a deposit feeder. This ichnotaxon is interpreted as recording the activity of infaunal suspension-feeding decapods, comparable to those from the Thalassinidea infraorden (e.g. *Callichirus major* (Say), formerly *Callianassa major*). Two recent species of the Thalassinidea infraorden, *Anacalliax argentinensis* (Biffar) and *Callianassa brachiophthalma* (Milne-Edwards), inhabit modern shallow environments in Patagonia. In contrast to recent suggestions, *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* and *Spongeliomorpha* are here considered as separate ichnogenera because they represent particular morphologies that reflect specific ethological responses to the environment. The Mesozoic radiation of decapod crustaceans was a major event in shallow marine environments. In post-Paleozoic ecosystems, the decapod burrows became dominant in shallow marine benthic communities, producing a remarkable increase in depth and intensity of bioturbation. This study shows that Miocene shallow-marine environments had reached levels of bioturbation comparable to those of modern times.

Resumen. Las trazas fósiles generadas por crustáceos decápodos son muy comunes en los depósitos cenozoicos marinos de Patagonia. El icnogénero *Ophiomorpha* es particularmente abundante en la Formación Chenque, Mioceno Inferior, provincia de Chubut. En la localidad de Punta Delgada, este icnotaxón se presenta en depósitos de *shoreface* medio e inferior. *Ophiomorpha* consiste en sistemas de excavaciones tridimensionales, con un predominio de túneles horizontales. La paredes están formadas por pelets sedimentarios cónicos, que funcionan como refuerzos estructurales. Los techos de las galerías comúnmente contienen paredes más gruesas que los pisos. El relleno de las excavaciones es típicamente laminado y pasivo a partir de procesos gravitatorios. Localmente, ciertas secciones de las láminas pueden confundirse con rellenos meniscado activo por ingestión y excreción de un depositívoro. Este icnotaxón es interpretado como el registro de decápodos suspensivos infaunales, comparables con aquéllos pertenecientes al infraorden Thalassinidea (e.g. *Callichirus major* (Say), previamente *Callianassa major*). Dos especies recientes pertenecientes al infraorden Thalassinidea, *Anacalliax argentinensis* (Biffar) y *Callianassa brachiophthalma* (Milne-Edwards), habitan ambientes someros modernos en Patagonia. En contra de sugerencias recientes, *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* y *Spongeliomorpha* son aquí considerados como icnogéneros separados ya que representan morfologías particulares, que reflejan respuestas etológicas específicas al ambiente. La radiación mesozoica de los crustáceos decápodos constituyó un evento de orden mayor en ambientes marinos someros. En ecosistemas post-paleozoicos, las excavaciones de crustáceos decápodos se vuelven dominantes dentro de las comunidades marinas someras bentónicas, generando un aumento en la intensidad y profundidad de bioturbación. Los estudios realizados muestran que en ambientes marinos someros del Mioceno se habrían alcanzado ya niveles de bioturbación comparables a los de ambientes actuales.

Key words. Ichnology. Trace fossils. Crustacean burrows. Miocene. Patagonia. Argentina.

Palabras clave. Icnología. Trazas fósiles. Excavaciones de crustáceos. Mioceno. Patagonia. Argentina.

Introducción

Las trazas fósiles generadas por crustáceos se encuentran entre las estructuras más abundantes en los estratos terciarios del Patagoniano (e.g. Scasso y Castro, 1999; Carmona, 2000; Lech *et al.*, 2000). Sin embargo, aún no se cuenta con estudios que analicen en detalle tales estructuras desde el punto de vista paleobiológico y evolutivo. El presente trabajo tiene como objetivo la descripción de uno de los icnofósiles de crustáceos más característicos de los depósitos miocenos de la Formación Chenque en los alrededores

de la localidad de Comodoro Rivadavia (Carmona, 2000). Estas estructuras, asignables a *Ophiomorpha* isp., son atribuidas a la actividad de crustáceos decápodos infaunales, los que realizan grandes redes tridimensionales en el sedimento, constituyendo estas construcciones domicilios permanentes (Frey *et al.*, 1978). En este trabajo se enfatizan aspectos etológicos mediante una comparación con decápodos actuales que realizan excavaciones similares en depósitos recientes. Asimismo, se discuten ciertos problemas a nivel icnotaxonómico planteados en la literatura de los últimos años con respecto a este grupo de estructuras de crustáceos. Finalmente, se evalúa el rol de los crustáceos como excavadores claves, analizando sus implicancias desde el punto de vista de la paleoecología evolutiva.

¹CONICET. Instituto Superior de Correlación Geológica. Casilla de correo 1. 4000 San Miguel de Tucumán. Argentina. ichnolog@infovia.com.ar

Características de la sección analizada e icnofaunas asociadas

La localidad estudiada, Punta Delgada, se ubica en la zona costera del golfo San Jorge, en el sur de la provincia del Chubut y norte de la provincia de Santa Cruz, sur de Argentina (figura 1). Esta sección corresponde a la secuencia 1 o secuencia Borja de Bellosi (1987), incluida en la Formación Chenque, de edad miocena temprana alta (Bellosi y Barreda, 1993; Barreda y Palamarczuk, 2000). Esta unidad se acumuló en una amplia variedad de ambientes marinos marginales y marinos someros.

La sucesión de Punta Delgada representa una parasecuencia grano y estratocreciente, que registra una somerización desde depósitos de *shoreface* inferior en su tramo inferior a depósitos de *shoreface* medio, y posiblemente *shoreface* superior, hacia el tramo cuspidal (Buatois *et al.*, este volumen) (figura 2). Los depósitos de *shoreface* inferior, consistentes en areniscas muy finas limosas, presentan alta icnodiversidad y grado de bioturbación. Además de *Ophiomorpha*, la icnofauna incluye las siguientes icnoespecies: *Chondrites* isp., *Palaeophycus heberti* (Saporta, 1873), *Palaeophycus tubularis* Hall, 1847, *Planolites montanus*

Richter, 1937, *Thalassinoides suevicus* Rieth, 1932, *Phycosiphon incertum* Fischer-Ooster, 1858, *Rosselia* isp., *Schaubcylindrichnus freyi* Miller 1995, *Scolicia* isp. y *Teichichnus rectus* Seilacher, 1955 (Buatois *et al.*, este volumen). Estas estructuras discretas se superponen a una icnofábrica indistinta de fondo. Por su parte, los depósitos de *shoreface* medio exhiben menor icnodiversidad y grado de bioturbación, encontrándose dominados por *Ophiomorpha*.

Descripción del material estudiado

Las estructuras estudiadas constituyen sistemas de excavaciones simples o complejas, limitadas por paredes distintivas, formadas por pelets construidos a partir de sedimento. Consisten en estructuras endicnias preservadas en capas de areniscas muy finas limosas, que forman redes de túneles horizontales y verticales simples. En los ejemplares estudiados hay un desarrollo predominante de excavaciones horizontales que están interconectadas formando grandes sistemas de redes, mientras que las excavaciones verticales, presentes en menor número, comunican a las galerías con la superficie del sedimento (figura 3).

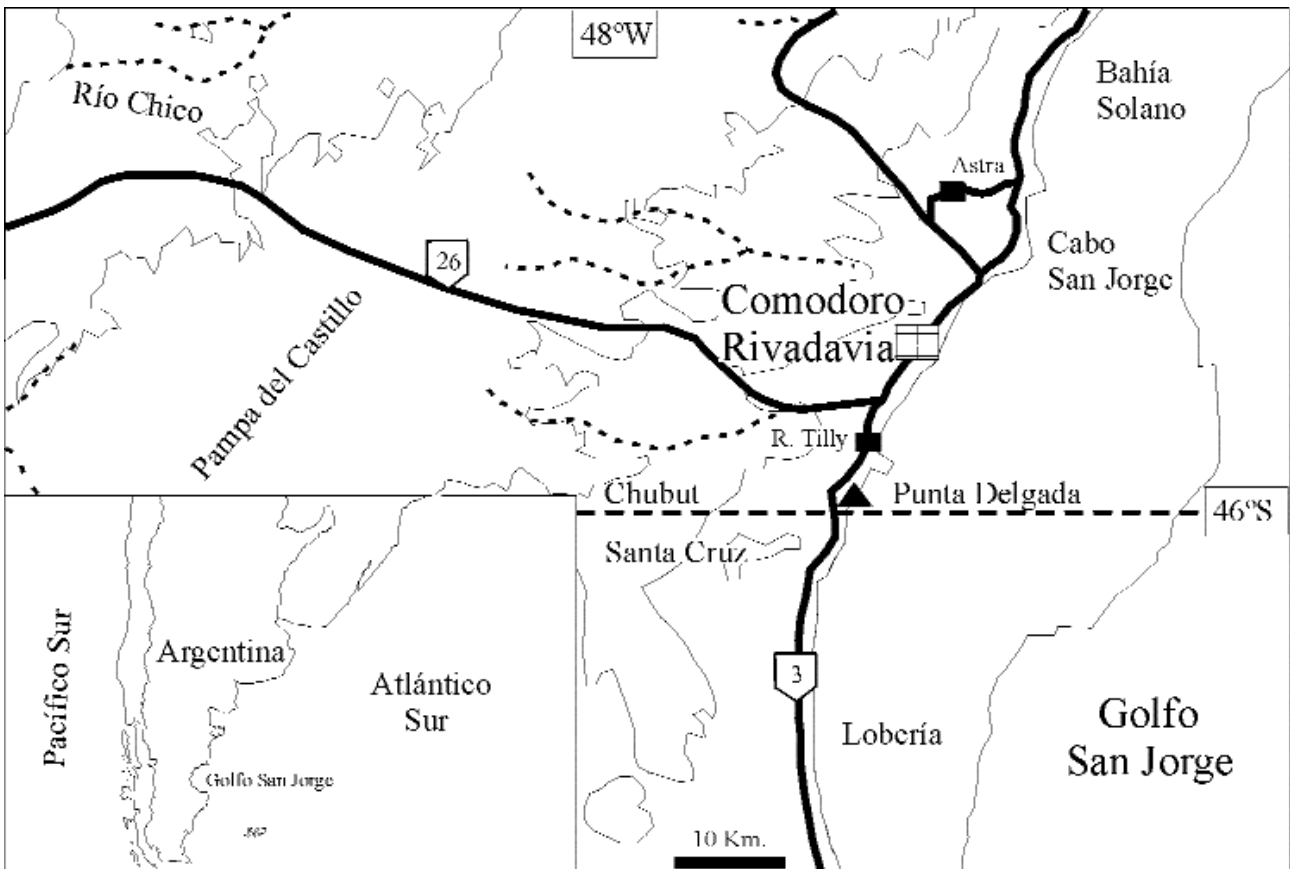


Figura 1. Mapa de ubicación de la localidad estudiada (tomado de Buatois *et al.*, este volumen). / Location map of the study locality (after Buatois *et al.*, this volume).

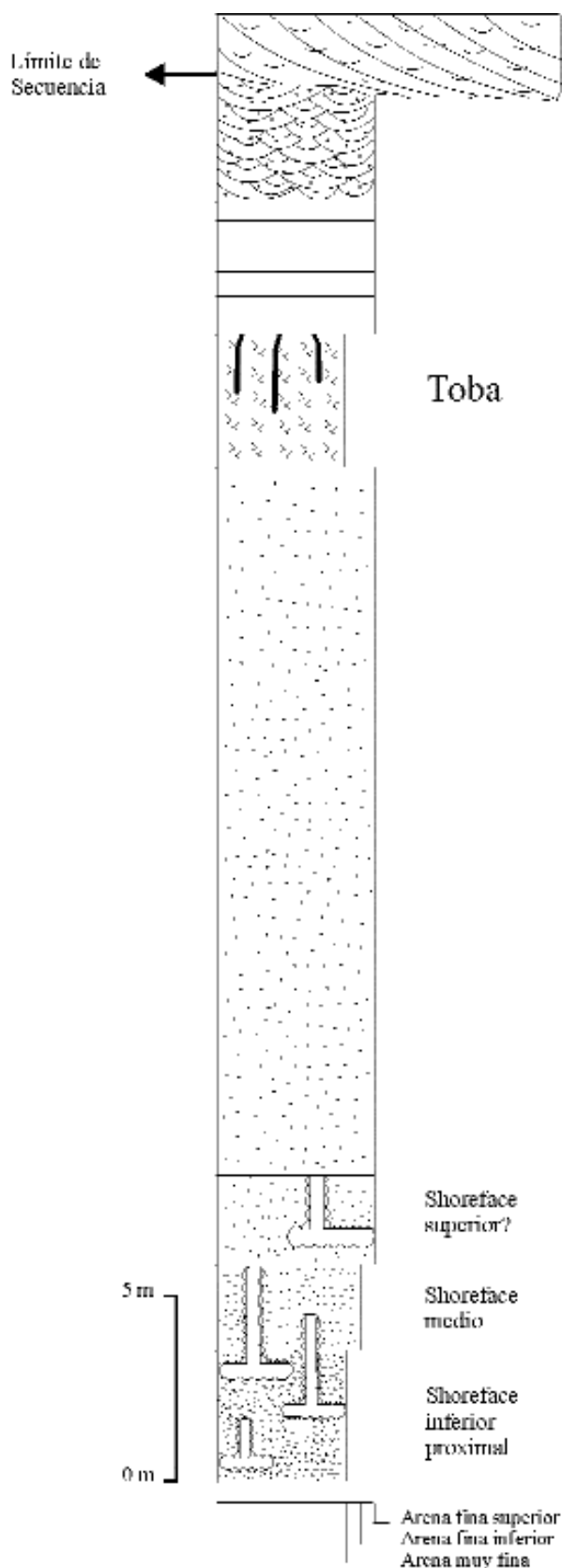


Figura 2. Sección estratigráfica de Punta Delgada, mostrando el intervalo analizado (tomado de Buatois *et al.*, este volumen). / *Stratigraphic section at Punta Delgada, showing the studied interval (after Buatois et al., this volume).*

Los ejemplares tienen una sección transversal subcircular. Las galerías alcanzan profundidades de alrededor de 2,5 metros.

Una de las características principales del icnogénero *Ophiomorpha* es la presencia de una pared construccional formada por pelets. Éstos están ubicados de modo continuo y regular en los ejemplares analizados en este trabajo y tienen una forma cónica característica, dándole un aspecto aserrado a la pared de las excavaciones en cortes longitudinales (figuras 4.A y B). Por el contrario, la parte interna de la pared es lisa. Las dimensiones de los pelets no son constantes. En algunos ejemplares, los pelets se encuentran solamente en la pared superior de las excavaciones. El ancho de los pelets en diferentes sectores de las paredes presenta valores que van desde los 2,7 a 11,1 mm, con un valor promedio de 8,38 mm, mientras que la altura de los mismos puede ser desde 5,2 a 9,2 mm, con un valor promedio de 7,82 mm.

Los sistemas de *Ophiomorpha* presentan ramificaciones laterales formando ángulos de 90° (figuras 5.A, B). El diámetro promedio de las excavaciones es de 66,7 mm, registrándose valores que van desde 57,9 mm hasta 76,8 mm. En los sectores que presentan las bifurcaciones (*turnarounds*), el diámetro de las excavaciones experimenta un pequeño aumento de tamaño, oscilando entre los 80 y los 100 mm.

Se ha postulado que el relleno de estas estructuras es característicamente pasivo, pudiendo ser laminado (figuras 6.A, B) o carecer de estructura (Frey *et al.*, 1978). En el caso de los ejemplares analizados, el relleno presente en la mayoría de los sectores de las estructuras está constituido por láminas de sedimento paralelas a las paredes de la excavación. Este relleno no presenta diferencias notables con el sedimento que rodea a la excavación. Sin embargo algunos sectores de las excavaciones presentan cortes de la laminación que semejan una estructura "tipo meniscada", que puede ser confundida con un relleno activo por parte del organismo productor (figura 4.A). Las características observadas en los ejemplares estudiados son consistentes con la diagnosis del icnogénero *Ophiomorpha* realizada por Frey *et al.* (1978).

Características etológicas

De acuerdo a las distintas categorías etológicas propuestas (Seilacher, 1953; Frey, 1973; Ekdale *et al.*, 1984; Ekdale, 1985; Bromley, 1990), *Ophiomorpha* constituye una traza *domichnia* o de habitación (*dwelling traces*). Esta categoría comprende a aquellas estructuras que funcionan como domicilios permanentes o semipermanentes de organismos infaunales, suspensívoros o depositívoros (Bromley, 1996).

Figura 3. Vista general de *Ophiomorpha* en plano horizontal. Los túneles horizontales son predominantes, mientras que las excavaciones verticales (flecha negra) se encuentran en menor número. Notar la relación de corte existente entre dos excavaciones horizontales (flecha blanca). / *General view of Ophiomorpha parallel to bedding plane. The horizontal components are predominant, while the shafts (black arrow) are fewer. Note the cross-cutting relationship between two horizontal burrows (white arrow).*

Según diversos autores (Hester y Pryor, 1972; Bromley y Frey, 1974; Frey *et al.*, 1978), la función básica de la pared peletoidal sería la de otorgar mayor estabilidad a las estructuras, evitando el colapso de las excavaciones. Esto concuerda con las observaciones realizadas en los ejemplares estudiados, en los cuales se presentan sectores de galerías sin pared, especialmente en el piso de las mismas, ya que aquí no serían necesarios los refuerzos.

Como fue señalado, los pelets son cónicos por el lado externo de la pared de la galería, dándole un aspecto aserrado, mientras que el lado interno es liso. Esta última situación se produciría por el continuo pasaje del organismo que habita la estructura. Un aspecto interesante analizado por Bromley y Ekdale (1998) se refiere a la forma cónica de los pelets de *Ophiomorpha irregulaire* Frey *et al.*, 1978, del Cretácico

de Utah, en Estados Unidos. Estos autores sugieren que para mantener la morfología aguda de los pelets, éstos deben haber sido presionados contra la pared sólo después de que el organismo constructor hubiera retirado parte del sedimento de la misma en el lugar donde iría el pelet, ya que de lo contrario, al hacer presión con el pelet recién formado, éste se deformaría. Esta situación podría ser relevante para el análisis de los pelets cónicos encontrados en las excavaciones del Mioceno de Patagonia, ya que la morfología de los mismos es muy regular. Sin embargo, en los estudios etológicos realizados con organismos actuales, no se han podido encontrar descripciones referentes a este tipo de comportamiento.

El engrosamiento de las excavaciones en los puntos de ramificación ha sido interpretado a partir de estudios de excavaciones de organismos actuales

Figura 4. Cortes longitudinales de *Ophiomorpha*. Detalles de las paredes mostrando la forma cónica característica de los pelets. Nótese la mayor concentración de pelets en el techo de la excavación. **A.** techo de la excavación con alta densidad de pelets regularmente distribuidos y de similar tamaño. Nótese el relleno laminado de la estructura semejando "meniscos". **B.** techo de la excavación mostrando concentración de pelets de tamaño variable. / *Longitudinal view of Ophiomorpha. Details of the walls showing the characteristic conical shape of the pellets. Note the greater concentration of pellets on the roof of the excavation. A, roof of the excavation with a high density of pellets distributed in a regular way and with similar dimensions. Note the laminated infill resembling "meniscus" fill. B, roof of the excavation showing some pellets with variable dimensions.*

(Frey *et al.*, 1978). En estas estructuras, el diámetro de las galerías es prácticamente idéntico al tamaño del organismo que vive en la excavación. Esto serviría para que, al batir los apéndices, se formen las corrientes de agua necesarias para la alimentación y la aireación de la excavación. Es por esta situación que el organismo necesita lugares más amplios dentro de la estructura donde pueda dar vuelta y cambiar la dirección de locomoción (*turnarounds*).

Asimismo, las características morfológicas pueden variar dentro de una misma traza fósil. Por ejemplo, se han registrado secciones de galerías donde las paredes parecen no estar construidas, lo cual podría indicar un aumento en la firmeza del sustrato, provocando que el organismo no construya una pared para reforzar la excavación (Frey *et al.*, 1978). Esta situación permite inferir la existencia de plasticidad etológica en los individuos (comportamiento facultativo según Bromley y Frey, 1974) frente a cambios en las condiciones ambientales. Esta postura ha sido recientemente cuestionada por Miller y Curran (2001), quienes advierten que no siempre se puede asumir que cambios en los parámetros físicos queden reflejados en la morfología de las trazas fósiles. Para estos autores, el comportamiento de los thalassinideos es muy complejo y las variedades morfológicas que se encuentran en el registro pueden no estar relacionadas con las condiciones ambientales.

Análogos modernos

Como se planteó anteriormente, *Ophiomorpha* se atribuye a crustáceos decápodos, de acuerdo a estudios realizados sobre organismos actuales que construyen excavaciones similares. Entre estos grupos de decápodos excavadores actuales, existe uno en particular que reviste gran importancia debido al tipo de estructura que realiza y al impacto que la misma produce en el sedimento. Este grupo está constituido principalmente por los géneros pertenecientes al Infraorden Thalassinidea. Se han realizado diversos trabajos sobre la biología de este grupo (*e.g.* Ott *et al.*, 1976; Dworschak, 1987, 1998, 2000; Dworschak y Pervesler, 1988), siendo una especie en particular, *Callichirus major* (Say) (antes *Callianassa major*), la que permite analizar e inferir el posible comportamiento de los organismos que construyeron *Ophiomorpha*.

Callichirus major habita ambientes marinos someros de mediana a alta energía y moviliza grandes cantidades de sedimento a medida que construye las galerías, afectando de este modo las propiedades físicas y químicas del sustrato (Dworschak y Pervesler, 1988).

Las estructuras tienen dos tipos de componentes principales, al igual que las trazas fósiles analizadas: galerías horizontales a cierta profundidad y elementos verticales (*shafts*) que comunican estas galerías con la superficie. La parte superior de las estructuras verticales tiene un diámetro pequeño. Esta situación se produciría para prevenir la entrada de predadores y de sedimento en la excavación, además de acelerar la corriente de agua creada por los pleópodos y la remoción efectiva de los pelets fecales, los cuales son depositados fuera de la estructura. Estos organismos son principalmente suspensívoros, y se alimentan de partículas suspendidas en la columna de agua. En los estudios etológicos de los organismos actuales, se puede observar cómo los individuos manipulan el sedimento y aglutinan las partículas con secreciones a partir de glándulas tegumentarias presentes en la superficie del cuerpo. Estas secreciones ayudarían a la compactación de los pelets, y de este modo, a la estabilización de las paredes de las excavaciones (Dworschak, 1998). Los pelets son manipulados con los apéndices anteriores de los individuos, especialmente pereiópodos y maxilípedos, y luego presionados contra las paredes de las excavaciones.

Dentro de las excavaciones estudiadas no se han encontrado restos de cuerpos fósiles que permitan determinar la posible identidad del grupo taxonómico productor de estas estructuras. Esto es coincidente con los estudios de comportamiento de los callianásidos recientes, en los cuales se observó que los organismos generalmente abandonan sus excavaciones antes de morir (Frey *et al.*, 1978).

Stilwell *et al.* (1997) encontraron restos de decápodos callianásidos en excavaciones asignadas a *Ophiomorpha* en estratos eocenos de Antártida. Los ejemplares fueron identificados como *Callianassa symmetrica* Feldmann y Zinsmeister. Estos datos, junto al estudio de análogos modernos, sugieren que el organismo productor de *Ophiomorpha* en los depósitos estudiados podría haber sido un decápodo thalassinideo relacionado taxonómicamente con los organismos actuales que realizan este tipo de estructuras, suponiendo que el patrón etológico utilizado en la construcción de este icnotaxón se haya mantenido sin modificaciones significativas hasta la actualidad.

Los callianásidos se conocen desde el Jurásico Tardío (Glaessner, 1969). En la actualidad hay registros de tres especies en Argentina, que pertenecen al infraorden Thalassinidea incluidos dentro de la familia Callianassidae (Boschi *et al.*, 1992), dos que habi-

Figura 5. Corte transversal de un sistema de galerías (plano paralelo a la estratificación) donde se destacan las ramificaciones formando ángulos de 90° aproximadamente. **A**, paredes con abundantes pelets bien preservados. **B**, excavación con relleno laminado y pobre preservación de los pelets. / *Burrow system in bedding plane view, with tunnels branching at 90°. A, walls showing well preserved pellets. B, tunnel with laminated fill and poorly preserved pellets.*

tan la costa Patagónica, *Anacalliax argentinensis* (Biffar) y *Callianassa brachiophthalma* (Milne-Edwards) y la tercera especie, *Sergio mirim* (Rodrigues), que habita latitudes más bajas, desde San Pablo, Brasil, hasta las costas de Buenos Aires.

Problemas icnotaxonómicos

En este apartado se discutirán dos aspectos diferentes. Por un lado, se comentarán brevemente las diferentes posturas con respecto al tema de la sinonimización de las diferentes estructuras atribuidas a crustáceos decápodos. En segundo término, se discutirán los problemas de analizar estructuras que presentan rellenos laminados que semejan meniscos producidos por retrorelleno.

Fürsich (1973) planteó que, si bien las trazas fósiles expresan el comportamiento de sus productores, también presentan influencia de las condiciones ambientales. Por esta razón, aunque exista un patrón etológico común entre determinadas estructuras, éstas tendrán características diferentes debido a la influencia que el ambiente ejerce sobre los individuos productores. De este modo, no sería necesario separar estas estructuras en diferentes icnotaxones, ya que estarían reflejando un mismo tipo de comportamiento, pero bajo diferentes condiciones. Basándose en este criterio, Fürsich (1973) realizó una revisión de *Ophiomorpha* Lundgren, 1891, *Thalassinoides* Ehrenberg, 1944 y *Spongeliomorpha* de Saporta, 1887, y propuso una sinonimización de estos tres icnogéneros bajo el icnogénero *Spongeliomorpha*, ya que éste tiene prioridad al haber sido el primero en definirse (*i.e. senior synonym*), argumentando que de este modo se evitaría el problema de la clasificación de estructuras transicionales registradas en algunos ejemplares. Este autor plantea también que caracteres morfológicos diagnósticos para la clasificación de *Ophiomorpha*, como la pared peletoidal, no serían constantes dentro de una misma estructura y por lo tanto no servirían como un carácter de separación al nivel icnogénérico (*e.g.* como diferencia significativa con *Thalassinoides*), aunque sí podría ser válido a nivel icnoespecífico. La propuesta de Fürsich (1973), si bien no ha ganado gran aceptación, ha cobrado nuevamente actualidad a partir de su revalorización por Schlirf (2000), quien adopta una postura icnotaxonómica similar. Otros autores, tales como Bromley y Frey (1974) y Bromley (1996), coincidieron en parte con lo propuesto por Fürsich, pero plantearon que sinonimizar los tres icnogéneros sólo trasladaría el problema del nivel icnogénérico al icnoespecífico, sin dar una verdadera solución, argu-

mentando además que los nombres originales son de uso muy generalizado, y por lo tanto el empleo de terminología nueva o la redefinición de nombres viejos resultaría más confuso. Para estos autores, en los estudios icnológicos las distinciones taxonómicas deben hacerse sobre la base de descripciones de caracteres morfológicos y no sobre las interpretaciones en cuanto al origen o a las interrelaciones que presentan las estructuras. Bromley (1996) planteó además que cuando dentro de una misma estructura compleja se presentan diferentes morfologías, cada una de ellas representa atributos etológicos distintos, por lo que deben mantener su nombre propio, de la misma manera que si se presentan en forma separada. En el presente trabajo se adhiere a la postura de Bromley, considerando la necesidad de mantener separados a estos icnogéneros, ya que cada uno de ellos representa una respuesta etológica particular y, por lo tanto, necesita de un nombre distintivo. Los problemas icnotaxonómicos relacionados con la existencia de formas transicionales han sido discutidos por Pickerill (1994) y Pickerill y Narbonne (1995). Estos autores propusieron que las formas transicionales deben denominarse tomando en cuenta la traza dominante y mencionando además, la forma con la cual está interrelacionada. Recientes estudios van acumulando cada vez más información que pone de manifiesto que la plasticidad en el comportamiento de los crustáceos se refleja en la abundancia de estructuras compuestas intergradacionales (Mayoral y Muñoz, 1995, 1998; Muñoz y Mayoral, 1996; de Gibert *et al.*, 2001). Resulta evidente que este grupo de estructuras en galería bi y tridimensionales producidas por crustáceos decápodos representan un plan arquitectural y etológico de mayor rango taxonómico. Como tales, son candidatos a constituir una icnofamilia (Seilacher, comunicación personal), categoría aceptada por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica en sus dos últimas ediciones. *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* y *Thalassinoides* representarían formas arquetípicas de esta familia, a las que habría que agregar *Sinusichnus* de Gibert, 1996, *Ardelia* Chamberlain y Baer, 1973, y probablemente *Psilonichnus* Fürsich, 1981 y *Gyrolithes* de Saporta, 1884.

Otro punto a discutir desde el punto de vista icnotaxonómico es el tipo de relleno de las excavaciones analizadas. Como se describió anteriormente, el relleno de *Ophiomorpha* es de carácter laminar, lo que nos indica que las estructuras se rellenaron en forma pasiva. Además, esta laminación no presenta disturbancia, lo que podría señalar que la estructura fue abandonada en forma repentina (Gingras *et al.*, 2000).

Figura 6. Relleno laminado característico de *Ophiomorpha*. **A**, corte transversal de un túnel. **B**, corte longitudinal, donde se muestran las láminas de sedimento paralelas, típicas de un relleno pasivo. / *Characteristic laminated fill of Ophiomorpha*. **A**, transversal view of a tunnel. **B**, longitudinal view, showing parallel sediment layers, typical of a passive infill.

Como se planteó anteriormente, en ciertos cortes de las excavaciones (figuras 4.A, 5.B y 6.A), las estructuras presentan rellenos que pueden confundirse con el meniscado de retrorelleno por ingestión y excreción. Sin embargo, el relleno de los ejemplares analizados difiere del relleno activo por ingestión en que este último presenta un claro contraste con el sedimento circundante a la excavación debido al procesamiento biológico que recibe el sedimento en el tracto digestivo del organismo. Esta característica es fundamental a la hora de clasificar el tipo de relleno de las excavaciones, evitando de este modo confusiones con otro tipo de trazas como aquéllas realizadas por equinodermos, los cuales rellenan sus estructuras en forma activa, generando meniscos a medida que avanzan por el sedimento. De hecho, en la localidad estudiada, la asociación de *Ophiomorpha* con estructuras generadas por equinodermos asignables al icnogénero *Scolicia* puede llevar a confusión. Recientemente, el nombre mega-ancorichnus fue introducido informalmente por Poiré (1999) para estructuras meniscadas con pared similares a *Ancorichnus* Heinberg, 1974, provenientes del Mioceno de San Julián y comparadas con otras semejantes de península de Valdés y la cuenca de Sorbas en España, atribuidas a equinodermos (Wood y Poiré, 1998). En rigor, la presencia de una verdadera pared en lugar de un manto distingue las estructuras de San Julián de *Ancorichnus* (Keighley y Pickerill, 1994), mientras que las características del relleno sugieren una marcada similitud con las trazas de crustáceos aquí documentadas. Tal cual ha planteado Bromley (1996), ciertas excavaciones pueden estar rellenas en forma pasiva con sedimento laminar inclinado, que en diferentes cortes de las mismas, es similar al relleno activo producido por ciertos organismos. A su vez, los restos de equinodermos preservados en el interior de las galerías no deben ser considerados necesariamente como los organismos productores, ya que este tipo de excavaciones permanece abierta y se rellena en forma pasiva por material de origen variado, comúnmente durante tormentas generando, en algunos casos, las estructuras denominadas "tempestitas tubulares" (Tedesco y Wanless, 1991).

Implicancias en paleoecología evolutiva

El modelo Seilacheriano de icnofacies enfatiza los puntos en común entre icnofaunas formadas bajo condiciones ambientales similares a lo largo del Fanerozoico. Si bien esta generalización es válida, cuando se analizan en mayor detalle tales asociaciones, surgen diferencias muy claras (Buatois *et al.*, 2002). Este tipo de estudios comparativos posibilita entender aspectos vinculados a las interacciones entre las comunidades de organismos y su entorno eco-

lógico a lo largo del Fanerozoico. Las icnofaunas marinas someras paleozoicas exhiben marcadas diferencias con respecto a sus contrapartes mesozoicas y cenozoicas. En tal sentido, la radiación mesozoica de los crustáceos decápodos habría jugado un rol fundamental en el delineado de las icnofaunas costeras post-paleozoicas (Mángano *et al.*, 2002). Los crustáceos infaunales profundos representan bioturbadores claves que comúnmente producen trazas fósiles de elite (*sensu* Bromley, 1996). La actividad de estos excavadores moviliza volúmenes enormes de sedimento, al tiempo que con su accionar obliteran las estructuras dejadas por otros organismos que se desplazan más cerca de la interfase agua-sedimento. Por ejemplo, en ambientes actuales se ha comprobado que el callianásido *Glypturus acanthochirus* Stimpson puede remover 118,6 kg de sedimento por año por m² (Curran y Harris, 1996). A su vez, Pryor (1975) estimó que una sola excavación de *Callichirus major* genera un promedio de 2840 pelets fecales por día, convirtiéndose de este modo en un poderoso agente de bio-sedimentación.

Las galerías de crustáceos decápodos se convierten de este modo en las estructuras dominantes en sedimentos marinos someros post-paleozoicos. La radiación mesozoica de los crustáceos decápodos habría constituido una verdadera revolución ecológica que elevó en varios órdenes de magnitud el grado y profundidad de bioturbación alcanzado durante el Paleozoico (Carmona *et al.*, 2002). En este sentido, representa una marcada acentuación de las tendencias evidenciadas a partir del estudio de icnofaunas paleozoicas (Droser y Bottjer, 1988, 1989; Crimes y Droser, 1992; Mángano *et al.*, 2002). En diversos trabajos, (Ausich y Bottjer, 1982, 1991; Bottjer y Ausich, 1986) se documentó el aumento en la profundidad de infaunalización a fines del Paleozoico, alcanzando profundidades superiores a 1 m durante el Mesozoico y Cenozoico. Además, el registro de *Ophiomorpha* en los ambientes marinos someros indica que hubo una evolución en el desarrollo del programa de comportamiento de ciertos grupos de crustáceos decápodos, lo que les permitió excavar en sustratos menos cohesivos (Crimes y Droser, 1992). Estos datos concuerdan con los estudios realizados en los ambientes someros del Mioceno de Patagonia, los cuales sugieren que para dicha época, se habrían alcanzado niveles de intensidad y profundidad de bioturbación comparables a los actuales.

Conclusiones

Los sistemas de excavaciones tridimensionales analizados corresponden a *Ophiomorpha* isp., una estructura de habitación atribuida a la actividad de crustáceos decápodos infaunales suspensívoros.

Estas excavaciones presentan un relleno pasivo de tipo laminado, que superficialmente puede ser confundido con un relleno meniscado activo, llevando a asignaciones erróneas. Entre los crustáceos actuales que realizan este tipo de construcción se encuentran principalmente representantes del Infraorden Thalassinidea, particularmente la especie *Callichirus major*. El organismo productor de *Ophiomorpha* en la Formación Chenque puede haber sido un organismo emparentado con los actuales callianásidos. En el presente trabajo, en coincidencia con Bromley y Frey (1974) y Bromley (1996), se adopta la postura de mantener separados a los icnogéneros *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* y *Spongeliomorpha*, ya que se considera que cada uno de ellos representa una respuesta etológica distintiva frente a condiciones ambientales específicas, cada una con atributos etológicos particulares. Estas estructuras presentan una gran importancia al realizar estudios en paleoecología evolutiva, debido al papel dominante que presentan las excavaciones de crustáceos decápodos en los sedimentos marinos someros postpaleozoicos, especialmente en lo referente a la profundidad y al grado de bioturbación alcanzado. De acuerdo a las observaciones realizadas en este trabajo, se puede concluir que ya en el Mioceno temprano se había alcanzado el nivel y profundidad de bioturbación registrada en los ambientes costeros actuales.

Agradecimientos

Agradecemos muy especialmente los comentarios y discusiones en el campo con Eduardo Bellosi, Richard Bromley y Gabriela Mángano y la revisión de los árbitros Fernando Muñoz Guinea y Roberto Scasso. Este trabajo surgió como resultado de una Beca de la Fundación Antorchas para Estudiantes Destacados otorgada a Carmona y representa también parte de las tareas de la Beca Interna de Formación de Postgrado del CONICET. Fondos adicionales fueron facilitados por la Agencia Nacional de Promoción en Ciencia y Tecnología.

Bibliografía

- Ausich, W.I. y Bottjer, D.J. 1982. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic. *Science* 216: 173-174.
- Ausich, W.I. y Bottjer, D.J. 1991. History of tiering among suspension feeders in the benthic marine ecosystem. *Journal of Geological Education* 39: 313-318.
- Barreda, V. y Palamarczuk, S. 2000. Estudio palinoestratigráfico del Oligoceno tardío- Mioceno en secciones de la costa patagónica y plataforma continental argentina. *Serie Correlación Geológica* 14: 103-138.
- Bellosi, E.S. 1987. [Litoestratigrafía y sedimentación del "Patagoniano" en la Cuenca San Jorge. Terciario de Chubut y Santa Cruz. Universidad de Buenos Aires. Tesis Doctoral. 252 pp. Inédita].
- Bellosi, E.S. y Barreda, V.D. 1993. Secuencias y palinología del Terciario Medio en la Cuenca San Jorge, registro de oscilaciones eustáticas en Patagonia. *12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Mendoza), *Actas* 1: 78-86.
- Boschi, E.E., Fischbach, C.E. y Iorio, M.I. 1992. Catálogo ilustrado de los Crustáceos Estomatópodos y Decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10 A: 7-94.
- Bottjer, D.J. y Ausich, W.I. 1986. Phanerozoic development of tiering in soft substrate suspension-feeding communities. *Paleobiology* 12: 400-420.
- Bromley, R.G. 1990. Trace fossils. *Biology and taphonomy*. Unwin Hyman, Londres, 280 p.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils. Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, Londres, 361 p.
- Bromley, R.G. y Ekdale, A.A. 1998. *Ophiomorpha irregulaire* (trace fossil): redescription from the Cretaceous of the Book Cliffs and Wasatch Plateau, Utah. *Journal of Paleontology* 72: 773-778.
- Bromley, R.G. y Frey, R.W. 1974. Redescription of the trace fossil *Gyrolithes* and taxonomic evaluation of *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* and *Spongeliomorpha*. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* 23: 311-335.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002. *Trazas Fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio. Edición Especial 2, Trelew. 382 p.
- Buatois, L.A., Bromley, R.G., Mángano, M.G., Bellosi, E. y Carmona, N.B. Este volumen. Ichology of shallow marine deposits in the Miocene Chenque Formation of Patagonia: Complex ecologic structure and niche partitioning in Neogene ecosystems. *4° Reunión Argentina y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur* (Tucumán, 2001). *Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina*, 9: 85-95.
- Carmona, N.B. 2000. El icnogénero *Ophiomorpha* en depósitos miocenos de Patagonia, Argentina: Implicancias paleoetológicas y paleoecológicas. *14° Congreso Geológico Boliviano* (La Paz), *Actas* p 112-114.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2002. The trace fossil record of the decapod crustacean radiations. *First International Palaeontological Congress* (Sydney), *Abstracts* p. 29-30.
- Chamberlain, C.K. y Baer, J.L. 1973. *Ophiomorpha* and a new thalassinid burrow from the Permian of Utah. *Geological Studies, Brigham Young University* 20: 79-94.
- Crimes, T.P. y Droser, M.L. 1992. Trace fossils and bioturbation: the other fossil record. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 339-360.
- Curran, H.A. y Harris, L.A. 1996. Bioturbation of carbonate lagoonal sediments by callianassid shrimp: Examples from the Bahamas. *Geological Society of America, Abstracts with programs*, 28: A-274.
- Droser, M.L. y Bottjer, D.J. 1988. Trends in depth and extent of bioturbation in Cambrian carbonate marine environments, western United States. *Geology* 16: 233-236.
- Droser, M.L. y Bottjer, D.J. 1989. Ordovician increase in extent and depth of bioturbation: implications for understanding early Paleozoic ecospace utilization. *Geology* 17: 850-852.
- Dworschak, P.C. 1987. Feeding behaviour of *Upogebia pusilla* and *Callianassa tyrrhena* (Crustacea, Decapoda, Thalassinidea). *Investigación Pesquera* 51: 421-429.
- Dworschak, P.C. 1998. The role of tegumental glands in burrow construction by two Mediterranean callianassid shrimp. *Senckenbergiana maritima* 28: 143-149.
- Dworschak, P.C. 2000. On the burrows of *Lepidophthalmus louisianensis* (Schmitt 1935) (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Senckenbergiana maritima* 30: 99-104.
- Dworschak, P.C. y Pervesler, P. 1988. Burrows of *Callianassa bouvieri* Nobili 1904 from Safaga (Egypt, Red Sea) with some remarks on the biology of the species. *Senckenbergiana maritima* 20: 1-17.
- Ehrenberg, K. 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse. *Paläontologische Zeitschrift* 23: 354-359.
- Ekdale, A.A. 1985. Paleoecology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 50: 63-81.

- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. y Pemberton, S.G. 1984. Ichnology, Trace Fossils in *Sedimentology and Stratigraphy*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Course 15, 317 p.
- Fischer-Ooster, C. von. 1858. *Die fossilen Fucoiden der Schweizer Alpen, nebst Erörterung über deren geologisches Alter*. Bern, Huber und Companie, 74 p.
- Frey, R.W. 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Petrology* 43: 6-19.
- Frey, R.W., Howard, J.D. y Pryor, W.A. 1978. *Ophiomorpha*: its morphologic, taxonomic and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23: 199-229.
- Fürsich, F.T. 1973. A revision of the trace fossils *Spongeliomorpha*, *Ophiomorpha* and *Thalassinoides*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1973: 719-735.
- Fürsich, F.T. 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. *Comunicações Serviços Geológicos de Portugal* 67: 153-168.
- Gibert, J.M. de. 1996. A new decapod burrow system from the NW Mediterranean Pliocene. *Revista Española de Paleontología* 11: 251-254.
- Gibert, J.M. de, Muñiz, F. y Mayoral, E. 2001. Icnofábrica de *Gyrolithes nodosus* del Plioceno estuarino de Lepe (SO de España). 4° Reunión Argentina y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur (San Miguel de Tucumán, 2001), *Actas* p 47.
- Gingras, M.K., Hubbard, S.M., Pemberton, S.G. y Saunders, T. 2000. The significance of Pleistocene *Psilonichnus* at Willapa Bay, Washington. *Palaios* 15: 142-151.
- Glaessner, M.F. 1969. Decapoda. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part R, Arthropoda, vol. 2. Geological Society of America and Kansas University Press, Lawrence, Kansas, pp. R399-533.
- Hall, J. 1847. *Palaeontology of New York, Volume I* State of New York. C. van Benthuysen, Albany, 338 p.
- Heinberg, C. 1974. A dynamic model for a meniscus filled tunnel (*Ancorichnus* n. ichnoge.) from the Jurassic Pecten Sandstone of Milne Land, East Greenland. *The Geological Survey of Greenland* 62.
- Hester, N.C. y Pryor, W.A. 1972. Blade-Shaped Crustacean Burrows Of Eocene Age: A Composite Form of *Ophiomorpha*. *Geological Society of America Bulletin* 83: 677-688.
- Keighley, D.G. y Pickerill, R.K. 1994. The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. *Palaeontology* 37: 305-337.
- Lech, R.R., Aceñolaza, F. G. y Griznik, M.M. 2000. Icnofacies *Skolithos-Ophiomorpha* en el Neógeno del Valle Inferior del Río Chubut, provincia de Chubut, Argentina. *Serie Correlación Geológica* 14: 147-161.
- Lundgren, S.A.B. 1891. Studier öfver fossilförande lösa block. *Geologiska Föreningens i Stockholm, Förhandlingar* 13: 111-121.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R. y Maples, C.G. 2002. Ichnology of a Pennsylvanian Equatorial Tidal Flat- The Stull Shale Member at Waverly, Eastern Kansas. *Kansas Geological Survey Bulletin* 245: 1-133.
- Mayoral, E. y Muñiz, F. 1995. Pistas fósiles intergradacionales en el Mioceno superior del sector suroccidental de la cuenca del Guadalquivir. 11° Jornadas de Paleontología (1995) *Actas*: p. 119-122.
- Mayoral, E. y Muñiz, F. 1998. Nuevos datos icnotaxonómicos sobre *Gyrolithes* del Plioceno Inferior de la Cuenca del Guadalquivir (Lepe, Huelva, España). *Revista Española de Paleontología* 14: 61-69.
- Miller, W., III, 1995. "*Terebellina*" (= *Schaubcylindrichnus freyi* ichnosp. nov.) in Pleistocene outer-shelf mudrocks of northern California. *Ichnos* 4: 141-149.
- Miller, M.F. y Curran, H.A. 2001. Behavioral plasticity of modern and Cenozoic burrowing thalassinidean shrimp. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166: 219-236.
- Muñiz, F. y Mayoral, E. 1996. Nuevos datos icnotaxonómicos sobre *Gyrolithes* del Mioceno superior-Plioceno? de la Cuenca del Guadalquivir (Lepe, Huelva). 12° Jornadas de Paleontología (Badajoz, 1996) *Actas* p 86-88.
- Ott, J.A., Fuchs, B., Fuchs, R. y Malasek, A. 1976. Observations on the biology of *Callianassa stebbingi* Borrodaille and *Upogebia littoralis* Risso and their effect upon the sediment. *Senckenbergiana Maritima* 8: 61-79.
- Pickerill, R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. En S.K. Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 3-42.
- Pickerill, R.K. y Narbonne, G.M. 1995. Composite and compound ichnotaxa: a case example from the Ordovician of Québec, eastern Canada. *Ichnos* 4: 53-69.
- Poiré, D.G. 1999. Presencia de Mega-Ancorichnus en el Patagoniano de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina: su significado sedimentológico y paleoecológico. 14° Congreso Geológico Argentino (Salta, 1999) *Actas* 1: 71-72.
- Pryor, W.A. 1975. Biogenic sedimentation and alteration of argillaceous sediments in shallow marine environments. *Geological Society of America Bulletin* 86: 1244-1254.
- Richter, R. 1937. Marken und Spuren aus allen Zeiten. 1-2. *Senckenbergiana* 19: 150-169.
- Rieth, A. 1932. Neue Funde spongeliomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, N.F. 19: 257-294.
- Saporta, G. de. 1873. *Paléontologie française ou description des fossiles de la France 2 sér Végétaux*. Plantes Jurassiques. G. Masson, Paris, 1, p. 1-506.
- Saporta, G. de. 1884. *Les organismes problématiques des anciennes mers*. Masson. Paris, 100 pp.
- Saporta, G. de. 1887. Nouveaux documents relatifs aux organismes problématiques des anciennes mers. *Société Géologique de France Bulletin* 3: 286-302.
- Scasso, R.A. y Castro, L.N. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 471-487.
- Schlirf, M. 2000. Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Palaeontologica* 34: 145-213.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 96: 421-452.
- Seilacher, A. 1955. Spuren und Fazies im Unterkambrium. En O.H. Schindewolf y A. Seilacher (eds.), Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). *Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen* 10: 11-143.
- Stilwell, J.D., Levy, R.H., Feldmann, R.M. y Harwood, D.M. 1997. On the rare occurrence of Eocene Callianassid decapods (Arthropoda) preserved in their burrows, Mount Discovery, East Antarctica. *Journal of Paleontology* 71: 284-287.
- Tedesco, L.P. y Wanless, H.R. 1991. Generation of sedimentary fabrics and facies by repetitive excavation and storm infilling of burrow networks, Holocene of South Florida and Caicos Platform, B.W.I. *Palaios* 6: 326-343.
- Wood, J. y Poiré, D.G. 1998. Late Miocene ichnofauna in the Vera and Sorbas Basins, SE Spain: Uses in the determination of onshore-offshore palaeoenvironment relationships on a temperate water carbonate ramp. 15th International Sedimentological Congress (Alicante, 1998) *Actas* p. 824.

Recibido: 15 de noviembre de 2001.

Aceptado: 23 de julio de 2002.