



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ciencias Geológicas

**La Icnofacies de *Nereites* en sustratos marinos bioestabilizados del Siluro—
Devónico en el Bloque de San Rafael (Mendoza), Argentina**

Tesis presentada para optar al título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el área de
Ciencias Geológicas

Lic. Carolina Gutiérrez

Director: Dr. Pablo J. Pazos

Directora adjunta: Dra. Diana E. Fernández

Consejera de Estudios: Dra. M. Beatriz Aguirre-Urreta

Lugar de trabajo: Instituto de Estudios Andinos don Pablo Groeber (IDEAN), Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.

Buenos Aires, Julio 2023

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ciencias Geológicas

La Icnofacies de *Nereites* en sustratos marinos bioestabilizados del Siluro—Devónico en el Bloque de San Rafael (Mendoza), Argentina

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área de Ciencias Geológicas

Lic. Carolina Gutiérrez

Dr. Pablo J. Pazos
Director

Dra. Diana E. Fernández
Directora adjunta

ÍNDICE

RESUMEN.....	I
ABSTRACT.....	IV

1

Capítulo 1: INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes y marco teórico.....	1
1.2. Objetivo general.....	3
1.3. Objetivos específicos e hipótesis.....	3
1.4. Metodología.....	4
1.5. Área de estudio.....	8

2

Capítulo 2: GEOLOGÍA

2.1. Marco geológico.....	11
2.1.1. El Bloque de San Rafael en el terreno de Cuyania.....	11
2.2. La Formación Río Seco de los Castaños.....	17
2.2.1. Antecedentes sedimentológicos e interpretaciones paleoambientales previas.....	17
2.2.2. Discusión sobre la edad de la unidad.....	18
2.2.3. Contenido paleontológico.....	19
2.3. Análisis estratigráfico y sedimentológico en la Formación Río Seco de los Castaños.....	20
2.3.1. Subdivisiones estratigráficas de la unidad.....	21
2.3.1.1. Sección inferior.....	21
2.3.1.2. Sección superior.....	24
2.3.2. Análisis sedimentológico de la unidad.....	26
2.3.2.1. Análisis de facies.....	29
2.3.2.2. Interpretación paleoambiental.....	41

3.1. Icnología general: marco conceptual y terminología.....	45
3.1.1. Caracterización de trazas fósiles.....	48
3.1.1.1. Clasificación toponómica.....	49
3.1.1.2. Clasificación etológica.....	49
3.1.1.3. Clasificación icnosistemática e icnotaxonomía.....	53
3.1.1.4. Dilemas icnotaxonómicos.....	57
3.1.1.5. Material tipo: clasificaciones y acciones nomenclatorias.....	59
3.2. Icnología en la Formación Río Seco de los Castaños: Antecedentes	
3.2.1. Generalidades.....	62
3.3. El icnogénero <i>Dictyodora</i> Weiss 1884a.....	65
3.3.1. Introducción.....	65
3.3.2. Sistemática: reseña histórica y desafíos.....	68
3.3.3. Características morfológicas del icnogénero <i>Dictyodora</i> y terminología utilizada en esta Tesis.....	78
3.3.4. Características a nivel icnoespecífico.....	87
3.3.5. Consideraciones preservacionales.....	94
3.3.6. Etología y productores: antecedentes.....	95
3.3.7. Análisis y consideraciones sobre los materiales tipo.....	98
3.3.8. <i>Dictyodora</i> en la Formación Río Seco de los Castaños.....	103
3.3.8.1. Análisis de especímenes a nivel icnogénérico.....	104
3.3.8.2. Análisis de especímenes a nivel icnoespecífico.....	113
3.3.8.3. Casos de intergradación entre icnoespecies.....	133
3.3.8.4. Exploración tridimensional de <i>Dictyodora</i> en casos de intergradación.....	148
3.3.9. Desafíos icnotaxómicos a partir del material estudiado en esta Tesis.....	159

3.3.10. Análisis de intergradaciones a nivel icnoespecífico	
documentados en la literatura.....	161
3.3.11. Etología y modo de vida del productor.....	162
3.3.12. Icnosistemática: propuestas y perspectivas para	
<i>Dictyodora</i>	171
3.3.12.1. A nivel icnogenérico.....	172
3.3.12.2. A nivel icnoespecífico: jerarquización de icnotaxobases	
y posible sinonimia.....	180
3.3.13. <i>Dictyodora</i> como herramienta estratigráfica	184
3.3.14. Consideraciones sobre tendencias evolutivas.....	185
3.3.15. Distribución espacial y temporal de <i>Dictyodora</i> : un	
icnogénero de origen perigondwánico.....	187
3.4. El icnogénero <i>Nereites</i> Macleay 1839 (en Murchison, 1839).....	191
3.4.1. Introducción.....	191
3.4.2. Etología y productores: antecedentes.....	194
3.4.3. <i>Nereites</i> en la Formación Río Seco de los Castaños.....	195
3.4.3.1. Caracterización del material estudiado.....	195
3.4.3.2. Casos de intergradación entre icnoespecies.....	207
3.5. El icnogénero <i>Chondrites</i> von Sternberg, 1833.....	208
3.5.1. Introducción.....	208
3.5.2. Etología y productores: antecedentes.....	209
3.5.3. <i>Chondrites</i> en la Formación Río Seco de los Castaños.....	210
3.6. El icnogénero <i>Zoophycos</i> Massalongi 1855.....	214
3.6.1. Introducción.....	214
3.6.2. Etología y productores: antecedentes.....	216
3.6.3. Distribución paleoambiental de <i>Zoophycos</i> durante el	
Fanerozoico.....	217
3.6.4. <i>Zoophycos</i> en la Formación Río Seco de los Castaños.....	221
3.7. Contenido icnológico accesorio.....	224
3.7.1. Localidad 1.....	224
3.7.2. Localidad 2.....	225
3.7.3. Localidad 3	226

Capítulo 4: Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM)

4.1. Comunidades microbianas bentónicas: una síntesis.....	228
4.1.1. El caso de las estructuras rugosas en el registro fósil y marco teórico.....	236
4.2. ESIAM en la Formación Río Seco de los Castaños.....	241
4.2.1. Análisis macroscópico.....	243
4.2.2. Análisis microscópico.....	248
4.2.3. La relación entre las trazas fósiles y las ESIAM en la unidad de estudio.....	251
4.3. Caracterización de la unidad a través del registro de las ESIAM.....	257

Capítulo 5: ICNOFACIES

5.1. Introducción.....	260
5.2. El modelo tradicional de Icnofacies.....	263
5.3. La Icnofacies de <i>Cruziana</i>	267
5.4. La Icnofacies de <i>Zoophycos</i>	268
5.5. La Icnofacies de <i>Nereites</i>	270
5.5.1. Caracterización.....	270
5.5.2. Las icnosubfacies de la Icnofacies de <i>Nereites</i>	274
5.5.3. La Icnofacies de <i>Nereites</i> y sus variaciones al modelo arquetípico a lo largo del Fanerozoico.....	276
5.5.4. Posibles causas de icnoasociaciones alejadas de la Icnofacies de <i>Nereites</i> arquetípica.....	280
5.6. . Icnasociaciones en la Formación Río Seco de los Castaños....	283
5.6.1. Icnasociación A.....	284
5.6.2. Icnasociación B.....	284
5.6.3. Icnasociación C.....	284
5.6.4. Icnasociación D.....	285
5.7. El Modelo de Icnofacies en la Formación Río Seco de los Castaños.....	287

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	297
---------------------------------	-----

Agradecimientos

ANEXOS

<i>Anexo 1: Descripción original de Dictyophyton? liebeanum.....</i>	<i>i</i>
--	----------

<i>Anexo 2: Materiales de la Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA).....</i>	<i>ii</i>
---	-----------

<i>Anexo 3: Propuestas icnosistemáticas.....</i>	<i>ix</i>
--	-----------

<i>Anexo 4: Registros de Dictyodora.....</i>	<i>xiii</i>
--	-------------

La Icnofacies de *Nereites* en sustratos marinos bioestabilizados del Siluro— Devónico en el Bloque de San Rafael (Mendoza), Argentina

La Formación Río Seco de los Castaños aflorante en el Bloque de San Rafael y depositada en el Paleozoico medio (Silúrico—Devónico) de Gondwana, constituye uno de los pocos registros, a nivel mundial, de una icnofauna dominada por los icnogéneros *Dictyodora*, característico del Paleozoico, y *Nereites*, arquetípico de la icnofacies homónima, a los que se suma el registro de actividad microbiana. En este marco, el objetivo de esta Tesis es estudiar la relación entre sustratos modificados por actividad biológica y la composición, etología y preservación del registro de una icnofauna asignable a la Icnofacies de *Nereites*, y escasamente documentada en el Paleozoico medio de Sudamérica. Por este motivo, el estudio de la icnofauna de esta Tesis—trasciende el nivel local. Para llevar a cabo la Tesis se siguieron dos líneas de análisis: Por un lado, el primer estudio estratigráfico y sedimentológico de detalle de la unidad y, por el otro, el estudio icnológico es abordado icnotaxonómicamente y luego, su relación con los niveles sedimentarios portadores de la icnofauna, permiten la discusión del posible rango paleobatimétrico representado en la sucesión estudiada. Estratigráficamente, se dividió informalmente a la unidad en dos secciones (inferior y superior) separadas por un contacto erosivo y extendido lateralmente atribuido a un descenso relativo del nivel del mar. La caracterización sedimentológica incluyó desde facies hasta el análisis de secciones delgadas, para la interpretación de intervalos pelíticos que son los que contienen abundantes trazas fósiles. La unidad estudiada ha sido reinterpretada en la sección inferior como depósitos de lóbulos gravitacionales en un contexto batimétrico de plataforma, con estructuras de corriente, de flujos combinados y de tormenta que indican sedimentación por encima del nivel de base de olas de tormenta. La sección superior probablemente representa una parte menor de un sistema deltaico a gran escala que presenta hacia el techo depósitos de descargas fluviales con fragmentos de plantas y niveles de carbón, que confirman somerización. Esto resulta incompatible con el escenario típico de la Icnofacies de *Nereites*, asociada mayormente con ambientes marinos profundos por debajo del talud, desde el Paleozoico temprano.

En lo que respecta al estudio icnológico propiamente dicho, se documentaron distintas icnoespecies de *Dictyodora*, que permiten discutir el valor estratigráfico que se les había asignado, además de documentar en detalle transiciones e intergradaciones entre las mismas. Este estudio permite concluir que la unidad contiene la mayor diversidad a

nivel icnoespecífico de *Dictyodora* y *Nereites* en el centro-oeste de Gondwana. En particular, la mayoría de los casos de intergradación de icnoespecies, tanto en *Nereites* como en *Dictyodora*, son novedosos. La gran variedad morfológica y excelente preservación de los especímenes de *Dictyodora* permitieron discutir la terminología utilizada este icnogénero, y también la validez de ciertas icnotaxobases a nivel icnoespecífico. Se efectúan 2 propuestas icnosistemáticas: la primera propone una sinonimia entre tres icnoespecies de *Dictyodora* y la segunda, contempla considerarlas como variantes preservacionales. Además, se reconocieron 24 icnotaxones: *Artrophycus*? isp., *Caridolites* isp., *Chondrites* isp., *Chondrites intricatus*, *Chondrites targionii*, *Dictyodora* isp., *Dictyodora atuelica*, *Dictyodora liebeana*?, *Dictyodora scotica*, *Dictyodora silurica*, *Dictyodora tenuis*, *Dictyodora zimmermanni*, *Gordia* isp., *Helminthoidichnites* isp., *Nereites* isp., *Nereites cambriensis*, *Nereites irregularis*, *Nereites jacksoni*, *Nereites macleayii*, *Nereites missouriensis*, *Nereites pugnus*, *Rhizocorallium commune*?, *Taenidium* isp., *Thalassinoides* isp., *Undichnia*? isp. y *Zoophycos* isp. 15 de estos icnotaxones se describen por primera vez en la unidad. Se describieron 4 icnoasociaciones. Asimismo, se documentó por primera vez criptobioturbación en niveles pelíticos macroscópicamente estériles, y que indican que la interfase sustrato-agua se encontraba al menos en ausencia de anoxia. La presencia conjunta de icnoespecies utilizadas tradicionalmente como indicadores icnoestratigráficos de distintas épocas descarta el uso de las mismas con este fin.

Además, se describieron macro- y microscópicamente Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM), abundantes en toda la unidad. En cuanto a su relación con las trazas fósiles, se observó que se encontraban mayormente en los mismos niveles que *Nereites*, y se pudieron reconocer varios ciclos de proliferación microbiana. En cuanto a su rol tafonómico, contribuyeron a la preservación tanto de trazas fósiles como de formas de lecho y fragmentos de plantas que se encuentran hacia el tope de la unidad.

Como resultado de la combinación de los análisis estratigráficos, sedimentológicos e icnológicos se reconoció que las icnoasociaciones descritas no se ajustan al modelo tradicional de la Icnofacies de *Nereites*. En particular, se realizó una discusión de la aplicación del modelo de icnofacies de Seilacher (1967) para el Paleozoico medio y se presentan alternativas de asignación icnofacial. Los resultados de este trabajo constituyen un ejemplo de la dificultad del uso de las icnofacies como indicadores batimétricos, al menos en ciertas circunstancias, y muestran la importancia de la

bioestabilización de sustratos, la presencia de criptobioturbación y la necesidad de un estudio detallado de niveles portadores de trazas fósiles antes de inferir ambientes depositacionales.

Palabras clave: *Dictyodora*, terreno de Cuyania, matas microbianas, icnotaxonomía, Gondwana

The *Nereites* Ichnofacies in marine biostabilised Siluro—Devonian substrates in the San Rafael Block (Mendoza), Argentina

The Río Seco de los Castaños Formation (San Rafael Block) contains one of the few records from the middle Palaeozoic (Silurian—Devonian) of Gondwana with an ichnofauna dominated by the Paleozoic ichnogenus *Dictyodora* and by the ichnogenus *Nereites*, archetypal of the homonymous ichnofacies, in association with the record of microbial activity. Within this framework, the aim of this thesis is to study the relationship between substrates modified by biological activity and the composition, ethology, and preservation of an ichnofauna assignable to the *Nereites* Ichnofacies, poorly documented in the middle Palaeozoic of South America. For this reason, the study of the ichnofauna of this Thesis is relevant beyond a local/regional scale. with the study of the Siluro—Devonian transition in the San Rafael Block. Two lines of work were carried out to approach the study. On the one hand, the first detailed stratigraphical and sedimentological analysis of the unit. On the other hand, the ichnological study, through an ichnotaxonomic approach, and then the relationship between the trace fossils and their bearing levels, which allows the discussion on the palaeobathymetrical range represented in the studied succession.

Stratigraphically, the unit was informally divided into two (lower and upper) sections, separated by a laterally extended, irregular, erosional contact as a result of relative sea-level fall. The sedimentological analysis ranged from facies to thin-section analysis for the interpretation of fine-grained intervals containing abundant trace fossils. The studied unit has been interpreted in its lower section as lobe deposits generated by gravitational flows in a platform bathymetric context, with current and combined-flow structures (including storm-generated structures) that indicate sedimentation above the storm wave base level. The upper section probably represents a minor part of a large-scale deltaic system; it shows fluvial discharge deposits with plant fragments and coal levels, confirming somerization. This is incompatible with the typical scenario of the *Nereites* Ichnofacies, associated mostly with deep marine environments below the slope since the early Palaeozoic.

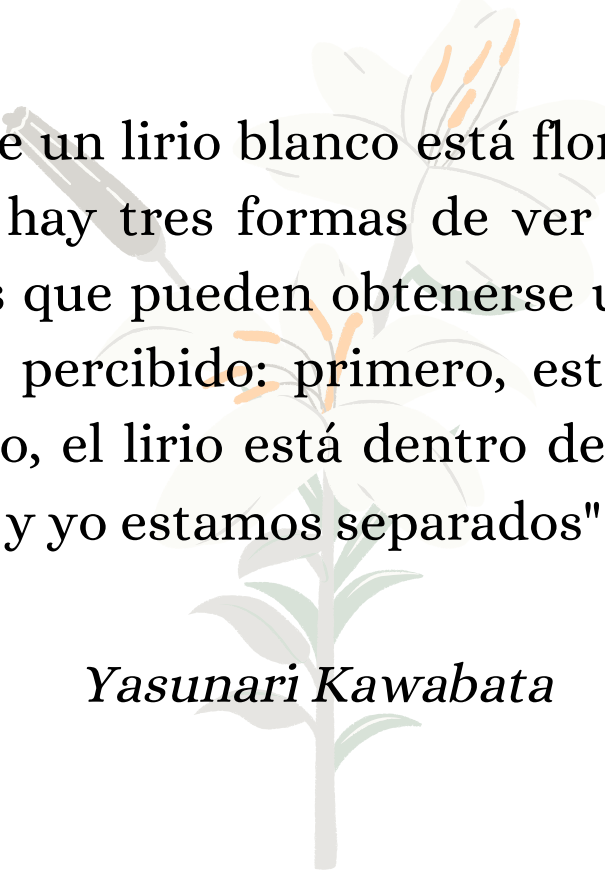
Regarding the ichnological study, different ichnospecies of *Dictyodora* were documented, which allow to discuss their stratigraphic value, as well as to document transitions and intergradations between them. This study enables to conclude that the unit contains the greatest ichnospecific diversity of *Dictyodora* and *Nereites* in west-central

Gondwana. In particular, most of the cases of intergradation between ichnospecies in both *Nereites* and *Dictyodora* are unprecedented. The great morphological variety and excellent preservation of the *Dictyodora* specimens allowed to discuss the terminology used for this ichnogenus, and also the validity of certain ichnotaxobases at an ichnospecific level. There are two ichnosystematic proposals: the first one implies a synonymy between three ichnospecies, and the second one considers the possibility of preservational variants. 24 ichnotaxa in total were recognized (ACA PEGA TODO IGUAL pero cambia el y por un and), 15 of which are described in the unit for the first time. Four ichnoassociations were described. Moreover, cryptobioturbation was also documented for the first time in macroscopically sterile mudstone levels, indicating that the substrate-water interface was at least partially oxygenated. The joint presence of ichnospecies traditionally used as stratigraphic indicators of different ages disregards this application.

In addition, Microbially Induced Sedimentary Structures Induced by Microbial Activity (MISS), which are abundant throughout the unit, were described macro- and microscopically. Regarding their relationship with trace fossils, they were mostly found in the same levels as *Nereites*, and several cycles of microbial proliferation were recognised. In terms of their taphonomic role, they contributed to the preservation of trace fossils, bedforms and plant fragments found towards the top of the unit.

As a result of the combined stratigraphical, sedimentological, and ichnological analyses it was recognised that described ichnoassociations do not adjust to the traditional *Nereites* Ichnofacies model. In particular, the application of Seilacher's (1967) model for the middle Palaeozoic was discussed, and alternative ichnofacial assignments are presented. The results of this work constitute an example of the problematic use of Ichnofacies as bathymetric indicators, at least in certain circumstances, and show the importance of substrate biostabilisation, the presence of cryptobioturbation and the need for a detailed study of trace fossil-bearing levels before concluding depositional environments.

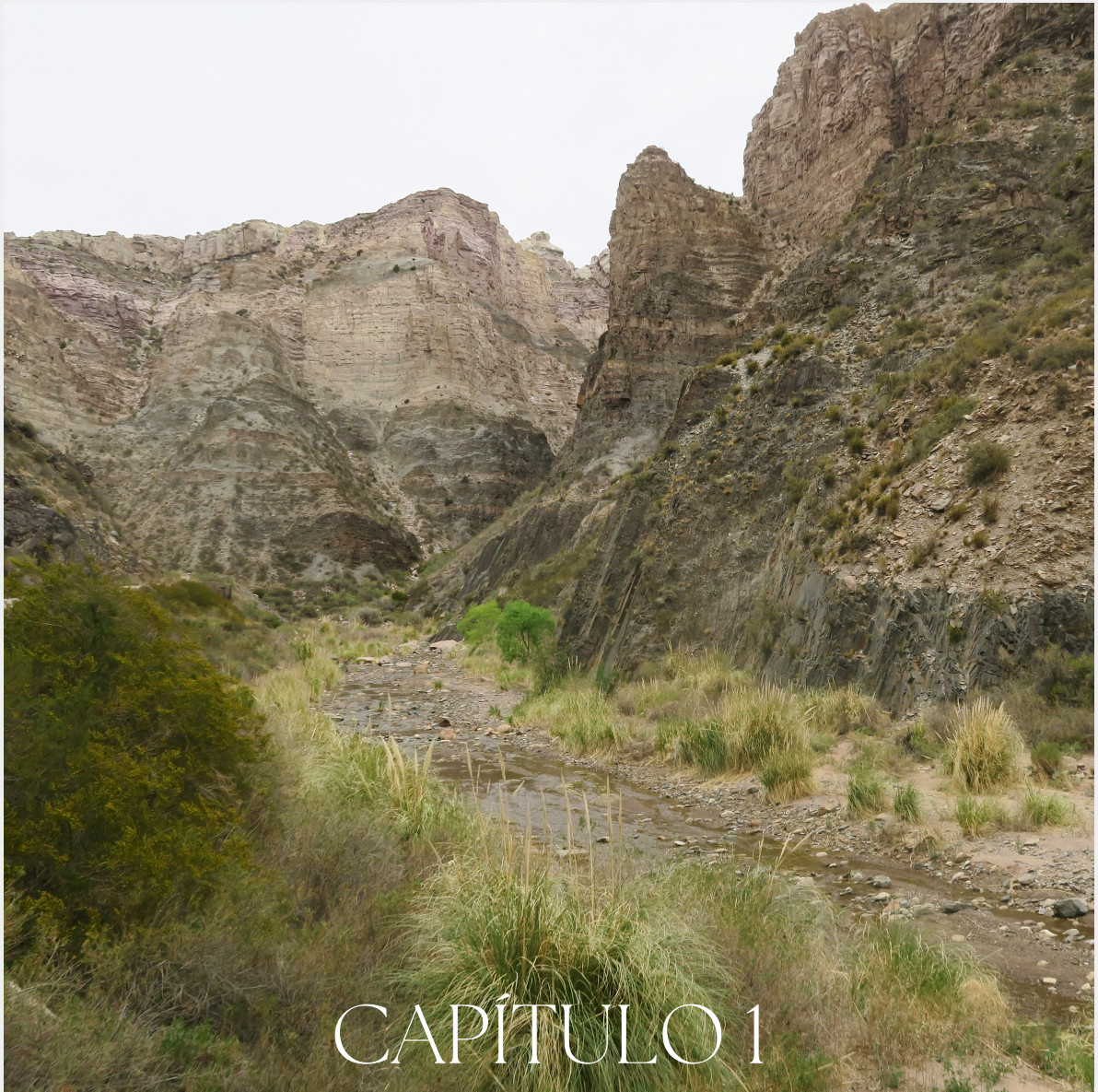
Key words: *Dictyodora*, Cuyania terrane, microbial mats, ichnotaxonomy, Gondwana



"Digamos que un lirio blanco está floreciendo en un campo. Sólo hay tres formas de ver este lirio, tres sentimientos que pueden obtenerse una vez que el lirio ha sido percibido: primero, estoy dentro del lirio. Segundo, el lirio está dentro de mí. En tercer lugar, el lirio y yo estamos separados"

Yasunari Kawabata

INTRODUCCIÓN



CAPÍTULO 1

1.1. Antecedentes y marco teórico

La icnofauna que fue descripta por Pazos et al. (2015a, b) en la Formación Río Seco de los Castaños del Silúrico tardío—Devónico Temprano en el Bloque de San Rafael en el oeste de Argentina es uno de los pocos registros del Siluro—Devónico en todo el mundo dominado por una icnoasociación con *Nereites-Dictyodora* y asociado con matas microbianas en depósitos de plataforma externa (Davies et al., 2016). Asimismo, constituye una de las primeras icnofaunas autóctonas de Gondwana occidental después de la colisión del terreno de Cuyania contra Gondwana. En referencia a la icnología reconocida, se sugirió que el contenido icnológico de la unidad podría ser asignable a la Icnofacies de *Nereites* en un ambiente de plataforma (Pazos et al., 2015a). Esta inferencia batimétrica está relacionada al hallazgo del icnogénero *Zoophycos* Massalongi 1855, el cual en el Paleozoico (pre-Devónico) se hallaba restringido mayormente a ambientes de plataforma (ej., Zhang et al., 2015; Sedorko et al., 2018b).

La Icnofacies de *Nereites* tipifica depósitos de aguas profundas (zona abisal) donde las sucesiones turbidíticas son frecuentes, particularmente en lóbulos de abanicos submarinos (ej., Seilacher, 1974; Frey et al., 1990). En el Paleozoico, los icnogéneros asociados con la Icnofacies de *Nereites* son algunos como *Dictyodora* Weiss 1884 (ej., Seilacher, 1974, 2007; Uchman, 2007; Buatois y Mángano, 2011) y *Oldhamia* Forbes 1849. El icnogénero *Nereites* Macleay 1839 es una traza fósil euribática que se encuentra en esta icnofacies y también se encuentra en icnoasociaciones asignables a otras icnofacies (ej., Mángano et al., 2000; Buatois y Mángano, 2011). Recientemente, *Dictyodora* ha sido documentada en ambientes de plataforma (Pazos et al., 2015a, b; Muszer, 2020a), más someros que los tradicionalmente esperables (facies de abanicos submarinos). Otro indicador diagnóstico de la Icnofacies de *Nereites* es la presencia de grafoglíptidos, los cuales se establecen en ambientes de abanicos marinos profundos

desde el Ordovícico en adelante (ej., Crimes y Crossley, 1991; Buatois et al., 2009), aunque han sido registrados también en depósitos marinos someros (Olivero et al., 2010; Malekzadeh y Wetzel, 2020). *Nereites*, *Dictyodora* y grafoglíptidos no siempre se encuentran en asociación, y se ha sugerido que sutiles variaciones en los parámetros físico-químicos pueden explicar estos casos, particularmente en el Paleozoico inferior (Seilacher, 1974; Benton, 1982a). La presencia en particular de grafoglíptidos permite una asignación indiscutida de la icnoasociación que los contiene a la Icnofacies de *Nereites*. Sin embargo, se han asignado a esta icnofacies, sucesiones con alguno de estos icnogéneros ausentes (McCann, 1990; Benton, 1982a, fig 9; Fan y Gong, 2016).

La Icnofacies de *Nereites* fue diferenciada en tres icnosubfacies: la de *Paleodictyon*, la de *Nereites*, y la de *Ophiomorpha rudis* (Seilacher, 1974; Uchman, 2001). Cada una de ellas se las encuentra en determinados subambientes dentro del ambiente marino profundo (Uchman, 2007, 2009). Recientemente, se han estudiado depósitos actuales de ambiente marino profundo y se observó que la distribución de la Icnofacies de *Nereites* no es uniforme y su composición icnológica varía de acuerdo a si los icnofósiles son pre- o post-depositacionales, y se reconocen claramente las icnosubfacies antes mencionadas (Uchman, 2009; Buatois y Mángano, 2011; Rodríguez-Tovar, 2022). Estas icnosubfacies son claramente reconocibles en el Mesozoico y Cenozoico, mientras que en el Paleozoico existen pocos ejemplos en la literatura donde se las caracteriza. En este último las icnoasociaciones son mayormente asignadas a la Icnofacies de *Nereites* pero no asignadas a icnosubfacies (ej., Benton, 1982a; b; Uchman et al., 2005; Uchman, 2007; Pazos et al., 2015a; Fan y Gong, 2016). En el Paleozoico en particular, muchas de las asignaciones a la Icnofacies de *Nereites* presentan características diferentes al modelo tradicional de Icnofacies. Por ejemplo, la ausencia de grafoglíptidos, la batimetría más somera que los ambientes marinos profundos, y la presencia de pocos

icnogéneros arquetípicos.

En esta Tesis se realiza un análisis sedimentológico de la Formación Rio Seco de los Castaños con un contexto paleoambiental detallado y, además se ubica estratigráficamente a los icnofósiles previamente estudiados por Pazos et al. (2015a, b). Asimismo, sumado el nuevo material icnológico recolectado, se analiza la composición icnofaunística de toda la unidad. Se realizan descripciones exhaustivas y asignaciones icnosistemáticas, y se proponen icnoasociaciones con el fin de sugerir la asignación icnofacial. Dicha asignación, permite discutir un nuevo caso en el Paleozoico de Gondwana con una icnoasociación compuesta por icnogéneros que caracterizan la Icnofacies de *Nereites*, aunque en facies probablemente más someras a lo esperable.

1.2. Objetivo general

Esta Tesis se propone estudiar la composición, etología y preservación del registro icnológico del Siluro—Devónico en el Bloque de San Rafael (provincia de Mendoza, Argentina), donde se han documentado trazas fósiles asignadas a la Icnofacies de *Nereites*, y analizar la relación de las mismas con sustratos modificados por actividad microbiana. En relación a esto último, se propone también realizar un estudio estratigráfico y sedimentológico para brindar el contexto paleoambiental de la unidad.

1.3. Objetivos específicos e hipótesis

La hipótesis que sirvió de guía para la realización de este trabajo es: la Icnofacies de *Nereites* durante el Paleozoico medio en presencia de matas microbianas podría contener una nueva icnosubfacies.

Los objetivos específicos son:

- a) *Contextualizar estratigráfica y sedimentológicamente a las trazas fósiles descritas en trabajos previos en la unidad de estudio (Pazos et al., 2015a, b), sumando nuevos materiales.* Para esto se realizará un análisis estratigráfico y sedimentológico ya mencionado.
- b) *Realizar el análisis icnotaxonómico y etológico del icnogénero Dictyodora Weiss, cuya utilidad icnoestratigráfica ha sido recientemente puesta en duda (Pazos et al., 2015b).* El registro de *Dictyodora* en la Formación Río Seco de los Castaños es uno de los pocos registros de este icnogénero en Gondwana. Un análisis icnotaxonómico detallado centrado en este icnogénero permite discutir problemas asociados a las asignaciones icnoespecíficas de este icnogénero, discutir la interpretación etológica y, a su vez, analizar el uso de la misma como herramienta icnoestratigráfica.
- c) *Realizar la primera caracterización detallada y a distintas escalas de las Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM) reconocidas previamente en la unidad, y describir su relación con las trazas fósiles, centrándose en el efecto preservacional que puedan tener sobre éstas y el efecto bioestabilizador en general.* Se propone describirlas, clasificarlas y poder analizar la relación de éstas tanto con la icnofauna como con otras estructuras sedimentarias, para poder inferir parámetros ambientales de la formación de las matas microbianas en la unidad.
- e) *Discutir la asignación icnofacial de la unidad y destacar inconsistencias con el modelo tradicional de la Icnofacies de Nereites.* Se realizará un análisis conjunto de todas las líneas de evidencia sedimentológica e icnológica, previo análisis independiente de cada una de ellas.

1.4. Metodología

La metodología de trabajo puede dividirse entre trabajos de campo y de gabinete-laboratorio.

Trabajos de campo

El trabajo de campo en afloramientos de la Formación Río Seco de los Castaños se llevó a cabo dentro del cañón del río Atuel y en sus inmediaciones, sectores que previamente habían aportado icnofósiles (ej., Pazos et al., 2015a; Gutiérrez et al., 2021b). En el campo se desarrolló un único perfil sedimentario de detalle, en la localidad tipo de la unidad de estudio, donde se definieron litofacies para su posterior interpretación, haciendo particular hincapié en los intervalos portadores de trazas fósiles.

Se registraron fotográficamente las trazas fósiles halladas y se realizaron descripciones preliminares. Se colectaron más de 200 ejemplares, los cuales contienen a especímenes asignables a uno o más icnotaxones. En cumplimiento de la Ley de Patrimonio Arqueológico y Paleontológico de Argentina, los ejemplares se ingresaron al repositorio de la Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), ubicado en la ciudad de Mendoza. Se encuentran alojados bajo la abreviatura institucional y los números de colección IANIGLA-Icn 34-183.

De forma conjunta al muestreo icnológico se recolectaron muestras de roca para realizar cortes petrográficos con el objetivo de obtener información sedimentológica complementaria con estudios de microscopía en gabinete. Particularmente, con este último objetivo se recolectaron más de 20 muestras de aquellas superficies con estructuras relacionadas con la presencia de matas microbianas.

Trabajo de laboratorio

- Se realizaron secciones delgadas de rocas para caracterizar procesos sedimentarios y reforzar interpretaciones paleoambientales.

- Determinados niveles de rocas muestreadas en el campo se analizaron al microscopio óptico con secciones realizadas confeccionadas en el Laboratorio de Rocas del Dpto. de Cs. Geológicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires. Las mismas fueron estudiadas con el microscopio óptico del Departamento de Ciencias Geológicas de la FCEyN (UBA) y el microscopio Zeiss M2m y fotografiadas con la cámara Zeiss Axiocam 506 color, y luego procesadas con el programa Zen 2.3 en los Laboratorios de YPF Tecnología (Y-TEC). Además, se analizaron las muestras de roca debidamente orientadas con un microscopio electrónico de barrido (siguiendo la metodología utilizada por Fernández y Pazos, 2013; Pazos et al., 2015b), en el Laboratorio de Microscopía avanzada del Dpto. de Física de la FCEyN-UBA.
- El material icnológico recolectado se estudió macroscópicamente y bajo lupa binocular Leica M165C. Al momento de realizar las mediciones de tamaño se utilizó un calibre digital marca Harden. Las muestras fueron descriptas e ilustradas en detalle. Se señala que la preservación de los icnotaxones en epirelieve o hiporelieve fue descripta sólo en aquel material en donde se pudo orientar techo y base ya que en algunos casos el mismo forma acumulaciones desprendidas del afloramiento.
- Los especímenes se fotografiaron utilizando una cámara DFC295 y una cámara Nikon Coolpix P5100. Las imágenes se procesaron con los programas Darktable y CorelDraw7.

Trabajo de gabinete

Los trabajos de gabinete incluyeron actividades llevadas a cabo en diferentes etapas del desarrollo de la Tesis. Las mismas pueden ser subdivididas según su propósito:

- Se realizó una recopilación de información icnológica y geológica de la unidad estudiada y de unidades equivalentes en edad y con menciones icnológicas.

Las facies fueron interpretadas para establecer procesos sedimentarios y fueron definidas sobre la base de características texturales y composicionales, geometría de los estratos, estructuras sedimentarias y contactos. Las pelitas laminadas o masivas también se analizaron en secciones delgadas para caracterizar procesos sedimentarios y reforzar interpretaciones paleoambientales. A pesar de que los bancos de la unidad no son lateralmente extensos ni accesibles, se reconocieron superficies limitantes en imágenes satelitales, lo cual permitió ver cambios verticales de facies y realizar la interpretación paleoambiental.

- La asignación sistemática del material icnológico recolectado fue realizada hasta el nivel icnotaxonómico posible.
- En particular, en el caso del icnogénero *Dictyodora* se propone una terminología descriptiva debido a que los términos utilizados en la literatura son variados. Se tuvo en cuenta la discusión más actualizada sobre icnotaxobases sugerida por Bertling et al., (2022).
- El modelo tridimensional de *Dictyodora* se obtuvo a partir de técnicas de fotogrametría. El procedimiento consistió en primera instancia en tomar una serie de fotografías alrededor de cada parte de la laja que contiene al espécimen desde distintos ángulos y con cierta superposición de cada foto consecutiva (Falkingham, 2012; Mallison y Wings, 2014). Para sacar las fotos también fue importante utilizar una luz homogénea con el fin de que el software reconociera los mismos puntos homólogos ubicados en el espacio. Luego de esto se empleó el software de acceso libre Blender Versión 3.3.1 (<https://www.blender.org/>) para alinear las imágenes, generar una nube de puntos con

información en los tres ejes y construir una malla es decir una imagen poligonal a partir de estos puntos, la misma se generó con el programa Meshroom Versión 2021.1.0.

- El conjunto del análisis sedimentológico e icnológico permite discutir la asignación icnofacial de la unidad.

Esta Tesis se encuentra dividida en seis capítulos, dentro de los cuales se desarrollan secciones y subsecciones. Las figuras serán nombradas de acuerdo con el número del capítulo en el que se encuentren. Por ejemplo, para el Capítulo 3 encontramos las figuras 3.1, 3.2, etc. Se aclara que en esta Tesis se referirá al “Paleozoico medio” como el intervalo comprendido entre el Silúrico y el Devónico, reconociéndolo como una subdivisión cronoestratigráfica informal. Resultados parciales de secciones de esta Tesis fueron publicados en Gutiérrez et al. (2021a; b).

Los resultados principales de los análisis realizados se detallan en los **Capítulos 2 a 5**, y en los **Anexos**, mediante reconstrucciones teóricas, comparación con otros registros, perfiles, fotografías, tablas, etc. Se buscó corroborar o refutar las hipótesis propuestas, examinar los resultados, discutir y extraer conclusiones en el **Capítulo 6**.

1.5. Área de estudio

El área de estudio se sitúa en América del Sur, en el oeste de Argentina, en la provincia de Mendoza (Fig. 1.1A). La unidad de estudio es la Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico tardío—Devónico Temprano). La misma aflora en el cañón del río Atuel, denominado en esta Tesis como “cañón del Atuel”, aguas abajo del Embalse de Valle Grande y presenta una extensión de unos 3 km de largo por unos 600 m de ancho, en una franja de rumbo aproximado NO-SE. Otras localidades por fuera del mencionado cañón se encuentran distribuidas en la parte central del Bloque de San Rafael y también

al sur. Se definieron y estudiaron varias localidades (Fig. 1.1B): 1-) La Localidad 1 se sitúa dentro del Cañón del Atuel, por la Ruta Provincial 173, entre las represas Nihuil 1 y 2 a lo largo del río, y a unos 12 km al noreste de la ciudad de El Nihuil. En este estudio se analizan los afloramientos presentes a lo largo del Cañón del Atuel y en la aquí llamada Quebrada A (Fig. 1.1C) que representa un escurrimiento fluvial con disposición ortogonal al río; 2-) La Localidad 2 que se encuentra también dentro del Cañón del Atuel, pero que constituye un valle fluvial conocido en la zona como Quebrada del Río Aisol (Fig. 1.1C); 3-) La Localidad 3 está fuera del cañón y está representada por una serie de afloramientos poco expuestos a lo largo de la Ruta Nacional 144 entre los kilómetros 701 y 702 ($34^{\circ} 48' 50.97''$ S - $68^{\circ} 38' 30.23''$ O; Fig. 1.1D). Las Localidades 1 y 3 son las que Pazos et al. (2015a, 2015b) denominaron 1 y 2, respectivamente, y son equivalentes a las localidades 2 y 1 de Manassero et al. (2009), respectivamente. Existen otras localidades aflorantes al sur del Bloque de San Rafael, que no han sido estudiadas en afloramiento, pero que se denominan en esta Tesis como Localidad 4 o Lomitas Negras y Localidad 5 o Agua del Blanco, para poder comparar las interpretaciones de otros autores (localidades 3 y 4 en Manassero et al. 2009). La base del perfil sedimentológico realizado en la Localidad 1 está definida por un contacto tectónico con la Formación El Imperial, y se encuentra en las coordenadas: $34^{\circ} 57' 24.37''$ S - $68^{\circ} 36' 42.39''$ O. El fallamiento intenso impide cualquier correlación precisa en la misma localidad o entre ellas para la realización de un perfil integral, incluso en distancias cortas. A pesar de esto, información sedimentológica complementaria de las Localidades 2 y 3 fue considerada para realizar comparaciones.

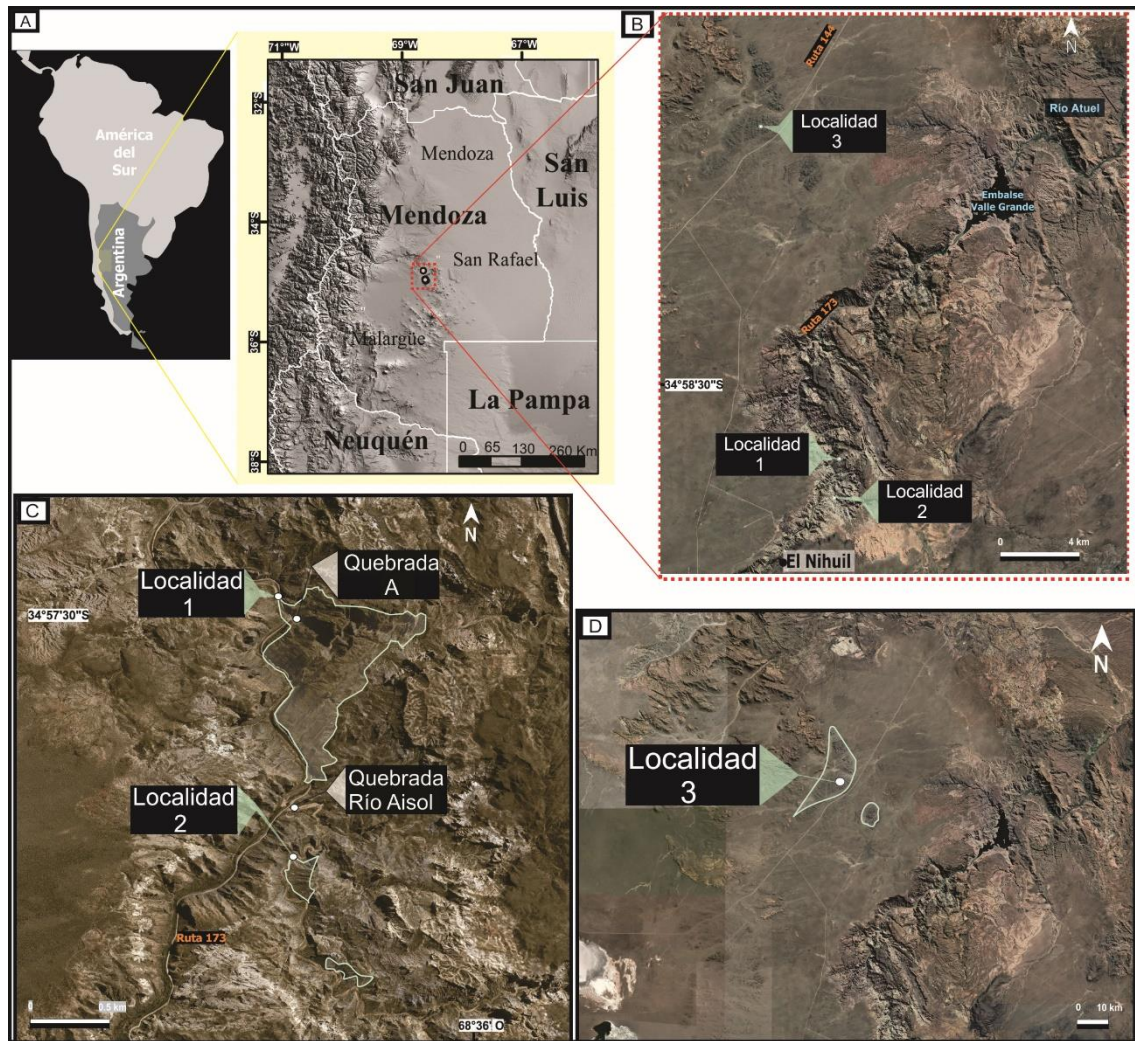


Figura 1.1. A) Ubicación de la zona de estudio en la provincia de Mendoza en el oeste de Argentina. B) Localidades de estudio. C) Localidades 1 y 2 en el cañón del Atuel con las Quebradas A y la Quebrada del río Aisol. Se delimita los afloramientos de la unidad con un área de color verde. D) Localidad 3 localizada en las cercanías de la Ruta Nacional 144.

GEOLOGÍA



2.1. Marco Geológico

2.1.1. El Bloque de San Rafael en el terreno de Cuyania

El terreno alóctono de Cuyania es un desmembramiento de los Apalaches que colisionó contra el margen occidental de Gondwana durante el Ordovícico medio-tardío (Astini et al., 1995; Thomas y Astini, 1996; Abre et al., 2012; Cingolani, 2017). Cuyania comprende, de norte a sur, a la Precordillera (Occidental, Central y Oriental), el Bloque de San Rafael y el Bloque de Las Matras (Fig. 2.1). Las unidades geológicas post colisionales representan un período depositacional de ambiente marino profundo a somero, con una tendencia a la continentalización producto del cierre del proto-océano cuyano asociado a la colisión de Chilenia en el Devónico Medio—Tardío (Fig. 2.1; Ramos et al., 1986; Astini et al., 1995; Ariza et al., 2018; Pérez Luján et al., 2021).

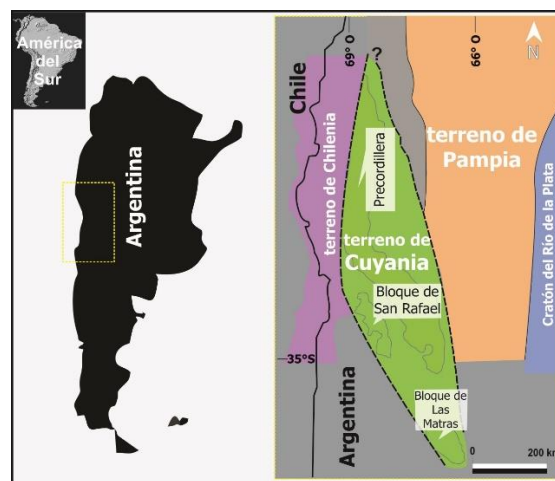


Figura 2.1. Ubicación y componentes del terreno de Cuyania en Argentina. Modificado de Cingolani (2017, fig 1).

El ambiente tectónico en este período evoluciona desde un margen pasivo con facies de talud y plataforma, también evidenciado por rocas máficas E-MORB de edad siluro—devónica documentadas en Precordillera Occidental (Davis et al., 2000), hacia un margen activo en un modelo de subducción de doble convergencia (Ariza et al., 2018).

El registro geológico de margen pasivo representa el relleno de una cuenca periférica de antepaís (Arnol et al., 2020, 2022) con ausencia de subsidencia dinámica activa y notable erosión del antepaís (sensu DeCelles, 2012).

El breve período depositacional de aguas profundas del Ordovícico tardío aflora en la Precordillera Occidental (Ariza et al., 2018) y en el extremo occidental del Bloque de San Rafael. El mismo está representado por la Formación Ponón Trehue y Pavón en el último (Cingolani et al., 2017; Figs. 2.1, 2.2A). Mientras que en la Precordillera Central está representado por la Formación San Juan (Ordovícico), interpretada como una plataforma carbonática (ej., Mango y Albanesi, 2019) y la Formación Los Sombreros (Ordovícico medio—Devónico inferior?). Esta última se compone de un olistostroma paraconcordante y contiene olistolitos de edades desde el Cámbrico al Silúrico (ej., Benedetto y Vaccari, 1992; Peralta, 2005). El Paleozoico medio está representado por la Formación Tambolar de edad silúrica y el Grupo Tucunuco que comprende a las Formaciones Talacasto (Devónico Inferior) y Punta Negra (Devónico Inferior—Medio).

La Formación Punta Negra aflorante en la Precordillera de San Juan ha sido comparada en edad y facies con la Formación Villavicencio (Devónico Temprano—Devónico medio) aflorante en la Precordillera mendocina, y con la Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico tardío—Devónico Temprano) del Bloque de San Rafael. Estas tres unidades presentan depósitos de tipo turbidítico, interpretadas originalmente como depósitos de abanicos submarinos (González Bonorino, 1975) como parte del relleno del proto-océano Cuyano (Ariza et al., 2018; Pérez Luján et al., 2021). La Formación Punta Negra fue posteriormente interpretada como depósitos de abanicos deltaicos con áreas fuente situadas al este, en las Sierras Pampeanas (Bustos y Astini, 1997), y también se han reconocido facies de prodelta, controladas por flujos hiperpícnicos y oleaje de tormenta (De Luca y Basilici, 2013). Al igual que en la unidad anterior, la Formación Río

Seco de los Castaños también fue interpretada como depósitos de ambientes marinos profundos (ej., Criado Roque e Ibáñez, 1979). Posteriormente, fue reinterpretada como una plataforma y también como un sistema deltaico (ej., Poiré et al., 2002; Manassero et al., 2009; Morel et al., 2017). Recientemente, se estudió la procedencia y geoquímica de las formaciones Talacasto, Punta Negra, Villavicencio y Río Seco de los Castaños (Arnol et al., 2020, 2022). De acuerdo con estos estudios, las formaciones Villavicencio y Punta Negra contienen areniscas inmaduras provenientes de las Sierras Pampeanas las que se elevaron en el Paleozoico medio durante el desarrollo del antepaís y son menos maduras que las unidades subyacentes (Arnol et al., 2020), como fue pioneramente sugerido por Astini y Maretto (1996). Sin embargo, la Formación Río Seco de los Castaños se aleja de ese patrón (Arnol et al., 2020, 2022), lo cual no es sorprendente si se tiene en cuenta que esta unidad es más antigua (Silúrico tardío—Devónico Temprano) que las otras formaciones antes mencionadas y presenta un grado muy bajo de metamorfismo, ausente en las restantes (ej., Manassero et al., 2005, 2009; Cingolani et al., 2017; Tickyj et al., 2017).

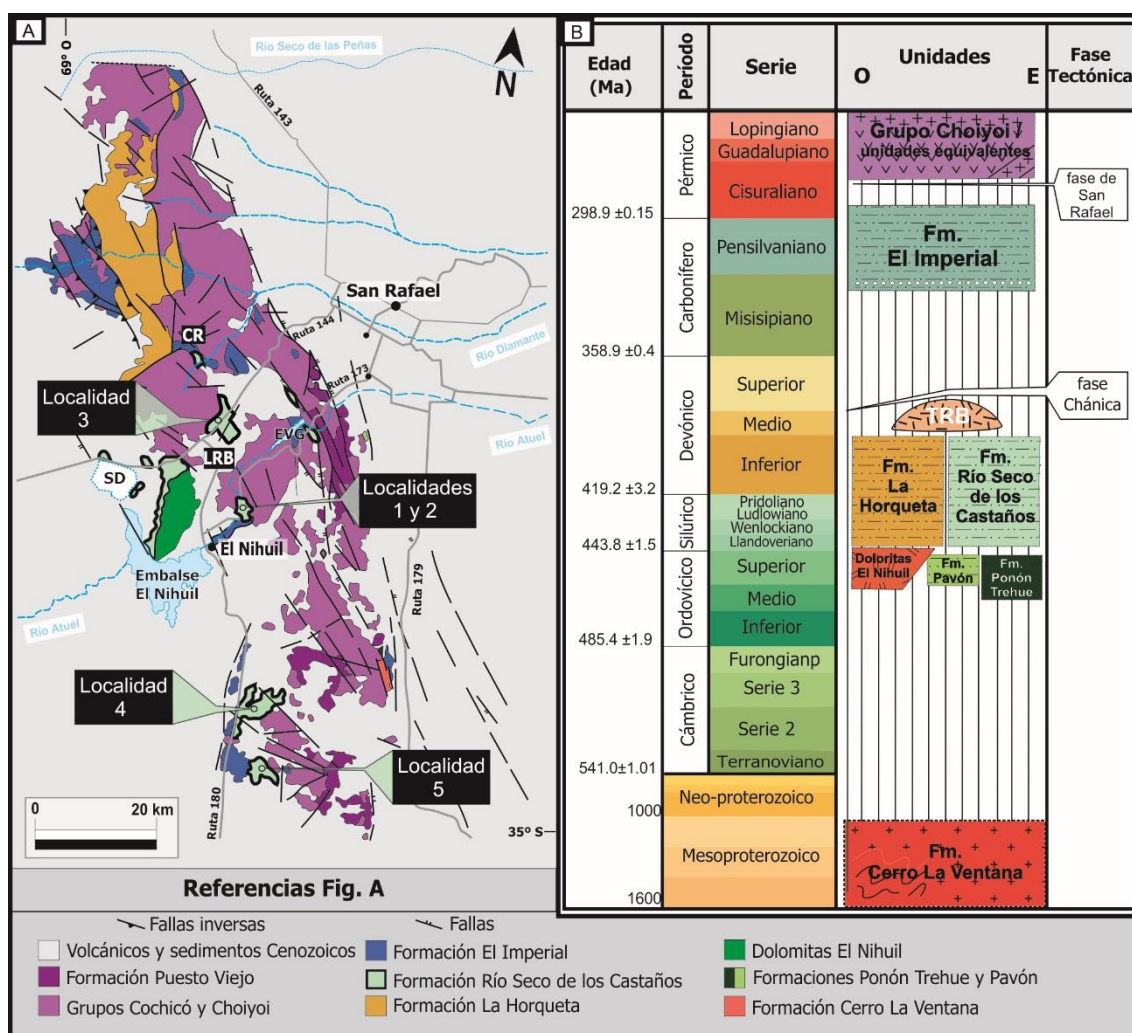


Figura 2.2. A) Mapa geológico del Bloque San Rafael y ubicación de las Localidades estudiadas (1, 2 y 3) y otras localidades con afloramientos de la Formación Río Seco de los Castaños (Localidades 4 y 5; LRB: Loma del Rodeo de la Bordalesa, CR: Cerro Rodeo). Las represas y salinas se abrevian como: EVG: Embalse Valle Grande, SD: Salinas del Diamante. Modificado de Manassero et al. (2009) y Cingolani (2017, fig. 4). B) Columna cronoestratigráfica generalizada del Bloque de San Rafael con unidades pre-Andinas (modificado de Cingolani, 2017, fig. 4). TRB: Tonalita del Rodeo de la Bordalesa. La figura incluye datos de estudios previos (Cohen et al., 2013; Sato et al., 2015; Cingolani, 2017).

En resumen, las unidades siluro-devónicas de la Precordillera Central y del Bloque de San Rafael (Fig. 2.2), corresponden a una sucesión de depósitos marinos silúricos y depósitos deltaicos devónicos asociados a la progradación de la línea de costa que llega a depósitos continentales, del Devónico medio, solo documentados en la Precordillera (Cuerda et al., 1990).

La continentalización marca el cierre de un ciclo sedimentario, que culmina con la colisión del terreno de Chilenia (Fig. 2.1; Ramos et al., 1986; Astini et al., 1995) en un modelo de subducción de doble convergencia (Ariza et al., 2018). La colisión de Chilenia en el Devónico medio—tardío produjo una de las discordancias más conspicuas (Fase Chánica) que produjo plegamiento y fallamiento tectónico en las unidades pre-carboníferas, las cuales presentan por encima depósitos marinos y continentales de edad carbonífera, asignables a la Formación El Imperial (Carbonífero superior) en el Bloque de San Rafael (Pazos et al., 2007; Balseiro et al., 2009). Allí se observa una discordancia angular entre la Formación Río Seco de los Castaños, con disposición casi vertical de estratos y por encima los depósitos carboníferos subhorizontales de la Formación El Imperial (Figs. 2.2, 2.3). La discordancia expresa un hiato de casi todo el Devónico y del Carbonífero inferior en el Bloque de San Rafael (Fig. 2.2B). El paisaje resultante irregular fue modificado por el estadio glacial del Paleozoico tardío (LPIA: *late Paleozoic Ice Age*) que en el Bloque de San Rafael registra la Etapa III (López-Gamundí et al., 2021), que ocurrió en el Pensilvaniano temprano (ej., Henry et al., 2014; Limarino et al., 2014). Posteriormente, una transgresión postglacial de escala regional tuvo lugar y luego avanzaron sistemas deltaicos y fluviales (ej., Arias y Azcuy, 1986; Espejo, 1993; Espejo y López Gamundí, 1994; Pazos et al., 2007) registrados en la unidad. Sin embargo, una discordancia erosiva marcada sugiere que los depósitos fluviales indican que los mismos no formaban parte del sistema deltaico. Además, estos depósitos han sido interpretados como de origen marino somero a marino-marginal a través del reconocimiento de estructuras de oleaje, depósitos heterolíticos e icnofauna (Pazos et al., 2017) y recientemente por invertebrados marinos del Pensilvaniano tardío (Taboada et al., 2021; Pardo et al., 2023).

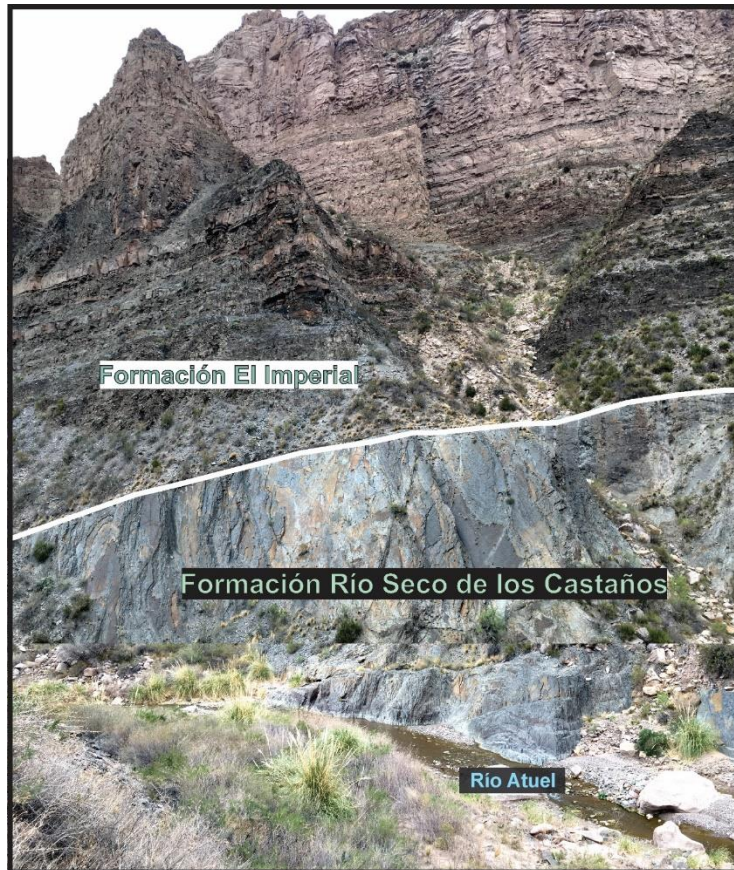


Figura 2.3. Fotografía de campo de afloramientos en el cañón del Atuel de la Formación Río Seco de los Castaños en discordancia angular con la Formación El Imperial.

La historia del Paleozoico en el Bloque de San Rafael finaliza con los depósitos volcánicos y volcanoclásticos de edad pérmica, el Grupo Choiyoi (Fig. 2.2B), y también con intervalos eólicos dispuestos discordantemente sobre las unidades paleozoicas y que documentan diferentes etapas de una fase tectónica (Fase de San Rafael; Fig. 2.2B Spalletti y Mazzoni, 1972). Esta fase se registra con diferentes grados de compresión y depósitos volcanoclásticos y de composición variada (Fig. 2.2B; Kleiman y Japas, 2009).

2.2. La Formación Río Seco de los Castaños

2.2.1. Antecedentes sedimentológicos e interpretaciones paleoambientales previas

La Formación Río Seco de los Castaños se depositó en el Paleozoico medio en la cuenca de antepaís del Bloque de San Rafael. En trabajos pioneros esta unidad estuvo incluida dentro de la Serie de La Horqueta, definida como un conjunto de grauvacas, lutitas, filitas y micacitas (Dessanti, 1956). Luego, se modificó el nombre y se elevó el rango litoestratigráfico a Grupo La Horqueta (Dessanti y Caminos, 1967). Posteriormente, sobre la base de su composición litológica y el grado de metamorfismo se dividió a este grupo en dos unidades, la Formación Río Seco de los Castaños, caracterizada por sedimentitas y por la presencia de corales del género *Pleurodyctium* sp. (Di Persia, 1972) y, por otro lado, la Formación La Horqueta (González Díaz, 1981). Esta última caracterizada por metamorfitas de bajo grado (facies esquistos verdes) y asignada a una edad pre-devónica. La sección tipo de esta unidad se encuentra en el Cañón del Atuel (Figs. 1.1, 2.2), pero otros afloramientos de la unidad están principalmente distribuidos en la parte central del bloque y también hacia el sur (Manassero et al., 2005, 2009; Fig. 2.2A).

Los primeros estudios sedimentológicos interpretaron la unidad como depósitos tipo *flysch* (Criado Roque y Ibáñez, 1979). Sin embargo, posteriormente la sucesión fue interpretada, hacia el sur del bloque (Localidades 4 y 5; Fig. 2.2A), como la parte superficial de un sistema deltaico cercano al borde de la cuenca, basado en trazas fósiles asignadas a la Icnofacies de *Cruziana* (Poiré et al., 2002; Manassero et al., 2009). Además, en el Cañón del Atuel, se interpretó un ambiente costero submareal en una plataforma somera sobre la base de la presencia de acritarcas y la baja diversidad de palinomorfos (Morel et al., 2017) aunque nunca se analizaron sus litofacies. Esta

asociación palinológica se encuentra incluida en la Localidad 1 de esta Tesis. La opinión sobre la proximidad a la línea costera se basa en la presencia de esporas y ciertos atributos tafonómicos de fragmentos de plantas (Morel et al., 2017).

En el primer estudio integrado de la unidad, con información de todas las localidades conocidas, se sugirió un ambiente submareal hacia una plataforma externa, incluyendo depósitos influenciados por olas y turbiditas (Manassero et al., 2005). Posteriormente, principalmente basado en el estudio de la unidad en la sección del Cañón del Atuel (cuenca media), se sugirió un sistema deltaico con facies proximales al Este y facies distales (prodelta) al oeste (Manassero et al., 2009). Sin embargo, un análisis detallado de las facies sedimentarias que documente los procesos sedimentarios es requerido para mayor precisión y además porque la zona propuesta como proximal para la sección del cañón del Atuel está situada al sur (Localidad 4), aunque las paleocorrientes en el cañón apuntan al suroeste (Manassero et al., 2009).

2.2.2. Discusión sobre la edad de la unidad

La edad de la llamada Serie de La Horqueta presentaba una edad con seguridad pre-carbonífera inferior (Dessanti, 1956), debido a un coral encontrado, aunque no fue ni figurado ni descripto, pero sí le asignó una edad devónica a la unidad (Di Persia, 1972; Cingolani, 2017). La unidad esta intruida por la tonalita de Rodeo de la Bordalesa (Fig. 2.2) a la cual Cingolani et al (2017) le asignó una edad máxima de 401 ± 1 Ma (Devónico Temprano tardío). Se documentaron microfósiles tales como acritarcas, esporas y prasinofitas que indican una edad atribuible al Silúrico tardío (Rubinstein, 1997; Manassero et al., 2005, 2009). Los restos vegetales documentados en el cañón del Atuel se asignaron inicialmente a licofitas de edad Devónica temprana (Morel et al., 2006,

2017). Sin embargo, algunos de estos especímenes fueron reasignados a *Hostinella* sp., una rhiniofita (Morel et al., 2017), asignable a una edad más antigua.

Por otro lado, si bien la unidad de estudio ha sido comparada históricamente con otras unidades del terreno de Cuyania, como se mencionó anteriormente (**Sección 2.1**), principalmente por la semejanza en sus depósitos de tipo *flysch*, el contenido microfósilífero también fue comparado en particular con la Formación Villavicencio, ubicada en la Precordillera mendocina. En estos estudios se encontraron acritarcas comunes (ej., *Veliferites* sp. cf. *Veliferites jachalensis*) asignables al Silúrico tardío—Devónico (Morel et al., 2017). Otros estudios consideran que la Formación Villavicencio es de una edad ligeramente más joven que la Formación Río Seco de los Castaños, Devónico Temprano? —Devónico Medio (Rubinstein y Steemans, 2007; Manassero et al., 2009; Arnol y Coturel, 2022).

Como se mencionó anteriormente estudios recientes de procedencia y geoquímica de formaciones comparables históricamente tanto en la Precordillera Central de San Juan (Fm. Talacasto y Fm. Punta Negra), en la Precordillera mendocina (Fm. Villavicencio) y en el Bloque de San Rafael (Fm. Río Seco de los Castaños) interpretaron a esta última como la más antigua asignándose una edad silúrica tardía—Devónico temprana (Arnol et al., 2020, 2022).

2.2.3. Contenido paleontológico

El registro fósilífero de la Formación Río Seco de los Castaños está conformado por restos de macro y microfósiles. La macroflora fue encontrada tanto en la Localidad 1 como en la Localidad 4 (Manassero et al., 2005, 2009; Morel et al., 2006, 2017; Edwards et al., 2009; Cingolani et al., 2017). Esta macroflora presenta condiciones tafonómicas como una alta fragmentación y, presenta una baja diversidad específica (Morel et al.,

2017). Por otro lado, los registros de microfósiles constan de acritarcas, prasinofitas y esporas, analizados en la Localidad 1 (Rubinstein, 1997; Morel et al., 2017).

El único registro de invertebrados está dado por el registro de icnofósiles, los cuales fueron mencionados en los primeros estudios en las Localidades 1, 3 y 5 (Criado Roque, 1972; Di Persia, 1972; Nuñez, 1976; Criado Roque y Ibáñez, 1979). Posteriormente, el análisis de estos fue realizado en las Localidades 4 y 5 (Poiré et al., 2002). El análisis icnológico más detallado hasta el momento en las Localidades 1 y 3 fue el realizado por Pazos et al. (2015a; b).

2.3. Análisis estratigráfico y sedimentológico en la Formación Río Seco de los Castaños

A continuación, se mencionan y describen los análisis estratigráficos y sedimentológicos realizados en la unidad de estudio. Como se mencionó previamente en la metodología (**Sección 1.4**) estos análisis fueron realizados en la Localidad 1 debido a que es la Localidad tipo y es allí donde se reconocen superficies limitantes en imágenes satelitales las cuales permitieron observar cambios verticales de facies y realizar la interpretación paleoambiental (Fig. 1.1B, C). Se realizó un perfil sedimentario cuya base está definida por un contacto tectónico con la Formación El Imperial, y se encuentra en las coordenadas GPS: 34° 57' 24.37" S - 68° 36' 42.39" O (Fig. 2.4). El fallamiento intenso impide cualquier correlación precisa en la misma localidad o entre ellas para la realización de un perfil integral, incluso en distancias cortas. A pesar de esto, información sedimentológica complementaria de las Localidades 2 y 3 fue considerada para realizar comparaciones. Las conclusiones del análisis estratigráfico se detallan a continuación mientras que los resultados del análisis sedimentológico se detallan en la **Sección 2.3.2**.

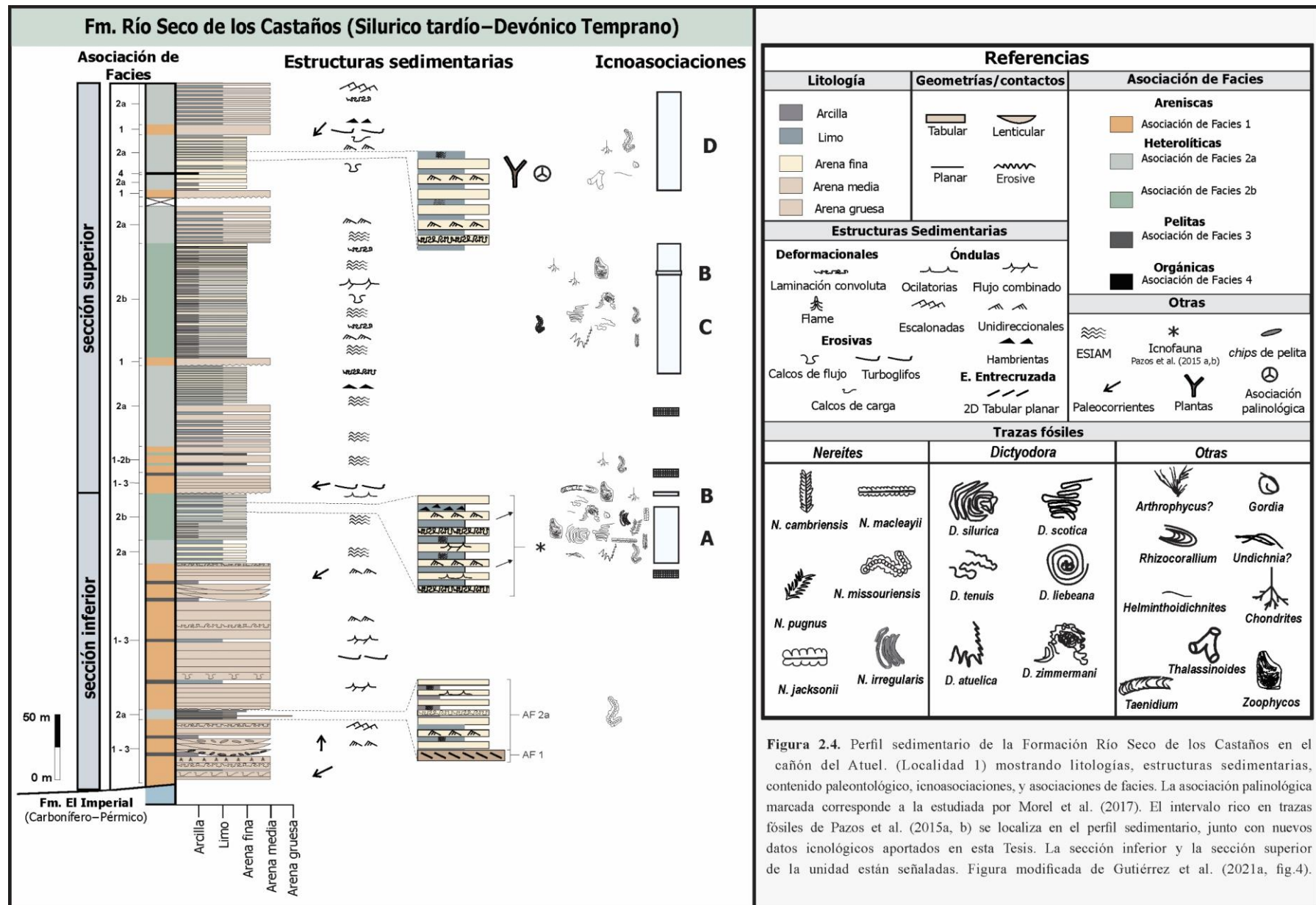
2.3.1. Subdivisiones estratigráficas de la unidad

Los afloramientos de la Formación Río Seco de los Castaños dentro del Cañón del Atuel están mayormente orientados en dirección sur-norte con una disposición subvertical en el área río arriba del Embalse de Valle Grande. Los afloramientos por fuera del cañón son aislados, lo que impide cualquier correlación precisa con los que se encuentran dentro del cañón (Fig. 1.1, 2.2A). La unidad fue definida antes del Código Estratigráfico Argentino (C.A.E. -Comité Argentino de Estratigrafía-, 1992) y dado que la mayoría de los estudios geológicos y paleontológicos se realizaron en la sección expuesta entre el Embalse de Valle Grande (río arriba) y la represa de El Nihuil (río abajo), el estratotipo para la unidad fue definido allí (Manassero et al., 2005). Posteriormente, la sección tipo presente en la Localidad 1 fue estudiada y medida con un espesor de aproximadamente 660 m (Manassero et al., 2009). Sin embargo, en esta Tesis se estima un espesor menor, de aproximadamente 535 m. La unidad está plegada y fallada en el área, pero no hay evidencia de repetición tectónica. La estructura de la sucesión es homoclinal con vergencia hacia el este con perturbaciones tectónicas menores que no complican el análisis estratigráfico. Esto ha permitido diferenciar a la unidad en dos secciones por la presencia de una superficie irregular y erosiva marcada que divide a la sucesión en dos partes una inferior y otra superior. Debido a la imposibilidad de llevar a cabo la integración regional no puede definirse a esas secciones como miembros.

2.3.1.1. Sección inferior

El intervalo basal o sección inferior tiene aproximadamente 223 m de espesor (Fig. 2.4, 2.5) y está en discordancia por un contacto tectónico con la Formación El Imperial. En este intervalo se registran los bancos de areniscas más potentes de la unidad (Fig. 2.4), que pueden alcanzar un espesor de 10 m como resultado de la amalgamación.

Dentro de la Quebrada A (Fig. 1.1C), es posible observar que estos intervalos amalgamados son cuerpos lenticulares con depósitos finos relicticos entre ellos. Esta sección también muestra un tamaño de grano psamítico casi homogéneo que varía entre medio (común) y grueso (poco común), mientras que los depósitos de pelita son notablemente escasos. Sin embargo, hacia la parte superior de la sección, aparece un intervalo que contiene dos partes: 1) una sucesión inferior heterolítica dominada por areniscas de aproximadamente 17 m de espesor que pasa estratigráficamente hacia 2) una sucesión heterolítica dominada por limitas de 32 m de espesor. Esto implica un claro arreglo estrato y granodecreciente hacia el tope. La parte superior de la sección inferior es crucial porque registra el contenido de icnofósiles más relevante de la unidad y es la base del estudio icnológico de esta Tesis (**Capítulo 3**). Además, es en este intervalo donde se registró la icnofauna estudiada previamente de la unidad (Heredia, 2015; Pazos et al., 2015a; a).



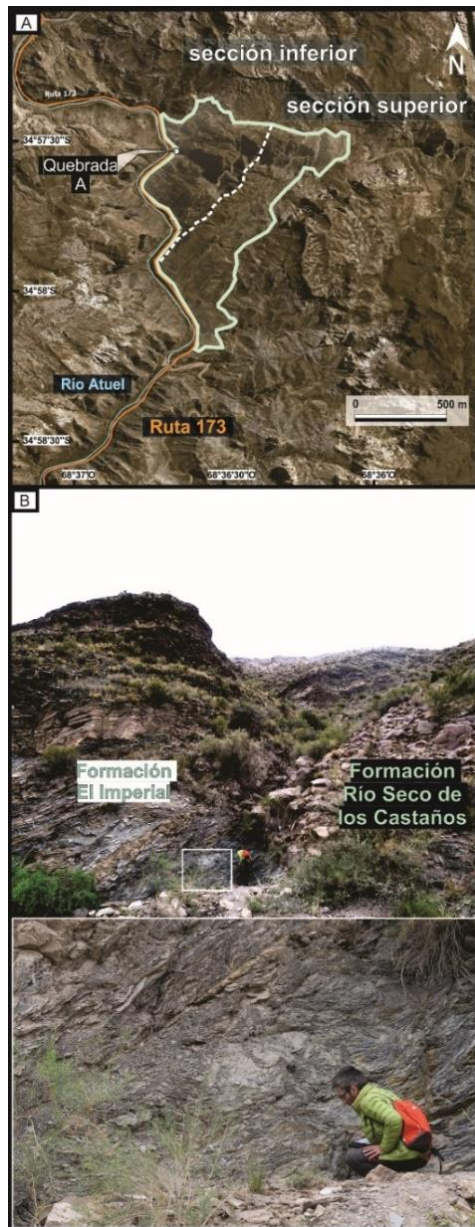


Figura 2.5 Afloramientos de la Formación Río Seco de los Castaños en la Localidad 1. A) Imagen satelital que muestra los afloramientos de la unidad en el área de estudio (delineada en verde claro), la Quebrada A (punto blanco), el río Atuel (línea verde claro), y la Ruta Provincial 173 (línea naranja). La línea blanca punteada separa la sección inferior de la superior. B) Fotografía de campo del contacto entre la Formación El Imperial (Carbonífero—Pérmico) con la unidad de estudio (Silúrico tardío—Devónico Temprano), base de la sección inferior. Detalle del rectángulo de color blanco con los depósitos de la Formación El Imperial (abajo).

2.3.1.2. Sección superior

La sección superior presenta aproximadamente 312 m de espesor (Fig. 2.4, 2.6) y comienza con un contacto irregular erosivo que es una superficie lateralmente extendida visible en imágenes satelitales. Sobre esta superficie, un paquete amalgamado de 12 m de espesor de areniscas medias a finas con arreglo estrato y granocreciente, erosionan los depósitos heterolíticos de grano fino de la parte superior de la sección inferior. Estratigráficamente hacia arriba, los depósitos heterolíticos son dominantes, alcanzando un espesor de hasta 250 m, con predominio de los componentes pelíticos sobre los

psamíticos. Existe un banco de carbón reconocido previamente (Manassero et al., 2009) que se ubica aproximadamente 10 m por debajo de un intervalo heterolítico dominado por psamitas que presentan restos vegetales en el techo de algunos bancos de areniscas (Fig. 2.4).

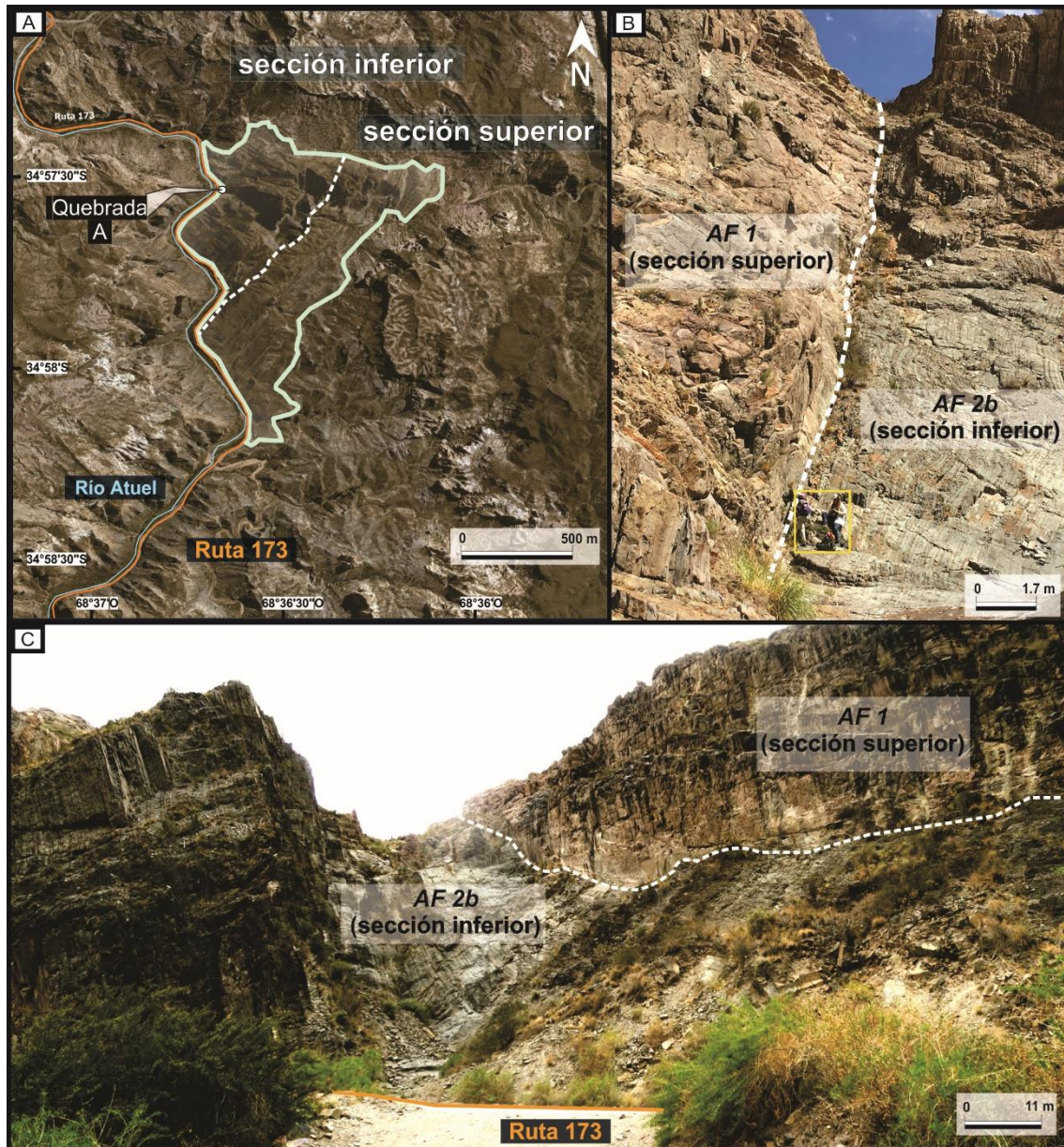


Figura 2.6. A) Imagen satelital que muestra los afloramientos de la unidad en el área de estudio (delineada en verde claro), la Quebrada A (punto blanco), el río Atuel (línea verde claro), y la Ruta Provincial 173 (línea naranja). La línea blanca punteada separa la sección inferior de la superior. B-C) Fotografías de campo mostrando el contacto abrupto (línea blanca punteada) entre secciones en la Quebrada A (B) y sobre la ruta 173 (C). Los depósitos heterolíticos de la Asociación de Facies 2b (sección inferior) están subyacentes a las areniscas de la Asociación de Facies 1 (sección superior). AF: Asociación de Facies.

2.3.2. Análisis sedimentológico de la unidad

Con el objetivo de llevar a cabo el estudio sedimentológico de la sección estudiada se levantó un perfil sedimentológico de detalle donde se determinaron Facies, las que incluyen la litología, la geometría de bancos, estructuras sedimentarias, fósiles corpóreos e icnofósiles, y distribución a lo largo de la unidad, tal como fue mencionado en la metodología. Sobre la base de esas características se determinaron los procesos depositacionales, y se propone luego el marco paleoambiental, teniendo en cuenta que solo se trata de un único perfil. Esta información esta resumida en las Tablas 2.1 y 2.2. El análisis del contenido icnológico se realiza en el **Capítulo 3**. Asimismo, el estudio detallado de las Estructuras Sedimentarias Inducidas Microbianamente se realiza en el **Capítulo 4**.

Facies	Definición/ Descripción resumidas	Interpretación (procesos sedimentarios)	Contenido fósil
Fl	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta de pelitas finamente laminadas de color gris oscuro. El espesor de las láminas es milimétrico, pero se encuentran amalgamadas conformando bancos de 0,5 a 1 m de espesor.	Decantación a partir de material pelítico en suspensión	Ícnofósiles
Fm	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta de pelitas finas macizas. Son de color gris a veces moteada. El espesor de las láminas es milimétrico, pero se encuentran amalgamadas conformando bancos de hasta 1 metro de espesor.	Decantación a partir de material en suspensión. El carácter masivo puede resultar por bioturbación (criptobioturbación).	Ícnofósiles + Criptobioturbación
Fe	Limolitas con estructuras sedimentarias microbianamente inducidas (ESIAM)	Desarrollo de matas microbianas	Ícnofósiles + Criptobioturbación
Hi ^a	Arreglos heterolíticos con mayor proporción psamítica fina y pelitas subordinadas. La geometría es tabular a lenticular extendida. Alcanzan espesores de hasta 0,5 m. Las areniscas presentan tanto ondulitas asimétricas como simétricas. Las pelitas se encuentran laminadas.	Los niveles arenosos muestran migración de óndulas generadas por flujos oscilatorios o unidireccionales. Las pelitas son producto de la decantación de material en suspensión.	Ícnofósiles + Criptobioturbación
Hi ^b	Arreglos heterolíticos con mayor proporción de pelitas y psamitas subordinadas. La geometría es tabular a lenticular extendida. Alcanzan espesores de hasta 0,3 m. Las areniscas presentan tanto ondulitas asimétricas como simétricas. Las pelitas se encuentran laminadas.	Los niveles arenosos muestran migración de óndulas generadas por flujos oscilatorios o unidireccionales. Las pelitas son producto de la decantación de material en suspensión.	Ícnofósiles + Criptobioturbación
Sm	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas a medias macizas. A veces presentan marcas subestratales (calcos de flujo, calcos de surco, turboglifos). En algunos casos presentan clastos intraformacionales pelíticos concentrados en las bases de los bancos. Tienen un espesor de 0,05 a 0,6 m. Por amalgamamiento alcanzan 1,8 metros de espesor.	Deposición rápida por desaceleración de corrientes de turbidez equivalentes a los términos Ta-b	
Sr	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas medias hasta limolitas gruesas con laminación de ondulitas asimétricas. Se encuentran amalgamadas y conforman bancos de hasta 50 centímetros de espesor. Puede presentar ondulitas en el techo como formas de lecho.	Flujos tractivos unidireccionales de bajo régimen de flujo que generan formas de lecho de pequeña escala 2d.	Fragmentos de plantas fósiles + Ícnofósiles
Src	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas con laminación ondulítica ascendente (<i>climbing</i>) de bajo a alto ángulo. Se encuentran amalgamadas, y conforman bancos de entre 0,01 y 0,45 metros de espesor.	Flujos tractivos unidireccionales de bajo régimen de flujo con migración y desaceleración que genera escalonamiento (<i>climbing</i>)	
Snw	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas hasta limolitas gruesas con laminación de ondulitas simétricas a levemente asimétricas. Presentan un máximo de 1 cm de altura y 2 cm de longitud de onda. Conforman niveles consecutivos que en conjunto alcanzan hasta aproximadamente entre 0,3 y 0,45 metros de espesor.	Flujos tractivos de bajo régimen de flujo oscilatorios (oleaje), tanto puros como con una componente unidireccional.	Ícnofósiles
Sfc	Los contactos basales pueden ser netos o, en algunos casos, erosivos con gutter-casts y niveles con deformación por carga. Presenta geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas a medias con estructuras de flujos combinados. Presentan la interacción de flujos oscilatorios y unidireccionales. Conforman niveles de aproximadamente entre 0,01 y 0,1 metros de espesor.	Acción combinada de flujos tractivos oscilatorios y unidireccionales simultáneamente.	Ícnofósiles
Sh	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas desde medias hasta limolitas gruesas con laminación paralela o estratificación horizontal. Forman niveles de hasta 0,55 metros de espesor.	Deposición a partir de flujos tractivos de bajo régimen.	Ícnofósiles
Sd	Presenta contactos basales irregulares y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas hasta limolitas con laminación convoluta. Son de color castaño claro a rojizo, presentan entre 0,05 metros y 1,80 metros de espesor por amalgamamiento.	Fluidización por rápida deposición con el consecuente escape de fluidos porales. Estructuras sin- a postdeposicionales unidireccionales relacionados con deposición sinsedimentaria	
Sp	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas medias y un solo banco de areniscas gruesas con estratificación entrecruzada tabular planar. Conforman bancos de un espesor máximo por amalgamamiento de hasta 1,80 metros.	Migración de megaóndulas de crestas rectas en bajo régimen de flujo	
SHm	Presenta contactos basales netos y geometría tabular planar. Compuesta por areniscas finas o medias con estratificación entrecruzada de tipo <i>hummocky</i> . Alcanzan hasta 0,05 metros de espesor.	Estratificación entrecruzada de tormenta por flujos oscilatorios multidireccionales	
Se	Areniscas finas a medias con ESIAM.	Desarrollo de matas microbianas	Fragmentos de plantas fósiles + Ícnofósiles
C	Carbón	Depósitos por decantación de materia orgánica y pelita	

Tabla 2.1. Facies definidas e interpretadas para la Formación Río Seco de los Castaños en la Localidad 1. Resumen de la litología, geometría y espesor del lecho, estructuras sedimentarias, fósiles corpóreos e ícnofósiles, e interpretación de los procesos depositacionales.

2.3.2.1. Análisis de facies

Se reconocieron dieciséis facies (Tabla 2.1), y cuatro asociaciones de facies (Tabla 2.2) las cuales se describen en detalle a continuación:

Asociación de Facies 1

Descripción: Esta asociación de facies es bastante monótona y ocurre principalmente en la parte inferior de la sección inferior y está subordinada a otras asociaciones de facies en la sección superior. Está dominada por bancos de areniscas de grano medio con un único banco de arenisca gruesa. La tendencia sedimentaria es estratocreciente y ligeramente granocreciente. Esta asociación incluye principalmente intervalos amalgamados de varios metros, hasta alcanzar los 25 m de espesor o bancos aislados que van desde 0,5 a 1,80 m de espesor, intercalados con otros depósitos pelíticos residuales (Figs. 2.4, 2.7A). Las areniscas muestran una geometría tabular en una vista cercana, pero una geometría lenticular extendida lateralmente es reconocible a mayor escala (Fig. 2.7B); sin embargo, nunca se ha observado el acuñamiento total de los bancos. La exposición vertical a subvertical de los bancos dificulta caminar por los estratos para obtener la verdadera magnitud de la geometría lateral. Los contactos en los intervalos amalgamados a veces son difíciles de reconocer debido al tamaño de grano homogéneo y la falta de estructuras sedimentarias internas. Sin embargo, en algunos casos, entre los niveles arenosos, se registran intervalos delgados con depósitos heterolíticos (Asociación de Facies 2b, ver abajo), aunque generalmente están limitados lateralmente por la erosión de bancos arenosos suprayacentes (Fig. 2.7A y B). Los niveles de areniscas amalgamadas son muy conspicuos de la parte superior de la sección inferior donde las geometrías lenticulares son más claramente reconocibles (Fig. 2.4). Se han documentado algunos ciclos de más de 50 m de espesor que terminan con areniscas medias (Fig. 2.4). En algunos casos, un

depósito basal de clastos intraformacionales compuestos por *chips* de pelita es observable (Fig. 2.7C). Estos son los arcillosos (gris oscuro) o limolíticos (verde) provenientes de la erosión de los niveles subyacentes. Los intraclastos poseen tamaños entre 0,01 y 0,06 m (guijarro). Independientemente de estas bases particulares, sobre el contacto basal comúnmente se presentan diversas estructuras sedimentarias erosivas y deformacionales. Algunos bancos muestran calcos de flujo, calcos de surco (Fig. 2.7D) y marcas de herramientas; en un caso, se observaron mega-turboglifos en forma de flauta (Fig. 2.7E). Las estructuras sedimentarias unidireccionales exhiben paleocorrientes con una dirección predominante hacia el suroeste que permanece constante. Existe una dominancia de areniscas masivas, aunque otros muestran laminación plana poco marcada (Fig. 2.7F). La laminación convoluta interna es poco frecuente (Fig. 2.7G), al igual que la estratificación ondulítica entrecruzada unidireccional, registrada en la parte superior de bancos aislados o como retrabajos documentados mediante superficies ondulíticas en el techo de los estratos. El único banco de arenisca gruesa muestra estratificación cruzada 2D (Fig. 2.7H) con paleocorrientes hacia el SO coincidentes con los calcos erosivos y ondulitas.

Interpretación:

Los mega-turboglifos representan el registro de corrientes turbulentas, como se observó en el Carbonífero de Irlanda (Elliott, 2000). Las abundantes estructuras erosivas en la base, y las geometrías lenticulares de los bancos de arenisca de gran espesor se asemejan a "megaturbiditas" con las divisiones previstas para los términos Ta-b de Bouma (1962), que en algunos casos contienen ondulitas unidireccionales en la parte superior que se asemejan a la división Tc del modelo arquetípico mencionado. Las estructuras de la base indican condiciones hidráulicas erosivas frecuentes en flujos turbulentos como resultado de las diferencias de velocidad de los flujos (Peakall et al., 2020). Por otro lado, la

estratificación cruzada en 2D presente en el banco de arenisca gruesa indica que había dunas de crestas paralelas. Esto sugiere que no forma parte del evento turbulento subyacente, dada la tendencia granodecreciente del flujo menguante (Talling et al., 2012). (Talling et al., 2012). Por lo tanto, es indicativo de corrientes unidireccionales entre las corrientes semejantes a turbiditas clásicas o megaturbiditas, que representan eventos depositacionales. Esta asociación de facies es una clara evidencia de un sistema progradante arenoso, por la tendencia estratocreciente organizada en ciclos del mismo estilo.

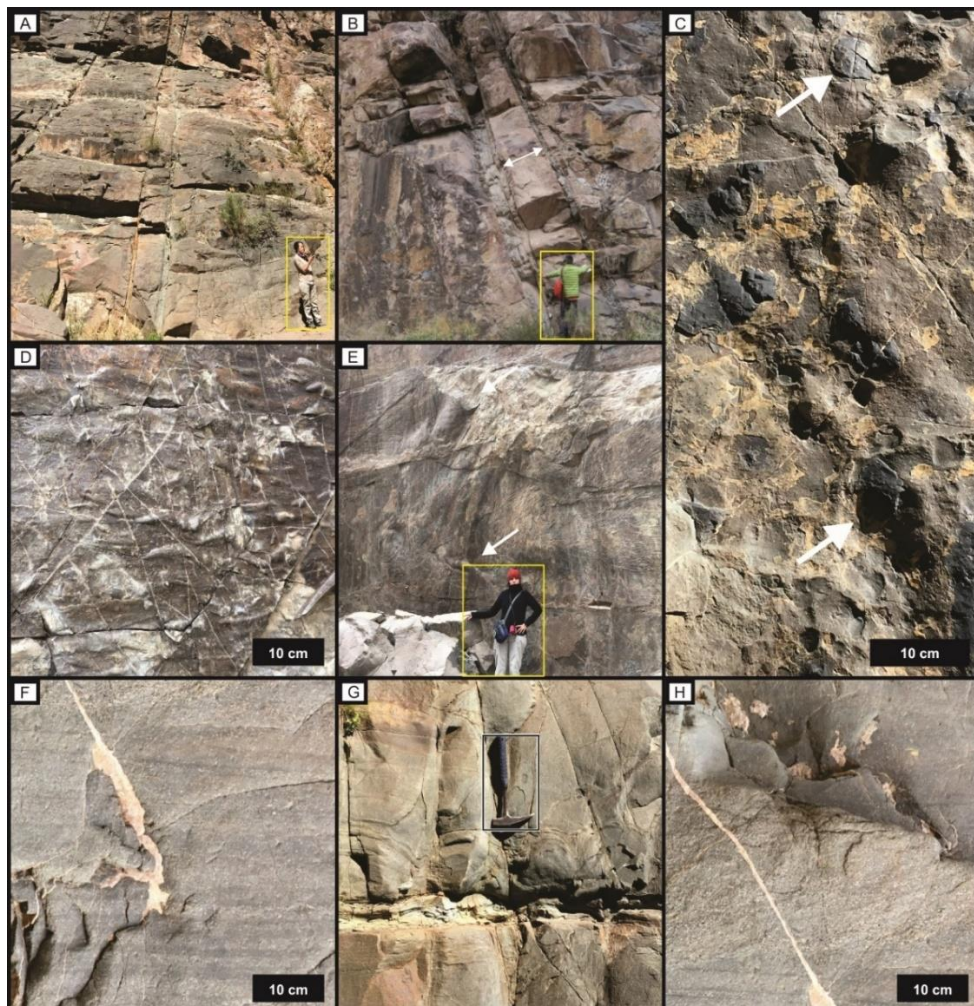


Figura 2.7. Fotografías de campo de la Asociación de Facies 1 en la Localidad 1. A) Bancos tabulares de arenisca amalgamados de varios metros de espesor. B) Un nivel de arenisca lenticular intercalado con depósitos heterolíticos finos (Facies 2). C) Las bases de algunas areniscas muestran fragmentos de *chips* de

pelita intraformacionales (flechas de color blanco). D) Estructuras sedimentarias erosivas representadas por marcas de flujo y estrías. E) Ejemplo de una megaturbidita. F) Bancos espesos de masivos a laminación planar tenue. Nótese la laminación convoluta en la base del nivel. G) Arenisca de grano grueso con estratificación entrecruzada planar. H) Detalle de G.

Asociación de Facies 2

Esta asociación de facies se puede dividir en dos Subasociaciones de facies (a y b) según la relación entre areniscas y pelitas. En la Asociación de Facies 2a, predominan los depósitos de areniscas, mientras que en la asociación de facies 2b las pelitas son el componente principal. En general, esta facies domina la parte superior de la sección inferior y la mayor parte de la sección superior (Figs. 2.4, 2.6). Se caracteriza por la alternancia de areniscas finas a medianas de color marrón/gris y pelitas de color gris verdoso oscuro a claro (Figs. 2.4, 2.6). La aparición hacia la base en la Asociación de Facies 2 se documentó tanto dentro en la Quebrada A como a lo largo del cañón y, según la observación en imágenes satelitales, está claro que representa el mismo intervalo estratigráfico (Fig. 1.1C). Su contacto basal es transicional desde la Asociación de Facies 1 (Figs. 2.4, 2.7). El contacto superior es erosivo y representa el límite entre las dos secciones estratigráficas definidas en este trabajo (Fig. 2.7; **Sección 2.4**). El espesor de esta primera aparición de la Asociación de Facies 2 es de aproximadamente 60 m, pero debido a la perturbación tectónica y la naturaleza erosiva del contacto superior, se reduce lateralmente a no más de 10 m.

Asociación de Facies 2a

Descripción: Esta subfacies está compuesta principalmente por bancos de areniscas de finas a medias con espesores de 0,05 a 0,6 m. Los bancos presentan intercalaciones con niveles de pelita amalgamados de 0,05—0,2 m de espesor. Esta asociación alterna con paquetes gruesos de areniscas medias y amalgamadas (Asociación de Facies 1) y

depósitos heterolíticos dominados por pelita (Asociación de Facies 2b). Esta subfacies se registra en las secciones inferior y superior (Fig. 2.4), siendo más frecuente en la última.

En la sección inferior, el patrón de apilamiento no es claro, pero en la sección superior se observa una tendencia granocreciente. Se distinguen cinco tipos de bancos de areniscas:

i. Bancos gruesos de areniscas medias a finas (0,4-0,6 m) con contactos basales netos, masivos o finamente laminados. Ocasionalmente presentan mega-turboglifos y otras marcas de base.

ii. Bancos gruesos de areniscas finas (0,1-0,6 m) con contactos basales erosivos y estratificación entrecruzada poco desarrollada con superficies ondulíticas en el techo, y con estructuras de tormenta o *hummockys* (Fig. 2.8A).

iii. Bancos delgados de areniscas finas (0,05-0,2 m) que contienen niveles ondulíticos que presentan *off-shooting* (Fig. 2.8B, C), óndulas de crestas rectas, estructuras de flujos combinados (Fig. 2.8 C) y con estructura interna discordante. Los indicadores de paleocorrientes indican paleoflujos al NE, opuestos a la paleopendiente y a los flujos unidireccionales o marcas de base. Estas areniscas están separadas por pelitas con laminación paralela y paquetes marcadamente organizados de hasta 3 m de espesor. Estos depósitos se encuentran mayormente en la base y cerca del techo de algunos intervalos de la Asociación de Facies 2a.

iv. Bancos delgados de areniscas (0,05-0,2 m) con laminación convoluta en la base, cuyos techos son erosionados por areniscas muy finas que presentan laminación horizontal (Fig. 2.8D). Internamente, presentan estructuras de deformación y también relictos de óndulas unidireccionales con paleocorrientes.

v. Areniscas con laminación ondulítica con óndulas asimétricas hasta ligeramente asimétricas de varios cm de amplitud amalgamadas en intervalos de hasta 1 m de espesor. Los techos de algunos bancos exhiben Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad

Microbiana (ESIAM), las cuales se analizarán con detalle en el **Capítulo 4**. Particularmente, las estructuras rugosas se documentan entre niveles con aparente laminación ondulítica ascendente. En los techos de algunos bancos, se documentaron fragmentos de plantas sin una orientación preferencial (Fig. 2.8F).

Interpretación: esta asociación de facies incluye varios tipos de flujos y depósitos que se interpretan de la siguiente manera según las descripciones realizadas anteriormente.

- i. Los depósitos gravitacionales fueron generados por flujos turbulentos ocasionales similares a aquellos interpretados para la Facies 1. Se diferencian en que estos nunca presentan amalgamamiento.
- ii. Los intervalos dominados por estructuras de tipo *hummocky* fueron producidos por flujos oscilatorios durante tormentas. Las estructuras que dominan el techo de algunos bancos indican un retrabajo de areniscas previamente depositadas por acción de tormenta. Estos depósitos indican inequívocamente depositación por encima del nivel de base de olas de tormenta y se asemejan a los turbiditas modificadas por acción de oleaje de Myrow et al. (2002). Los intervalos pelíticos que separan estas eventitas indican depositación decantación de buen tiempo.
- iii. Estos depósitos que presentan *off-shooting* comprenden estructuras de flujos combinados clásicos generados por la interacción entre flujos oscilatorios y unidireccionales. Los indicadores de paleocorrientes sugieren condiciones por encima del nivel de base de olas de buen tiempo. La migración ascendente (*climbing*) sugiere una fuerte interacción entre los trenes de ondas de oleaje con el fondo marino.
- iv. Estos depósitos con estructuras de deformación implican una combinación de procesos sedimentarios. En primer lugar, las bases de los bancos con

laminación convoluta no presentan calcos carga en la base de granulometría más fina, lo que indica que la carga por presión excesiva de poros estaba ausente. En consecuencia, no refleja sobrecarga sino deformación interna. Además, los relictos de óndulas unidireccionales indican que la deformación está relacionada con depositación sinsedimentaria. Las areniscas muy finas con laminación horizontal que recubren estos intervalos, erosionando el techo de algunos niveles, explican los cambios de flujos desde niveles con laminación convoluta hasta niveles con laminación paralela (Pazos et al., 2015b, fig 2d). Los niveles con laminación convoluta son muy similares a los depósitos de flujos gravitacionales hacia mar abierto relacionados con tormentas (Myrow et al., 2002). Estos depósitos son muy abundantes y sugieren tempestitas en una cuenca con una pendiente relativamente alta.

- v. Los intervalos con laminación ondulítica indican flujos unidireccionales hacia el SO. Los techos de cada nivel ondulítico presentan evidencia de bioestabilización microbiana (**Sección 4.2**), la cual modificó la respuesta de los flujos hidrodinámicos (Cuadrado, 2020a). Esto impidió la erosión de las psamitas y también evidencia tiempo involucrado entre la formación de sucesivos niveles ondulíticos. Los niveles pelíticos que separan dichos niveles reflejan depositación por suspensión. Los fragmentos abundantes de plantas bien preservados fueron transportados por flotación ya que se encuentran en el techo de los bancos y nunca se encuentran en la base de los mismos, sugiriendo ser producto de descargas fluviales, probablemente generadas por flujos hiperpícnicos (Mulder y Alexander, 2001). Las ESIAM probablemente tuvieron un rol destacado al favorecer la preservación de estos restos de macroflora (**Sección 4.2.3**).

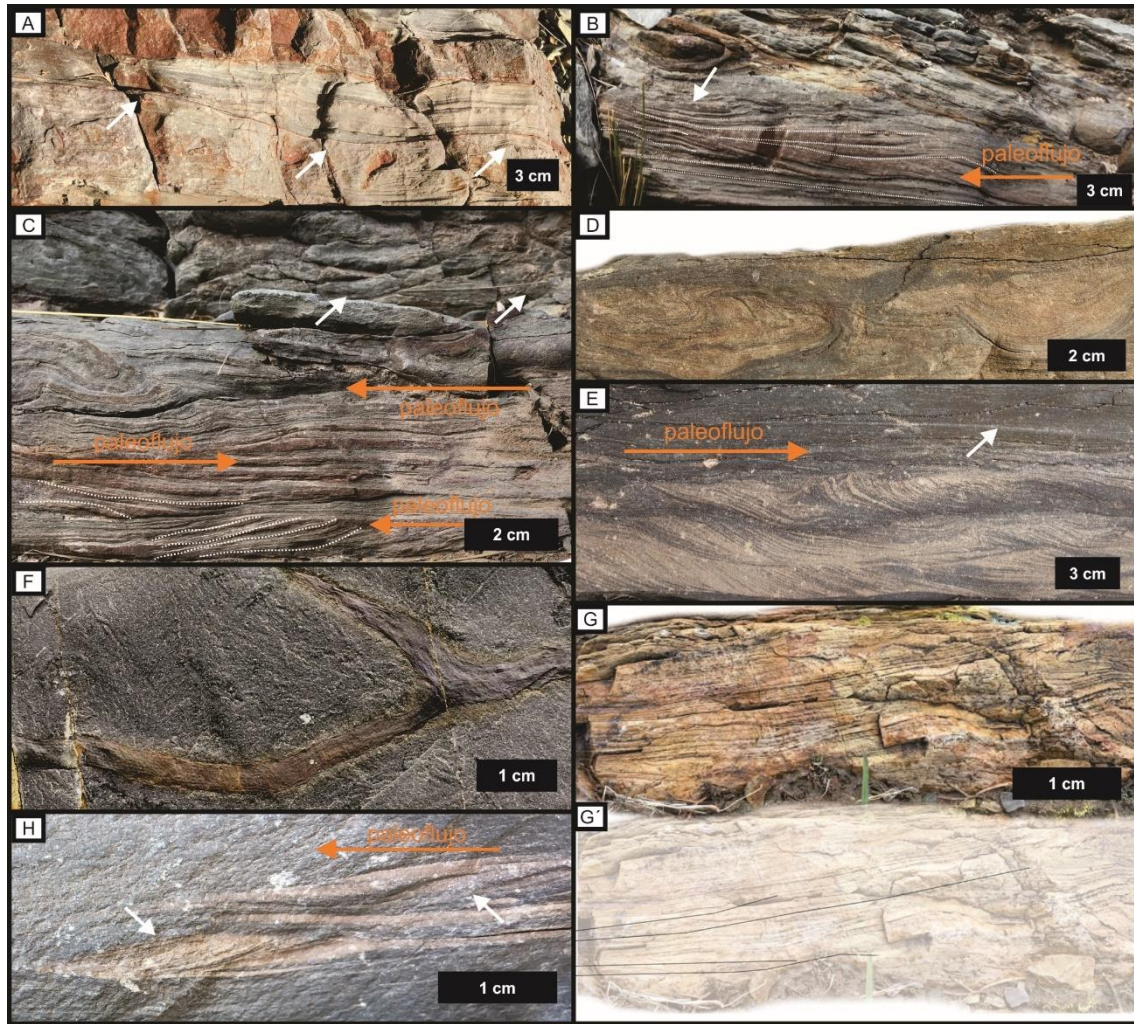


Figura 2.8. Fotografías de campo de la Asociación de Facies 2 en la Localidad 1 con excepción de G. A) Areniscas con techos ondulados (flechas de color blanco) interpretadas como depósitos relacionados con tormentas. B) Bancos de arenisca con laminación ondulítica de corriente que se acuña (flecha de color blanco) en la dirección del paleoflujo. C) Banco de arenisca con óndulas de flujo combinado en la base que gradan hacia arriba en pelitas amalgamadas intercaladas con areniscas de grano fino a muy fino (flechas de color blanco). D) Ejemplo de laminación convoluta. E) Óndulas de corriente y de flujo combinado. La flecha señala láminas continuas de tamaño limo a arena de grano fino intercaladas con pelitas amalgamadas. F) Restos de plantas preservados en el techo de algunas superficies. G) Fotografía de campo y dibujos lineales (G') de la estratificación cruzada *hummocky* en la Localidad 3. H) Areniscas de grano muy fino con laminación entrecruzada (flecha de color blanco izquierda) de óndulas hambrientas (flecha de color blanco derecha).

Asociación de facies 2b

Descripción: esta asociación está dominada por pelitas. Está presente en la parte superior de la sección inferior y también se intercala entre la Facies 1 y la Subfacies 2a en la sección superior (Figs. 2.4, 2.8). Presenta bancos de pelita amalgamados de 0,1 a 0,5 m de espesor, con láminas continuas de arcilitas y limolitas, intercaladas con niveles de areniscas de 0,05 a 0,1 m de espesor. En algunos casos, las areniscas presentan laminación ondulítica con óndulas simétricas hasta algo asimétricas. El registro de ESIAM en esta sección es abundante y frecuente. Algunos bancos de arena presentan óndulas hambrientas (*starved ripples*) con laminación ondulítica ascendente (*climbing*) con una amplitud de hasta 0,01 m y paleocorrientes unidireccionales hacia mar abierto (Fig. 2.8H). Particularmente, en esta asociación, en la parte superior de la sección inferior es donde se registró la icnofauna estudiada por Pazos et al (2015a, b) y, es uno de los intervalos ricos en trazas fósiles que se analizan en esta Tesis (Fig. 2.4, **Sección 3.2**).

Interpretación: Los bancos de arcilita amalgamados con láminas de limolita se interpretan como depositados por corrientes de fondo relacionadas con flujos turbulentos vinculados a tormentas (Yawar y Schieber, 2017). Las óndulas hambrientas también indican el retrabajo de granos de arena por flujos arcillosos carentes en detritos (Talling et al., 2007). Sin embargo, las areniscas muy delgadas con óndulas simétricas y asimétricas indican la interacción de flujos oscilatorios y flujos unidireccionales relacionados con la acción de olas. La disminución de arena en los intervalos de óndulas hambrientas en la sección inferior es notable y, probablemente represente el fondo marino fangoso en condiciones de buen tiempo.

Asociación de Facies 3

Descripción: esta asociación de facies se encuentra en poca proporción en relación al resto de las asociaciones, en las secciones inferior y superior. Se encuentra intercalada con las Asociaciones de Facies 1 y 2 (Fig. 2.4). La asociación presenta un espesor de entre 0,5 y 1 m y bancos con geometría tabular. Macroscópicamente, se caracteriza por presentar pelitas masivas o laminadas con tendencia a la fisilidad. En secciones delgadas, algunas pelitas muestran laminación entrecruzada de bajo ángulo con límites difusos, caracterizada por la alternancia de láminas enriquecidas en limo y arcilla (Fig. 2.9A). En algunos intervalos, se encuentran chips de pelita de tamaño arena en una matriz moteada rica en limo y arcilla (Fig. 2.9A). En otros casos, las pelitas laminadas se caracterizan por agregados de arena muy fina y pelita asociados con microestructuras de carga (Fig. 2.9B). En un nivel reconocido de pelita más fino comienza con laminación planar y termina siendo masivo. La laminación incluye láminas continuas a discontinuas dominadas por cuarzo de tamaño de limo alternando con láminas dominadas por arcilla (Fig. 2.9C).

Interpretación: las pelitas con una laminación entrecruzada fina indican que las partículas de tamaño de arcilla fueron transportadas principalmente como carga de fondo sometidas a corrientes periódicas y relacionadas con corrientes de baja densidad (ej., Schieber, 1999). La fábrica moteada o difusa de algunos niveles sugiere la mezcla y la perturbación de las láminas producto de la microfauna bentónica (criptobioturbación; Sección 4.2.2). Por lo tanto, esto indicaría condiciones de aguas de fondo al menos parcialmente oxigenadas. Las microestructuras de carga sugieren deformación del sustrato blando y que refleja una alta tasa de sedimentación. Las características diagnósticas descriptas indican que las pelitas son producto de la depositación de flujos tractivos o flujos

combinados hasta suspensivos, pero no están relacionadas con la depositación gravitacional como proceso principal.

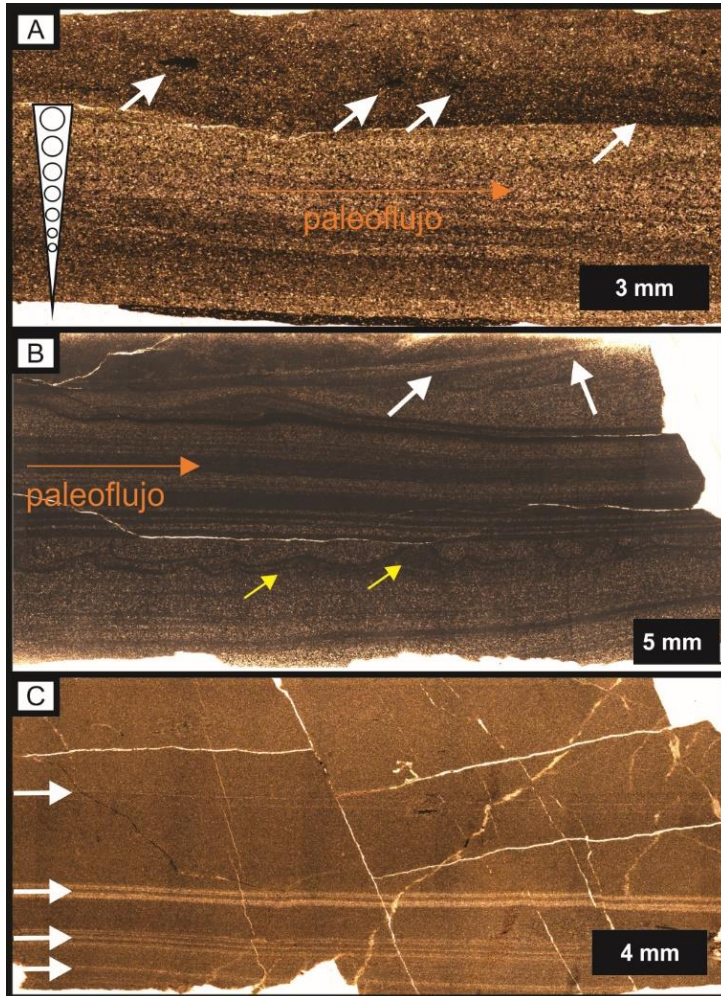


Figura. 2.9. Fotografías de secciones delgadas de la Asociación de Facies 3. A) Laminación entrecruzada difusa definida por la alternancia entre láminas de limo y láminas arcillosas con una tendencia general granocreciente, y textura moteada e intraclastos de arcilla dispersos (flechas de color blanco) en la parte superior. B) Laminación ondulítica de corriente definida por niveles paralelos a entrecruzados muy finos, asociados a deformación sinsedimentaria (llamas, flechas de color amarillas). Estas últimas están asociadas a al desarrollo de matas microbianas (Capítulo 4). Obsérvese superficies de truncamiento curvas y no paralelas entre los conjuntos de ondulaciones (flechas de color blanco). C) Un nivel de pelita de grano fino que muestra una laminación plana continua a discontinua (flechas de color blanco) intercaladas con láminas de arcilla masivas.

Asociación de Facies 4

Descripción: Se encontró un nivel masivo de carbón, de 0.2-0.5 m de espesor hacia el techo de la sección superior (Fig. 2.4). El mismo se encuentra entre dos apariciones de la Asociación de Facies 2a. Este nivel contiene una mezcla de cuarzo limoso, illita-caolinita (arcilla) y relictos de materia orgánica amorfa (TOC 1%) según un estudio previo (Manassero et al., 2009, fig 5b).

Interpretación: El carbón es la acumulación de materia orgánica y partículas siliciclásticas en un ambiente depositacional con condiciones de anóxicas a disóxicas que permitieron la preservación de la materia orgánica. Los niveles de carbón son frecuentes en ambientes marinos marginales como turberas, depósitos de planicie y también sistemas deltaicos (Einsele, 2000). Sin embargo, en el Paleozoico, también son indicativos de niveles transgresivos (Flint et al., 1995). El nivel de carbón parece estar atrapado en la Asociación de Facies 2a indicando una depositación en aguas poco profundas durante un período de aporte sedimentario silicoclástico restringido. Debido a las características de los afloramientos, no fue posible seguir el nivel lateralmente para estudiar la interrelación de éste con otros depósitos. Sin embargo, este depósito fue uno de los que sugirieron la interpretación en estudios previos como la parte somera de un sistema deltaico (Manassero et al., 2009).

Si bien los afloramientos de la Localidad 3 (Fig. 1.1A, D) no fueron estudiados en detalle, se realizaron algunas observaciones sedimentológicas. Los bancos de esta localidad se asemejan a algunos observados en la Asociación de Facies 2. Se reconoció laminación ondulítica de flujos oscilatorios y combinados, estratificación entrecruzada de tipo *hummocky* (Fig. 2.8 H), y además se registraron ESIAM y trazas fósiles (**Capítulos 3 y 4**). Estas observaciones preliminares indican la interacción de flujos oscilatorios y unidireccionales relacionados con la acción de oleaje por encima del nivel de base de olas de tormenta.

2.3.2.2. Interpretación paleoambiental

Las Asociaciones de Facies 1 y 2 registran principalmente procesos gravitacionales dominados por regímenes de flujo turbulento. Los depósitos generados por este tipo de flujos son muy frecuentes en depósitos de abanicos submarinos, en secuencias de cuencas de márgenes continentales (Clift et al., 2002; Fildani y Normark, 2004; Covault y Graham, 2010; Covault et al., 2011). Esto permite interpretar a los sistemas depositacionales como "de aguas profundas", los que están compuestos por lóbulos o complejos de lóbulos (sensu Prèlat et al., 2009) y canales distributarios que los alimentan (Mutti y Ricci Lucchi, 1972). Los canales son una parte importante de la arquitectura de estos sistemas. Sin embargo, los modelos de abanicos submarinos arquetípicos pueden desarrollarse en cuencas tectónicamente activas sin pendientes suaves, y no estar necesariamente vinculados con una ruptura de la pendiente en la plataforma continental o talud. Por ejemplo, Piper y Normark (2001) notaron que la morfología de la cuenca y la configuración tectónica tienen un impacto extraordinario en la arquitectura final del abanico. En cuencas de tectónicamente activas con plataformas estrechas o con cambios abruptos en la pendiente, los depósitos de transporte en masa suelen confinarse y producen lóbulos deflectados, que se transforman en cuñas adelgazadas pendiente abajo donde pueden generar depósitos de canales con albardones (Beaubouef y Friedmann, 2000; Bami et al., 2000; Beaubouef et al., 2003). Sin embargo, estos depósitos no siempre se desarrollan (ej., Jobe et al., 2017). Teniendo en cuenta que la arquitectura de los canales está bien estudiada (ej., McHargue et al., 2011), no caben dudas de que este tipo de características arquitecturales no se observaron en la unidad. La presencia de arreglos granocrecientes que se componen de depósitos semejantes a turbiditas truncadas por el techo o megaturbiditas, es muy semejante a depósitos de lóbulos en abanicos submarinos, de sistemas profundos, sin embargo, dada la presencia

de evidencias de batimetrías menores se interpreta los mismos como lóbulos generados por flujos gravitacionales en un medio con controles estructurales donde las fallas brindan la paleopendiente necesaria.

Por otro lado, el modelo de abanico desarrollado en entornos que no son márgenes pasivos (como las cuencas de antepaís) ha sido discutido y se ha sugerido que la batimetría puede ser coincidente con las profundidades de plataforma (Higgs, 2014). A pesar de que esta es una cuenca de antepaís y no un margen pasivo, surgen otras preguntas para argumentar en contra de interpretar las Asociaciones de Facies 1 y 2 como parte de un abanico submarino arquetípico. Los afloramientos en la Localidad 3, ubicada en posiciones más distales contienen estructuras con estratificación de tipo *hummocky* que evidencian depósitos en una plataforma antes que sectores más profundos. Esto implica que los depósitos estudiados en el Cañón del Atuel (Localidad 1) están progradando sobre una plataforma hacia el oeste. En este sentido, son similares a los de la Formación Punta Negra (Precordillera) que fueron interpretados originalmente como un abanico submarino y reinterpretados como lóbulos deltaicos desconectados del área fuente en las Sierras Pampeanas (Bustos y Astini, 1997), modelo posteriormente confirmado por la documentación de estructuras generadas por tormentas (Basilici et al., 2012; De Luca y Basilici, 2013, fig 11c). En la sección sedimentaria aquí estudiada, la Asociación de Facies 2 contiene estructuras de corriente unidireccional y de flujos combinados que indican sedimentación por encima del nivel de base de olas de tormenta, y el marco geológico también apoya la interpretación de un ambiente de plataforma.

En una integración regional, el patrón de las paleocorrientes en las unidades netamente devónicas (formaciones Talacasto y Punta Negra), hacia el norte de Precordillera Central, muestran una tendencia desde el este hacia el oeste (Arnol et al., 2020). Mientras que, en la Formación Río Seco de los Castaños, los flujos

unidireccionales y los indicadores de la paleopendiente se encuentran hacia el SO, lo que sugiere altos topográficos hacia el NE y un depocentro de la cuenca diferente al de esas unidades, tal como fue sugerido en el estudio reciente de proveniencia comparando las unidades del Paleozoico medio del terreno de Cuyania y de Precordillera (Arnol et al., 2022, fig 18). En este punto, es aceptable pensar en una paleocosta irregular con el desarrollo de mini cuencas, controladas por altos estructurales subácueos que probablemente forzaron una desviación de los flujos desde el área fuente hasta el área de depositación. Esto mismo fue propuesto recientemente para las unidades comparadas tradicionalmente con la unidad de estudio (Formación Punta Negra y la Formación Villavicencio) en donde se las interpreta como depósitos marinos someros con un alto topográfico hacia el NE (Alto de Arenas) desarrollado en el pre-Emsiano en Precordillera (Arnol y Coturel, 2022, fig 8).

La superficie que separa la sección inferior de la sección superior es marcadamente erosiva y es el resultado de una caída relativa del nivel del mar, la cual permitió la canibalización y progradación de areniscas de la Asociación de Facies 1 (Fig. 2.5). El registro de flujos turbulentos con paleocorrientes consistentes hacia el SO indica que no existían cambios en el área de aporte sedimentario y se favorece un control eustático para la organización de la sucesión. Finalmente, los fragmentos de macroflora en el techo de algunos bancos sugieren descargas fluviales. El sistema depositacional relacionado con mareas sugerido previamente (Morel et al., 2017) no está respaldado por las evidencias sedimentológicas; sin embargo, los niveles de carbón son frecuentes en ambientes marinos marginales o en bahías interdistributarias de sistemas deltaicos. La sección superior está incompleta, pero probablemente represente una parte menor de un sistema deltaico a gran escala.

En conclusión, se descarta un abanico submarino profundo y un ambiente de depositación marina profunda en general, y se interpretan estos depósitos como lóbulos gravitacionales por descarga fluvial en un contexto de plataforma estrecha controlada por la estructura que genera la paleopendiente. Por otro lado, el modelo deltaico previamente sugerido (Manassero et al., 2009; Cingolani et al., 2017) no se corresponde completamente debido a las discontinuidades internas y, a que el área previamente interpretada como un prodelta (distal; Localidad 3) no presenta evidencias sedimentarias que sostenga depósitos de ambientes marinos profundos o bien condiciones restrictivas del aporte sedimentario.

ICNOLOGÍA



3.1. Icnología general: marco conceptual y terminología

En esta sección se describen conceptos generales relacionados a la icnología, y términos que se utilizan en esta Tesis, en particular en lo que refiere al abordaje icnológico. En una primera parte se desarrollan conceptos generales y se presentan las clasificaciones toponómicas, etológicas y sistemáticas utilizadas en icnología marina. Se abordan con mayor detalle algunas discusiones relacionadas con categorías etológicas que son de interés por los icnotaxones que se describen en esta Tesis, problemáticas asociadas con asignaciones icnotaxónicas en casos complejos y se detallan las acepciones de los términos utilizados.

Las trazas fósiles o icnofósiles son estructuras biogénicas producidas por organismos (animales o plantas) en el sustrato independientemente de su naturaleza. Los icnofósiles son la evidencia del comportamiento que presentaban distintos organismos en el pasado (Seilacher, 1967a; b) ya que las estructuras producidas por organismos actuales o cuasi-actuales son abordados por la neoicnología y no se incluyen en el campo de las trazas fósiles (Bertling et al., 2022). Estas evidencias de vida brindan información sobre las características anatómicas del organismo que las produjo, su modo de vida, y tipo de locomoción entre otras referidas a los organismos productores (Buatois y Mángano, 2012), además de otras vinculadas con parámetros físico-químicos como oxigenación, nutrientes, batimetría, etc. (Bromley, 1996). La morfología de las trazas fósiles no sólo está controlada por la morfología o anatomía del productor, sino que existen otros factores como, por ejemplo, las características del sustrato que las aloja (Bromley, 1996). Para hacer referencia a un sustrato que contiene trazas fósiles, se lo denomina bioturbado, en referencia al proceso de bioturbación (Richter, 1952; Kristensen et al., 2012). Cuando la bioturbación ocurre con organismos que integran la meiofauna se denomina criptobioturbación (Gingras et al., 2008) y se utiliza para referir a perturbaciones en el

sustrato que difícilmente pueden abordarse icnotaxonómicamente. Los icnofósiles en comparación con los fósiles corpóreos tienen la particularidad de que se preservan *in situ* y no suelen transportarse, es por esto que el estudio de los mismos brinda información sobre las condiciones del ambiente, permitiendo interpretar distintos marcos depositacionales (Bromley, 1996; Miller, 2007; Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011, 2012). Además, la utilización de icnofósiles como herramienta para refinar reconstrucciones paleoambientales y para establecer superficies de utilidad estratigráfica, que indican quiebres en la sedimentación, condensación temporal u otra característica que apunte a reconocer controles alocíclicos (Pemberton et al., 2004).

Las trazas fósiles han sido agrupadas históricamente en diferentes categorías y con diferentes criterios desde la morfología general de las mismas (ej., Simpson, 1956; Dam, 1990; Pickerill, 1994; Uchman, 1998; Bertling, 2007; Knaust, 2012) hasta su etología, y la relación con el sustrato que las contiene. Asimismo, existen agrupaciones que combinan varias clasificaciones como ser morfológicas/genéticas (ej., Uchman, 1995) o agrupaciones morfológicas/ topológicas, es decir la posición que presentan las trazas fósiles en relación con el sustrato (ej., Gong y Si, 2007) o bien, según las relaciones evolutivas y etológicas (Ekdale y Lamond, 2003). Existe una discusión aún no resuelta acerca de cuál es la clasificación más adecuada; sin embargo, se ha llegado a un cierto consenso en la comunidad icnológica en cuanto a la terminología descriptiva y, así poder alcanzar una forma de referirse a una estructura biogénica independiente de la clasificación que se utilice (ej., Häntzschel, 1975; Bromley, 1990, 1996).

Con el objeto de clasificar a las trazas fósiles hay que considerar que los criterios utilizados en la clasificación sistemática son los mismos que los utilizados en zoología, es por esto que se rigen bajo el Código Internacional de

Nomenclatura Zoológica (CINZ, 1999). Esta clasificación es abordada en la **Sección 3.1.1.3.**

Existen distintos términos según los criterios de agrupamiento de trazas fósiles. Los cuales pueden basarse en características morfológicas de la traza fósil, características etológicas de la misma, o el ambiente depositacional en donde se encuentran los icnofósiles, entre otros. Estos criterios pueden estar relacionados con la morfología funcional del productor (*bauplan*), el recurso del alimento, o bien por la ocupación, penetración y uso del sustrato (*tiering*). Muchas veces los conceptos y la terminología utilizada para los distintos tipos de agrupamientos presentan distintas acepciones y es por esto que a continuación se aclaran los términos que son utilizados en esta Tesis:

- ✓ **Ichnoasociación (*Ichnoassemblage*):** Grupos de trazas fósiles preservados en una unidad de roca o facies sedimentaria.
- ✓ **Suite de trazas fósiles:** Grupo más restringido de trazas fósiles que refleja el momento contemporáneo de generación de las mismas. Tradicionalmente, se ha aplicado a grupos sucesivos de icnofósiles que se encuentran en diferentes sustratos con distinto grado de consolidación. También se refiere a conjuntos anteriores y posteriores a eventos depositacionales en el caso de ambientes afectados por tormentas o corrientes de turbidez, etc.
- ✓ **Ichnofacies:** es un modelo conceptual basado en la identificación de rasgos clave compartidos por diferentes agrupaciones de icnofósiles con una amplia representatividad formadas bajo un conjunto similar de condiciones ambientales las cuales están reflejadas en el conjunto de icnofósiles que representan determinados comportamientos. Este concepto se desarrolla en profundidad en el **Capítulo 5.**

3.1.1. Caracterización de trazas fósiles

Los icnofósiles se pueden vincular de acuerdo con los procesos sedimentarios relacionados desde la generación hasta la preservación de los mismos (Savrda, 2007). Las condiciones físicas del sustrato, uno de los factores extrínsecos que condicionan la generación de bioturbación, como ser la consistencia del sustrato que depende de múltiples factores (tamaño del grano, salinidad del agua, contenido de materia orgánica, entre otros) determinan las propiedades mecánicas del sedimento y por ende la composición de la comunidad faunística, productora de las trazas fósiles (Bromley, 1990, 1996). El tamaño de grano, por ejemplo, limita los organismos que lo habitan existiendo varios grados de sensibilidad al tamaño del grano en diferentes productores (Bromley, 1996). Por ejemplo, hay que considerar que un sustrato pelítico puede contener numerosos *pellets* (partículas redondeadas, inicialmente blandas, en su mayoría de 100-500 μm de diámetro, que son excretadas por los organismos) y comportarse como sustratos de granulometría mayor o bien la presencia de mucus segregado por los mismos organismos que habitan el sustrato o agregados microbianos que también modifican el comportamiento mecánico del sustrato (ver **Capítulo 4**). Los agregados pueden deberse también a floculación de arcillas, y en ese caso el control es abiótico (Schieber, 2007).

Otra caracterización que se utiliza es el tipo de relleno que presentan las trazas fósiles, el cual da indicios sobre el comportamiento del productor. El relleno resultante de la sedimentación abiótica, sin la participación activa del trazador es lo que se denomina relleno pasivo. El otro tipo de relleno es el activo, en el cual el productor tiene participación y por lo tanto modifica alguna propiedad del mismo.

3.1.1.1. Clasificación toponómica

Las trazas fósiles se clasifican de acuerdo con su posición en los estratos sedimentarios pudiendo encontrarse sobre, dentro o debajo de mismo (Martinsson, 1970; Buatois y Mángano, 2011, fig 1.12). Cuando se encuentran preservadas en el techo de la superficie de un banco se denomina epicnia, mientras que en la base se clasifican como hipicnia. En ambos casos se las consideran como semirelieves, siendo positivos (convexo) o negativo (cóncavo). Por otro lado, si se encuentra dentro del estrato se denomina endicnia, y se preserva como un relieve completo.

3.1.1.2. Clasificación etológica

Se basa en la agrupación de icnofósiles relacionados con un determinado comportamiento del organismo productor, el cual refleja morfologías similares cuando realiza comportamientos similares (Uchman, 1998, p 107; Buatois y Mángano, 2011, p 25). En el trabajo original de Seilacher (1953) se reconocen cinco categorías etológicas: trazas de descanso (*Cubichnia*), trazas de habitación (*Domichnia*), trazas de locomoción (*Repichnia*), trazas de pastoreo (*Pascichnia*), y trazas de alimentación (*Fodinichnia*). A éstas se han agregado nuevas categorías, por ejemplo, de cultivo (*Agrichnia/farming*), *Chemichnia* (Bromley, 1996; Hsieh et al., 2019), trazas de natación (*Natichnia*) (Müller, 1962), trazas de vuelo (*Volichnia*; (Müller, 1962), trazas de predación (*Praedichnia*; Ekdale, 1985), trazas de equilibrio (*Equilibrichnia*; Frey y Pemberton, 1985; Bromley, 1996), entre otras (Tabla 3.1). Las características de algunas de estas categorías etológicas, como algunos ejemplos representativos, se menciona/ejemplifican en la Figura 3.1A. Los límites entre las categorías etológicas no son netos, y no siempre es claro qué categoría esta representada por un icnofósil (Uchman, 2007). Los comportamientos no solo se relacionan con factores intrínsecos del organismo productor,

como su morfología, sino que también dependen del entorno, del uso de los recursos disponibles, de las condiciones ambientales, etc. Todos estos parámetros deben ser considerados a la hora de una interpretación etológica correcta (Buatois y Mángano, 2012). Se describirán tres de estas categorías etológicas (*Pascichnia*, *Fodinichnia* y *Agrichnia*) las cuales tienen relación con los icnotaxones estudiados en esta Tesis.

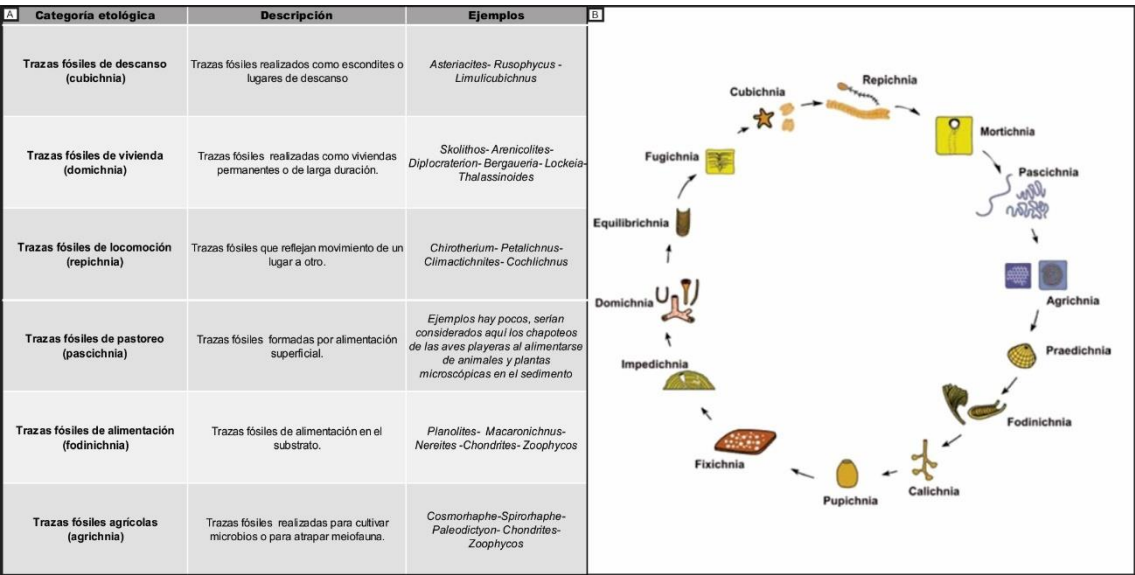


Tabla 3.1. A) Cuadro con categorías etológicas, características y ejemplos modificado de Rindsberg (2012, tab. 1). B) Categorías etológicas modificado de Buatois y Mángano (2011, fig. 1.14).

Rindsberg (2012) propone que la caracterización adecuada de determinados comportamientos debe realizarse con el mayor número posible de especímenes para poder determinar los rasgos compartidos que representen a la categoría etológica, considerando la existencia de ligeras variaciones de comportamiento, y por ende de la morfología de los icnotaxones. Si bien los icnofósiles representan comportamientos de organismos específicos, se observa que cuando se trata de interpretar el comportamiento, en realidad se trata de un conjunto o jerarquía de comportamientos (Koy y Plotnick, 2007). Es decir que existe un solapamiento de comportamientos cuando observamos trazas fósiles

(Rindsberg, 2012). Por ejemplo, si analizamos el caso de alguna de las trazas asignadas a locomoción se debe considerar el tipo o naturaleza del movimiento, y en qué dirección se desplazaba el organismo productor. Es importante, además, procurar establecer si el desplazamiento era para alcanzar determinados objetivos, como por ejemplo la búsqueda de alimento, la migración a nuevas zonas y/o la reproducción. Si se consideran estas últimas acciones, el icnofósil pertenecería a más de una categoría etológica. Cuando el comportamiento está asociado a la búsqueda de alimento (*foraging*/forrajeo) deben considerarse, además, todos los métodos por los que un organismo adquiere y utiliza fuentes de energía y nutrientes, basándose en el conocimiento de la disponibilidad de recursos, competencia y riesgo de depredación al momento de realizar esta acción (Kramer, 2001; Koy y Plotnick, 2007). Existen tres fases para la caracterización de este comportamiento en invertebrados marinos: “búsqueda”, “evaluación” y “explotación” (Kramer, 2001). La primera implica la detección y localización de zonas de recursos alimenticios (vivos o muertos), mientras que la segunda y la tercera conllevan una revisión del productor sobre la calidad relativa y la ubicación de los recursos. La detección de alimento se da de manera química en organismos marinos bentónicos ya sea mediante contacto físico directo o bien a distancia a través de moléculas detectadas (odorantes) que son transportadas por el agua (Koy y Plotnick, 2007). Han sido descriptos dos modos de movimiento distintos durante el forrajeo: dentro de la zona de alimento y entre las zonas. En el primero, el organismo forrajeador explota los recursos de una zona o parche generando movimientos complejos en forma de espiral o serpenteantes (Gage, 2005). Los movimientos con entrecruzamientos que producen rulos (*looping*) y meandros se corresponden con los límites del parche (Hauck et al., 2009). Estos patrones de movimiento se relacionan con el uso eficaz del espacio, minimizando el área total recorrida (Kitchell, 1979). El organismo puede comenzar en el borde o dentro de la zona

de alimentación, y moverse en línea recta, consumiendo recursos a medida que avanza hasta llegar al límite de la zona donde vuelve a seguir el camino anterior, generando un meandro o bien, puede continuar siguiendo el límite de la misma, girando sucesivamente hacia el interior, formando espirales. Otra opción es que comience en el centro con formas espiraladas, y luego modificar el movimiento a un patrón serpenteante a medida que se encuentra con los límites de la zona con alimento. En el segundo caso, cuando el organismo productor se mueve o abandona una zona, los movimientos pueden clasificarse según si ha detectado o no una nueva fuente de alimento. En el caso de que no detecte una nueva zona, los movimientos rectos o casi rectos son los más eficaces (Koy y Plotnick, 2007). La distribución y la densidad del alimento están directamente relacionadas al patrón geométrico de movimiento (Hauck et al., 2009). El registro de meandros “suelos” o abiertos, en los que los meandros sucesivos no están en contacto, demuestra un comportamiento menos eficiente que aquel en donde los meandros se registran más juntos y en contacto (Seilacher, 1986). Entonces, cuando lo que se observa son meandros con variaciones morfológicas, éstos pueden reflejar diferencias en la distribución de los recursos más que diferencias de comportamiento.

En relación a la categoría etológica *Agrichnia* existe un grupo morfológico que fue históricamente asociado a este comportamiento, los grafoglíptidos. Sin embargo, actualmente, se discute la evidencia de su asignación en esta categoría etológica (Hsieh et al., 2019; Hsieh y Plotnick, 2020). Diversos autores buscan diferenciar el comportamiento agrícola con el de cazar/atrapar meiofauna (ambas agrupadas en *Agrichnia* (Hsieh et al., 2019). Lehane y Ekdale (2016) distinguen el comportamiento de atrapar a la meiofauna en una nueva categoría etológica conocida como “*Irretichnia*”. También se distingue el cultivo de meiofauna dentro de estructuras abiertas con bioirrigación (ej., Noffle et al. 2022). Si bien el comportamiento de atrapar a las presas es

diferente al del cultivo, existen limitaciones para separarlos. Esto se debe principalmente al hecho de que los análogos modernos son poco conocidos y, a que no existen reportes neoicnológicos ni biológicos de este tipo de comportamiento (Hsieh et al., 2019; Vallon et al., 2016). Éstas son algunas de las causas por las cuales diferenciar ambos comportamientos en el registro fósil resultan casi imposible de diferenciar, y por ende, la categoría etológica *Agrichnia* continúa en discusión.

3.1.1.3. Clasificación icnosistemática e icnotaxonomía

La sistemática es la que se encarga de agrupar a las trazas fósiles según distintos criterios. Los parámetros sistemáticos, es decir las interpretaciones y las opiniones sobre modos de agrupar a los icnofósiles, han ido variando a lo largo del tiempo. Asimismo, se han modificado los criterios en la icnotaxonomía, cuyo rol es la denominación de trazas fósiles y la asignación de estas a divisiones taxonómicas con distintas jerarquías. A diferencia de lo que ocurre en la sistemática de organismos o fósiles corpóreos, la máxima jerarquía formal alcanzada para los icnofósiles es a nivel de género, aunque existen agrupaciones a nivel familia (Genise, 2000; Knaust, 2015). Por encima de este nivel, existen agrupamientos informales realizados que son útiles para una identificación rápida a grandes rasgos morfológicos conllevando agrupamientos de varios icnotaxones (ej., Uchman, 1995, 1998; Bertling et al., 2006). Tal como se mencionó anteriormente, el CINZ es el que rige las normas de nomenclatura en la icnotaxonomía (CINZ, 1999, Art. 10.3), y reglamenta el uso de icnofamilias sugiriendo que sólo se base en características morfológicas (Bromley, 1996).

La relación estrecha entre la sistemática y la taxonomía conduce a un sistema de nomenclatura binomial, que se retroalimenta, ya que la sistemática define agrupamientos de acuerdo con la información brindada por la taxonomía, que identifica características

comunes de las trazas fósiles (Bertling, 2007, fig 5.1). A pesar del uso de la icnotaxonomía se ha puesto en discusión numerosas veces, con distintas propuestas, debates y reflexiones han tenido lugar para intentar establecer una base teórica estandarizada para asignar nombres y caracterizar a las trazas fósiles. Del mismo modo también se han realizado (y se siguen realizando) encuentros periódicos sobre temas especiales de icnotaxonomía que buscan tener un enfoque uniforme sobre la elección de las características válidas para identificar icnofósiles, es decir definir icnotaxobases apropiados (Bromley, 1990; Bertling et al., 2006, 2022; Bertling, 2007; Miller III, 2012; Rindsberg, 2012, 2015, 2018).

A lo largo de la historia, las trazas fósiles han sido clasificadas como plantas, algas, organismos vermiformes, entre otros y, dependiendo del momento, los criterios de clasificación se han ido modificando (Häntzschel, 1962, 1975). Cabe señalar que los autores pioneros, es decir aquellos que crearon nombres (hoy icnotaxones) describían estructuras de organismos, y por ende las diagnosis originales no representan características reconocibles en las trazas fósiles (Bertling, 2007). Actualmente, y desde 1999, el sistema consensuado que se utiliza para nombrar icnotaxones es aquel mediado por el CINZ. Los criterios para denominar taxones nuevos fueron modificándose en el tiempo, los que están reglamentados por las distintas ediciones del CINZ y enmiendas particulares. El código vigente es el CINZ (1999) Allí, además de las nuevas modificaciones, están reglamentados los icnotaxones definidos con anterioridad a cierta fecha. Por ejemplo, los taxones creados antes del 1 de enero del 1931 pueden estar basados en una ilustración sin una diagnosis. Otro ejemplo está relacionado con los taxones creados a nivel icnogenérico y previos al año 2000, los cuales podían no tener una icnoespecie tipo asignada. Actualmente, para crear un icnotaxón a nivel de

icnogénero debe estar acompañado de una diagnosis y una icnoespecie tipo (CINZ, Art.13.1).

Si bien existen normas para denominar a los icnofósiles, existen discusiones aun no resueltas o bien que resurgen cuando se comparan los criterios para nombrar nuevos icnotaxones. En primer lugar, podríamos discutir cual es la definición de traza fósil. La misma fue definida como la expresión sedimentaria del comportamiento de un organismo (ver Seilacher, 2007). Y es a partir de esta mirada que el hecho de clasificarlas y nombrarlas no se basa exclusivamente en la morfología, sino se tienen en cuenta las categorías etológicas. Es por esto por lo que los caracteres diagnósticos, es decir aquellos rasgos que permiten diferenciar a las trazas fósiles, deben reflejar un comportamiento específico y diferenciable y no sólo diferencias morfológicas menores resultantes de procesos tafonómicos (Uchman, 1998; Bertling et al., 2006; Rindsberg, 2012). La complejidad adicional para el reconocimiento de icnotaxones se debe principalmente a diferentes tipos o estadios preservacionales de un mismo icnotaxon (por ejemplo, semirelieve o incompleto), lo cual ha conllevado a una sobrerrepresentación de icnotaxones, que, además, termina en una interpretación errónea en la generación de la estructura como así también de su interpretación etológica. Por ejemplo, Knaut (2012, p 80) menciona que la clasificación basada en características morfológicas tiene la ventaja de ser descriptiva e independiente de la interpretación del comportamiento, aunque utilizar la morfología *sensu stricto* como único parámetro no es suficiente (Knaust y Neumann, 2016; Giachetti et al., 2020). Es por esto que continúa siendo necesario discutir, así como generar acuerdos, para unificar procedimientos en la asignación icnotaxonómica en todas las divisiones jerárquicas.

Se ha propuesto de manera informal, es decir que no está regulado por el CINZ, diferentes rangos de caracteres de acuerdo con la jerarquía taxonómica. A nivel

icnogenérico, por ejemplo los caracteres significativos (diagnósticos) se condicen con un determinado comportamiento (Fürsich, 1974), por lo que la interpretación etológica debe ser cuidadosa (Uchman, 1998). Un segundo nivel de caracteres, serían los caracteres accesorios que se relacionan, por un lado, con una menor variación en el comportamiento del productor y con las características preservacionales que permitirían asignar al icnofósil a nivel icnoespecífico. Por último, en un tercer nivel estarían los caracteres que describen variantes preservacionales a nivel subespecífico (Uchman, 1995; Rindsberg, 2012). Ahora bien, ¿cuáles icnotaxobases son válidas o más útiles para definir los icnotaxones? Bertling et al. (2006) han propuesto a las siguientes como recomendables: la morfología como resultado del comportamiento, donde se incluyen la forma general, la orientación y posición con respecto al sustrato. Las características superficiales mayormente son útiles a nivel icnoespecífico, como así también lo es la estructura interna (Tabla 3.2.). De esta manera, la biología del productor desempeña un papel indirecto en la taxonomía de las trazas fósiles (Buatois y Mángano, 2012). El tipo de sustrato puede ser útil como icnotaxobase, pero no debe ser el criterio diagnóstico principal. Las diferencias en el tamaño de la estructura, las variantes preservacionales, la asignación de productores, así como la ubicación temporal y espacial no son criterios relevantes en icnotaxonomía.

En resumen, la diagnosis debe ser sucinta y abarcar los caracteres esenciales, utilizando las icnotaxobases válidas. Permitiendo reservar otros caracteres para ser utilizados en las descripciones generales (Bertling, 2007; Bertling et al., 2022), en lo posible debe evitarse que las mismas no den lugar a subjetividades producto de la interpretación o al menos disminuyan a un mínimo posibles problemas icnotaxonómicos. Esto último puede atenuarse con la examinación de un gran número de ejemplares o bien, con la utilización de comparaciones neoicnológicas (Minter et al., 2007; Rindsberg, 2018;

Bertling et al., 2022). Aún hoy no se ha adoptado un procedimiento estandarizado y comparativo para la interpretación de trazas fósiles (Miller William, 2007).

ICNOTAXOBASES		
Recomendadas	Útiles pero con precaución en su uso	Rechazadas
Forma general		Tafonomía/ Preservación
Orientación	Tamaño (solo si es muy diferente)	Productor
Ornamentación	Sustrato (en estructuras de bioerosión)	Tipo de relleno pasivo
Estructura interna	Bioglifos (marcas asociadas a las trazas fósiles resultado de arañar, taladrar, desplumar, etc)	Consistencia del sustrato
Estructura de la pared		Edad geológica
Composicion (Si es una estructura de digestión)		Ubicación geográfica
Arreglo de las subunidades que la componen		Ambiente depositacional

Tabla 3.2. Cuadro con las icnotaxobases válidas. Modificada de Bertling et al. (2022, tab 2).

3.1.1.4. Dilemas icnotaxonómicos

Trazas fósiles compuestas y combinadas

En la mayoría de los casos las trazas fósiles pueden asignarse a una categoría etológica. Sin embargo, existen casos en donde ocurre una continuidad de comportamientos en un mismo icnotaxón y en un mismo ejemplar, a este tipo de estructuras se las denomina trazas fósiles compuestas. Las mismas ocurren cuando un mismo productor modifica su comportamiento, quedando registrado este cambio como una estructura continua, pero resultan morfologías diferentes que se reconocen como

distintas subunidades, siendo el límite entre éstas difuso (Pickerill, 1994; Bertling et al., 2006; Miller William, 2007). Tradicionalmente se reconocieron las subunidades como icnotaxones distintos. En esos especímenes dada la conexión entre las distintas morfologías pueden reconocerse intergradaciones. Existen dos opciones para solucionar este problema a la hora de la asignación icnotaxonómica. Por un lado, asignar nombres distintos a cada subunidad en relación con cada categoría etológica a lo largo de un mismo espécimen. Por otro lado, la opción sería sinonimizar las subunidades de la estructura. Esto último implicaría no tener en cuenta los diferentes comportamientos, lo cual no se condice con el espíritu de la icnotaxonomía planteada anteriormente.

Entre los ejemplos más comunes de intergradación pueden mencionarse los existentes entre *Lockeia ornata* y *Protovirgularia rugosa* (Desjardins et al., 2012, fig 7c), o el caso de *Hillichnus lobosensis* e *H. agrioensis* (Pazos y Fernández, 2010). Numerosos ejemplos existen en trazas fósiles de productores como artropódos en donde se intergradan subunidades relacionadas con la categoría etológica de locomoción y de descanso. Por ejemplo, *Diplichnites gouldi*—*Dendroidichnites-Monomorphichnus-Gluckstadtella cooperi*—*Huilmuichnus santracruzensis* (Melchor y Cardonatto, 2014) o el caso de *Cruziana* aff. *quadrata* con *Rusophycus* o el de *Arthropycus* con *Rusophycus* (Rindsberg y Martin, 2003). Sin embargo, existen casos en los que se reconocen estas intergradaciones y en las que las acciones nomenclaturales se resolvieron de diferente manera como por ejemplo asignando un único nombre a toda la estructura. Una propuesta fue realizada por Belaústegui et al. (2016) creando el término Icnogenia (*ichnogeny*). Estas diferencias pueden estar relacionadas a los estadios ontogénicos. Este concepto si bien fue reconocido en una revisión icnotaxonómica reciente (Bertling et al., 2022), su aplicación aun no fue llevada a cabo con excepción de los autores de la propuesta (Belaústegui et al., 2016, 2017; Adserá et al., 2020).

A pesar de los casos existentes en la literatura, y de las diferentes propuestas como continuar diferenciando a las subunidades de las trazas fósiles compuestas como entes distintos, no existe un consenso sobre qué acciones realizar en estos tipos de casos, y queda a criterio de quién está estudiando ese material la forma de clasificarlo.

Cabe señalar que existen casos en dónde se observan intergradaciones pero que no dependen de un cambio en la categoría etológica, sino que son variantes del mismo comportamiento registrado en distintos sustratos (Braddy, 1998, p 95; Knaust, 2012; Fernández et al., 2018) y, por lo tanto, no son trazas fósiles compuestas, *sensu stricto*. A este tipo de trazas fósiles se las denomina combinadas, y hacen referencia a distintos productores en distintos tiempos e icnotaxonómicamente son independientes (Bertling et al., 2006, 2022).

3.1.1.5. Material tipo: clasificaciones y acciones nomenclatoriales

El material tipo adquiere importancia exclusivamente a nivel nomenclatorial, ya que dicho material representa las características diagnósticas del icnotaxón, y debe reflejar conceptualmente la asignación nomenclatorial del autor del icnotaxón. Es por esto que es importante su elección y se sugiere sea el material más completo posible, aunque puede ser una parte de él, ya que existen casos de recuperación incompleta. La asignación del material tipo, es una acción nomenclatorial con lo cual también se encuentra bajo las normas del CINZ.

Las icnoespecies requieren la designación de ejemplar(es) tipo(s), depositado(s) en una colección que asegure su conservación CINZ (1999, Art. 16.4). Es por esto que además del ejemplar en sí mismo deben darse datos sobre sus datos de identificación como ser el lugar donde se halla alojado, el número de colección, localidad, etc. Existen diferentes categorías de material tipo que son aquellos que portadores de nombre de

acuerdo a la jerarquía icnotaxonómica a la que se refiera. Como se ha mencionado previamente, en el caso de la creación de un icnogénero, éste debe estar acompañado además de su diagnosis, por su icnoespecie tipo. En el caso de las icnoespecies, el material tipo se refiere a ejemplares que son portadores del nombre, los cuales presentan distintas categorías, dentro de las cuales se incluyen:

- **Holotipo:** “es el ejemplar único sobre el que se basa un nuevo taxón nominal de nivel de especie en la publicación original”. Una vez designado el mismo, automáticamente quedan fijados como paratipos el resto de los ejemplares sobre los cuales se basó el autor para crear una nueva icnoespecie (CINZ, 1999, Art.72.3.5).
- **Sintipos:** tipo múltiple, todos equivalentes.
- **Lectotipo:** este material tipo es asignado en el caso de que el autor de la descripción original no eligió un holotipo (práctica común hasta mediados del siglo XX), cualquier autor posterior debe realizar la acción nomenclatorial de designar explícitamente entre los sintipos un ejemplar único que se convierte en el ejemplar típico de la especie (ejemplar o ilustración), este recibe el nombre de lectotipo. El mismo es equivalente al holotipo cuando no hubo designación original. En el caso de que existan más ejemplares los restantes se convierten en Paralectotipo.
- **Neotipo:** Es un ejemplar designado con posterioridad a la descripción de la icnoespecie, ante la necesidad de fijar su identidad, en el caso de la inexistencia de material original. Esta acción nomenclatorial debe estar justificada ya que este ejemplar sustituirá a holotipo, al lectotipo o los sintipos. Para estos casos el CINZ da indicaciones para asegurar cuál es el ejemplar más correcto de ser asignado. Es recomendable que sean ejemplares estudiados por el autor de la icnoespecie, debe ser equivalente al Holotipo, no puede ser múltiple, debe ser identificado en forma inequívoca y ser depositado en un lugar que asegure su conservación. Es recomendable que sea de una localidad lo más cercana

posible a la localidad original. Cabe señalar que la designación de neotipos para taxones ampliamente conocidos y sin problemas taxonómicos que las justifiquen no tienen validez, requieren de la aprobación la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Existen también otras categorías de material tipos que no son portadores de nombre como, por ejemplo:

- **Paratipo:** acompañan al tipo portador de nombre, pero no lo reemplazan.
- **Paralectotipo:** son aquellos ejemplares que acompañan al lectotipo.

Además de esta clasificación existe otra asociada al material tipo o a ejemplares observados por el autor de la icnoespecie pero que no tiene valor nomenclatorial sin embargo algunos presentan valor icnotaxonómico. Un caso son los ejemplares identificados como de esa icnoespecie por el autor del nombre de la icnoespecie son los que se conocen como **Metatipos**. Otro caso es el lugar de proveniencia del material tipo que se denomina **Localidad tipo** y/o **Estrato tipo**.

Aquellas estructuras fósiles que no han sido reconocidas originalmente como trazas fósiles presentan problemas relacionados por un lado con las diagnósis originales como se mencionó en el apartado anterior, y por el otro en la asignación de materiales tipo (Bertling, 2007). El espécimen tipo puede haberse perdido o no estar indicado dentro de un conjunto de ejemplares idénticos, o puede que no muestre los criterios considerados diagnósticos hoy en día. En particular, en el caso de que el espécimen tipo esté perdido, la solución es aclarar la situación y puede sustituirse por un nuevo espécimen cuidadosamente seleccionado, según las normas del código. Este podría ser un neotipo, o un lectotipo. Esta acción nomenclatorial no es necesaria si los ejemplares pueden identificarse correctamente con la descripción original entonces el hecho de que no haya tipo carece de importancia.

3.2. Icnología en la Formación Río Seco de los Castaños: Antecedentes

3.2.1. Generalidades

La Formación Río Seco de los Castaños en esta Tesis ha sido estudiada en varias localidades (Figs. 1.1, 2.1A) y presenta diferencias en la composición icnofaunística entre algunas de ellas. En las Localidades 1 y 3 se han mencionado en la literatura la presencia de *Nereites* e icnogéneros de “tipo *Nereites*” (Criado Roque y Ibáñez, 1979; Poiré et al., 2002; Manassero et al., 2005). En la Localidad 1, la presencia de bioturbación fue señalada en un perfil sedimentario, pero no fueron distinguidos los icnotaxones (Manassero et al., 2009, fig 5a). El contenido icnológico de la Localidad 1 fue asignado a la Icnofacies de *Nereites*, aunque los icnotaxones no fueron descriptos ni ilustrados (Manassero et al., 2005). Luego, esta misma localidad fue asignada a la Icnofacies de *Nereites–Mermia* (Manassero et al., 2009). Por otro lado, la Localidad 4, en particular en Agua del Blanco, se menciona la abundancia de “rastros de vermes” y “tubícolas indeterminables” (Criado Roque, 1972; Di Persia, 1972; Nuñez, 1976; Criado Roque y Ibáñez, 1979). Y, posteriormente, se reconocieron 9 icnotaxones (Tabla 3.3), los cuales fueron asignados a la Icnofacies de *Cruziana* (Poiré et al., 2002).

Los estudios de icnológicos más detallados hasta el momento fueron llevados a cabo en las Localidades 1 y 3, en donde se reconocieron 14 icnotaxones (Heredia, 2015; Pazos et al., 2015a; b). En estos trabajos se describieron con criterio icnotaxonómico a los icnotaxones por primera vez en estas localidades. Es en esta Tesis se reconocieron los icnotaxones descriptos previamente y se confirmaron algunos de los registros que estaban en duda (Tabla 3.3). Además de la mención y descripción de nuevos icnotaxones, se contextualizará al contenido icnológico en sentido estratigráfico y sedimentológico. Resultados parciales de esta sección fueron publicados en Gutiérrez et al. (2021a; b) en donde se registraron 14 icnotaxones. En

este trabajo se reconocieron icnogéneros mencionados para la Localidad 1, por primera vez en la Localidad 2 como por ejemplo *Dictyodora atuelica* Pazos et al. 2015b, *Dictyodora scotica* M'Coy 1851, *Gordia* isp., *Helminthoidichnites* isp., *Nereites missouriensis* Weller 1899, and *Zoophycos* isp. Nuevos icnotaxones fueron reconocidos para la unidad como ser: *Chondrites intricatus* Brongniart, 1823, *Chondrites targionii* Brongniart, 1828, *Chondrites?* isp., *Dictyodora zimmermanni* Hundt, 1913 y formas similares a *Dictyodora liebeana* (Gutiérrez et al., 2021b, fig 8).

Además, en la unidad se reconocieron casos de intergradación entre *Nereites missouriensis* con *Nereites jacksoni* Emmons, 1844 (Gutiérrez et al., 2021b, fig 8a) Asimismo, transiciones en *Dictyodora* fueron reconocidas como por ejemplo *Dictyodora scotica* con *D. atuelica* y con *Dictyodora tenuis* M'Coy, 1851 (Gutiérrez et al., 2021b, fig 8b).

En las secciones siguientes de este Capítulo se desarrollarán en mayor detalle algunos de los icnogéneros relevantes en el sentido de abundancia y diversidad, como ser *Dictyodora* (**Sección 3.3**), *Nereites* (**Sección 3.4**), *Chondrites* (**Sección 3.5**) y, por último, *Zoophycos* (**Sección 3.6**). Se describen en este orden según su abundancia. El resto de los icnotaxones que se hallaron son descriptos en la **Sección 3.7**. La decisión de esto se debe a que además de la abundancia y diversidad de los icnogéneros descriptos en mayor detalle son claves debido a la información que aportan en las discusiones a nivel paleoambiental, etológicas y de Icnofacies.

Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico tardío—Devónico temprano)

		Localidad 1		Localidad 2		Localidad 3		Localidad 4
Icnogéneros	Icnoespecies	Antecedentes	Aportando en esta tesis	Antecedentes	Aportado en esta tesis	Antecedentes	Aportando en esta tesis	Antecedentes
<i>Arenicolites</i>	<i>Arenicolites</i> isp.							X
<i>Artrophycus</i>	<i>Artrophycus</i> isp.				?			
<i>Bergaueria</i>	<i>Bergaueria</i> isp.							X
<i>Caridolites</i>	<i>Caridolites</i> isp.	X						
<i>Cochlichnus</i>	<i>Cochlichnus</i> isp.							X
<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		X		?		X	
	<i>C. intricatus</i>		X				X	
	<i>C. targionii</i>		X		X			
<i>Cruziana</i>	<i>Cruziana</i> isp.							X
<i>Diplichnites</i>	<i>Diplichnites</i> isp.	?				X		
<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	X		X		X	
	<i>D. atuelica</i>	X	X		X		X	
	<i>D. liebeana</i>		?			?	?	
	<i>D. scofica</i>	X	X		X		X	
	<i>D. silurica</i>		X		X			
	<i>D. tenuis</i>	X	X					
	<i>D. zimmermanni</i>		X				X	
<i>Gordia</i>	<i>Gordia</i> isp.	X	X				X	X
<i>Helminthoidichnites</i>	<i>Helminthoidichnites</i> isp.	X	X					
<i>Mammlichnis</i>	<i>Mammlichnis</i> isp.							X
<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.	X	X		X	X	X	
	<i>N. cambrensis</i>	cf.	X				X	
	<i>N. irregularis</i>	?	X				X	
	<i>N. jacksoni</i>	X	X				X	
	<i>N. macleayii</i>	X	X	X			X	
	<i>N. missouriensis</i>	X	X		X		X	
	<i>N. pugnus</i>	X	X				X	
<i>Palaeophycus</i>	<i>Palaeophycus</i> isp.							X
<i>Phycodes</i>	<i>Phycodes</i> isp.							X
<i>Rhizocorallium</i>	<i>R. commune?</i>		X					
<i>Rusophycus</i>	<i>Rusophycus</i> isp.							X
<i>Taenidium</i>	<i>Taenidium</i> isp.	X	X		X			
<i>Teichichnus</i>	<i>Teichichnus</i> isp.							X
<i>Thalassinoides</i>	<i>Thalassinoides</i> isp.		X					
<i>Undichnia</i>	<i>Undichnia</i> isp.		?					
<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.	X	X				X	

Tabla 3.3. Registros de icnotaxones en las distintas localidades de la Formación Río Seco de los Castaños. Los antecedentes fueron tomados de la literatura citada en la **Sección 3.2.**

3.3. El icnogénero *Dictyodora* Weiss 1884a

3.3.1. Introducción

Dictyodora es una traza fósil compleja, característica del Paleozoico, que se desarrolla tridimensionalmente. Se registra sin dudas desde el Ordovícico tanto en depósitos marinos someros como profundos (ej., Mikuláš, 1993; Jensen et al., 2016), aunque se han asignados ejemplares a este icnogénero con duda en depósitos marinos someros del Cámbrico temprano (Stachacz, 2012). En depósitos del Paleozoico medio en facies de plataforma se lo encuentra únicamente de Argentina (De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015a; b; Gutiérrez et al., 2021), mientras que la mayoría de los registros a nivel mundial se encuentran en zonas batiales (Fig. 3.1, ej., Benton y Trewin, 1980; Yang y Hu, 1992; Orr, 1995; Orr y Pickerill, 1995; Smelror et al., 2022). Históricamente, *Dictyodora* es un icnofósil que ha sido reconocido y estudiado en las características “facies del culm” del Paleozoico europeo (Alemania: Benton, 1982a; b; Islas Baleares: Orr, 1994; Orr et al., 1996; República Checa: Mikuláš et al., 2002, 2004; Bábek et al., 2004; Austria e Italia: Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Polonia: Muszer y Uglik, 2013; Kováček y Lehotský, 2016; Muszer, 2020a; b). Además, ha sido utilizado como indicador icnoestratigráfico hasta que su utilidad fue puesta en discusión (Pazos et al., 2015b; ver **Sección 3.3.11**). En las unidades carboníferas, se ha registrado sólo en Laurentia tanto en ambientes de aguas profundas, incluyendo zonas batiales (Benton, 1982a; Mikuláš et al., 2004; Baucon y Neto de Carvalho, 2008) como en sucesiones de prodelta (Muszer, 2020b). En unidades pérmicas, se registra únicamente en depósitos de aguas profundas de China (Fig. 3.1; Zhang et al., 2020).

La mayoría de las icnoespecies de *Dictyodora* fueron definidas y documentadas primero en Laurentia (Alemania, Canadá, Escocia, España, Estados Unidos, Polonia, Portugal, Reino Unido, República Checa). En el margen occidental de Gondwana se

reportan escasos registros, particularmente en las cuencas Siluro—Devónicas del terreno de Cuyania, pero en ellos se registran la mayoría de las icnoespecies y ha sido definida una nueva (De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015a; b; Gutiérrez et al., 2021b). Por otro lado, en el Paleotetis, sólo se registra y se define una única icnoespecie en los yacimientos de China (Fig. 3.1; Yang y Hu, 1992).

Se ha interpretado a *Dictyodora* como una traza fósil producto de la exploración de materia orgánica de un animal infaunal que utiliza complejas estrategias de forrajeo, donde el productor tiene la habilidad de migrar a diferentes niveles estratinómicos (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982b; a; Neto de Carvalho, 2001; Pazos et al., 2015b). El productor podría explotar sistemática y eficientemente los recursos alimenticios en un área determinada (Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Zhang et al., 2020).

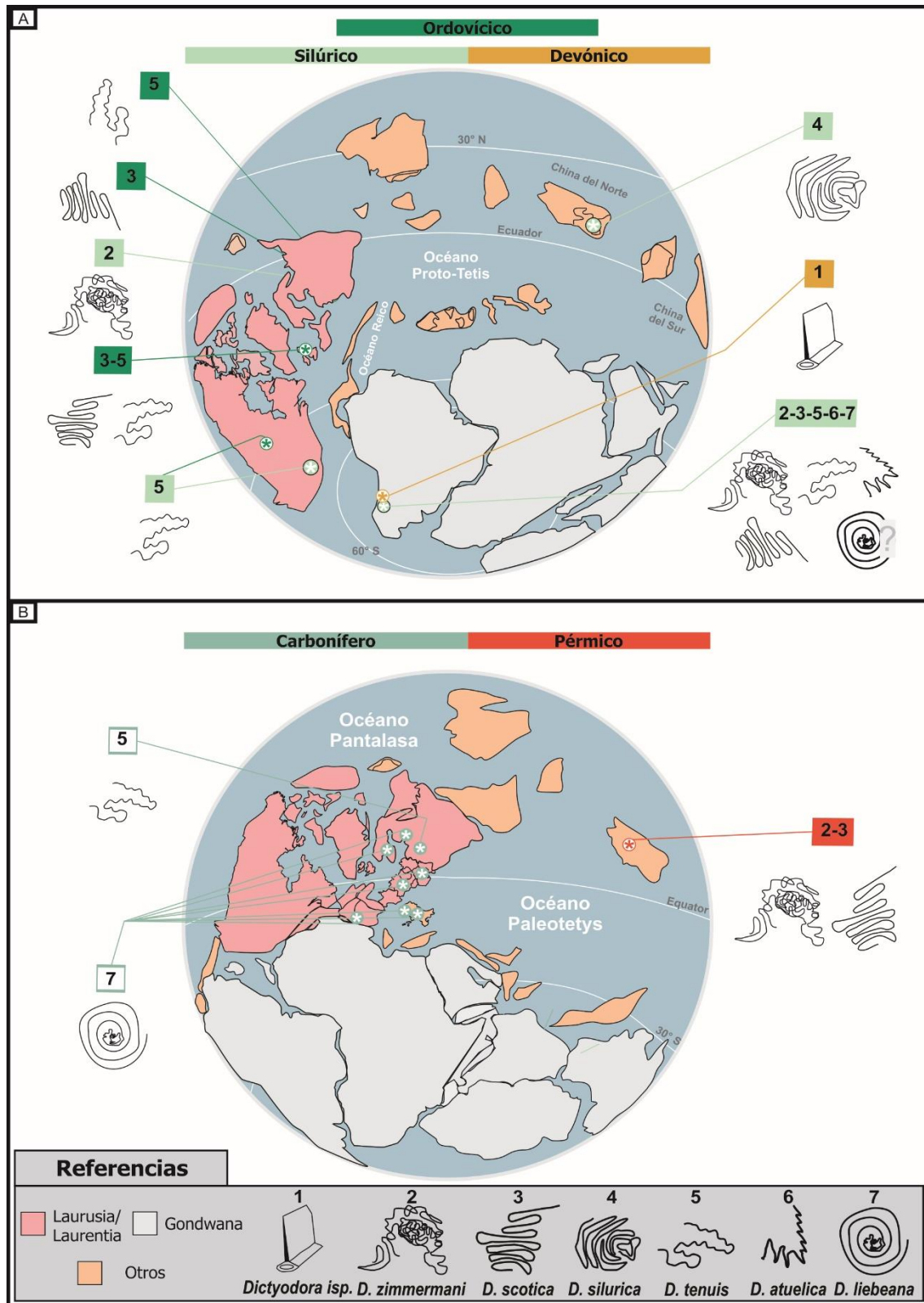


Figura 3.1. Reconstrucciones paleogeográficas modificadas de (Ruban et al., 2007, figs 7,9) con registros de las icnoespecies de *Dictydora*. Cada color del rectángulo representa la edad de los registros, y cada número se corresponde con la icnoespecie de *Dictydora* que figura abajo en las referencias de la figura. Las reconstrucciones del icnogénero e icnoespecies fueron modificadas de trabajos previos (Benton y Trewin, 1980, fig 1B; Pazos et al., 2015b, fig 4). A) Paleogeografía del Devónico Temprano con los

registros del Ordovícico (Delgado, 1910; Benton, 1982b; Pickerill et al., 1987; Mikuláš, 1993; Orr, 1996; Chlupáč, 1997; Orr y Howe, 1999; Neto de Carvalho, 2001; Uchman et al., 2005; Reynolds, 2015; Jensen et al., 2016; Smelror et al., 2022), Silúrico (Emmons, 1844, 1855; Hundt, 1912, 1913; Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982b; a; Pickerill et al., 1987; McCann, 1990; Crimes y Crossley, 1991; Yang y Hu, 1992; McCann, 1993; Orr, 1995; Orr y Pickerill, 1995; Chowns y Rindsberg, 2015) y Devónico (De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015b; a; Gutiérrez et al., 2021b; a). B) Paleogeografía del Carbonífero tardío con los registros del Carbonífero (Nathorst, 1881; Zimmermann, 1889, 1891, 1892; Rauff, 1892; Veselinović, 1958; Kostić et al., 1976; Pek et al., 1978; Benton, 1982a; Stepanek y Geyer, 1989; Orr, 1994; Orr et al., 1996; Bábek et al., 2004; Mikuláš et al., 2004; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Kováček y Lehotský, 2016; Lehotský, 2016; Muszer, 2020b; a; Radonjić, 2020) y del Pérmico (Zhang et al., 2020).

3.3.2. Sistemática: reseña histórica y desafíos

El material que actualmente se reconoce como *Dictyodora* fue originalmente hallado en Turingia (Alemania). Fue descrito e interpretado como una nueva especie de planta y asignado con duda dentro del género *Dictyophyton* Hall, nombrándolo *Dictyophyton liebeanum* Geinitz, 1867a (Fig. 3.2A). Ha sido descrita con caracteres morfológicos tales como ser un cuerpo plegado en forma de abanico con estructuras longitudinales y transversales finas (las cuales se interpretaron originalmente como líneas de crecimiento), así como también su forma tridimensional (Geinitz, 1867b; a; Geinitz y Liebe, 1867). Estos primeros estudios ilustraron además otros taxones que posteriormente fueron incluidos en *Dictyodora*. Algunos de estos materiales se alojan en el Museo de Historia Natural de Gera (Alemania) mientras otros como el material tipo fue perdido durante la segunda guerra mundial (Pfeiffer, 1968, p 656; Fig. 3.2B—E). En las descripciones originales se puntualizó que se preservaban en ángulo con respecto al plano de estratificación, y se describió al cuerpo (sic) en distintas capas con forma de banda angosta o en forma de abanico con pliegues entrelazados. Posteriormente, con la observación de otros especímenes y al aumentar la cantidad de ejemplares analizados que pertenecían sin duda alguna a un mismo grupo, pero que, sin embargo, presentaban

características diferentes a *Dictyophyton*, se creó el nuevo género *Dictyodora* (Weiss, 1884a). En la primera descripción del icnogénero se mencionaron las justificaciones de la creación de este, nombrando las diferencias ya mencionadas por Hans Bruno Geinitz cuando creó a la icnoespecie *liebeanum* (Geinitz, 1867a), y adicionando otras nuevas; aunque la descripción fue escueta (Weiss, 1884a). Posteriormente, como se estilaba hacer después de la primera descripción, hubo una segunda descripción (Weiss, 1884b). Este trabajo publicado en el mismo año y poco citado en trabajos posteriores, detalló de manera exhaustiva tanto las características del icnogénero *Dictyodora*, como sus preservaciones, y discutió su afinidad biológica, además de ilustrarlo (Weiss, 1884b; Fig. 3.3). Cabe señal que el material no sólo fue analizado y discutido por el creador del icnogénero, sino que estuvo de acuerdo con otros investigadores como el Profesor Karl Theodor Liebe, quién realizó las hojas geológicas de la zona y descubrió el material que Geinitz asignó a *Dictyophyton liebeanum*, y con otro investigador (Dr. Ernst Zimmermann). Estos últimos investigadores habían examinado este tipo de especímenes, pero del Carbonífero en Turingia (Alemania), y le comunicaron sus conclusiones a Weiss (Weiss, 1884b). Allí, se describen características morfológicas como ser un cuerpo (sic) plano plegado que cuando se comprime presenta forma de abanico. La superficie del cuerpo se ensancha hacia la parte superior, finalizando en forma recta a veces con un borde en forma de perla (ver orientación en Fig. 3.3E). El tamaño del cuerpo es pequeño, de hasta 1 milímetro. La superficie presenta en ambos lados radiantes (sic), casi paralelas líneas longitudinales interpretadas como costillas finas cuyo número no es constante entre especímenes. Presentan morfologías variadas del “cuerpo/cinta” como ser una línea muy compleja, cuyo curso es muy variable y difiere en cada espécimen, desde cerrado y meandroso, a abierto, con extremos muy separados entre sí, y total a parcialmente espiralado, sin entrecruzamiento y sin siquiera estar en contacto. Presenta también, una parte del cuerpo

redondeada ya sea bulbosa o abultada. Además, explicita que existe un gran número de ejemplares y que adquieren un aspecto bastante diferente según el tipo de preservación pero que conservan la característica común en la expresión superficial (epichnia). La forma de la estructura tridimensional es fuertemente curvada, casi cerrada. La comparación morfológica permitió discutir su similitud con ciertas huellas de gusanos, aunque las descarta, y las relaciona con algas, si bien sostiene que las estructuras que presenta son problemáticas para su interpretación. La altura total de la pared o de la superficie similar a la piel (sic) no es considerable; si bien puede superar los 16 centímetros, no es lo frecuente (Weiss, 1884b).

Dictyodora fue mencionado, descripto y graficado o ilustrado en numerosos trabajos clásicos del siglo XIX (Macleay, 1839; Emmons, 1844, 1855; M' Coy, 1851a; b; Nathorst, 1881; Zimmermann, 1889, 1891, 1892; Rauff, 1892). A su vez, algunos de los investigadores británicos describen e ilustran diversos ejemplares interpretados como animales blandos y vermiformes (Macleay, 1839), con los cuales se crearon nuevos icnotaxones como *Nereites*, *Myrianites* y *Nemertites* (Macleay, 1839; Murchison, 1839; Emmons, 1844, 1855; M' Coy, 1851a) que se encuentran morfológicamente relacionados con *Dictyodora*, como se verá más adelante. En estos trabajos se describen casos en los que el supuesto gusano, antes de enroscarse, se mueve con dificultad a través del "barro" (Macleay, 1839, p 700).

Una de las primeras revisiones del icnogénero del siglo XIX fue llevada a cabo por Zimmerman (1889, 1891, 1892), quien también recolectó nuevos especímenes y fue el primero en describir y marcar la similitud de *Dictyodora* con *Nemertites* y *Myrianites* (actualmente en sinonimia con *Nereites*, ej., Orr y Pickerill, 1995; Uchman, 1995) e interpretar por primera vez al icnogénero como posibles "huellas de gusanos", aunque previamente la había asignado a conuláridos (Zimmermann, 1889). Anteriormente, ya se

había interpretado a otras estructuras como *Crossopodia*, *Myrianites* o *Nemertites* como icnofósiles en lugar de fucoides (algas) (Nicholson, 1873; Nicholson y Etheridge, 1880). Los trabajos de Zimmermann (1889, 1891, 1892) ampliaron las características de *Dictyodora* incorporando diferentes morfologías de tipo serpentinas, y líneas sinuosas que podrían formar parte de una estructura espiralada, enfatizando el carácter tridimensional del icnogénero. Estos trabajos comparan a *Dictyodora* con icnotaxones pre-carboníferos descritos en el Reino Unido que presentan características y patrones de giros similares, como *Nereites loomisi* Emmons. También explicitan que, al igual que ocurre con otros ejemplares del Reino Unido (*Crossopodia*, *Myrianites*, *Nemertites*), varios ejemplares del Carbonífero europeo asignados a *Dictyodora* representarían distintas partes de una misma estructura. Esto es explicitado en la descripción de una figura donde se encuentra *Dictyodora liebeana* en relación continua con *Palaeochorda marina* y con *Crossopodia* (Zimmermann, 1892, pp 62-63; Fig. 3.4).

A comienzos del siglo XX se destacan varios trabajos como el de Delgado (1910) quién estudia material de Portugal y lo asigna a icnogéneros tales como como *Nereites*, *Myrianites*, y *Crossopodia*, entre otros; dentro de éstos, se observaron especímenes definidos como “ciertamente *Dictyodora*” (Benton y Trewin, 1980, p 503) y que, posteriormente, han sido sinonimizados con este icnogénero (Neto de Carvalho, 2001). Asimismo, existen otros trabajos cuyas descripciones, discusiones, sinonimias e interpretaciones sobre el origen y la evolución de *Dictyodora* han sido muy detallados y engloban, en algunos casos, lo propuesto por estudios previos (ej., Korn, 1929; Abel, 1935; Seilacher, 1955, 1967a; b, 1974; Pfeiffer, 1959, 1968; Häntzschel, 1962, 1975; Müller, 1962, 1971). Se destaca en particular el trabajo de Pfeiffer (1968) quién revisó el material de *Dictyodora liebeana* (sic) -especie tipo- y destaca que los especímenes estudiados por Zimmerman fueron conservados, no ocurriendo lo mismo con otros

materiales estudiados previamente a 1945 debido a las sucesivas guerras. Este punto en particular será abordado en la **Sección 3.3.7**.

La última diagnosis enmendada de *Dictyodora* fue propuesta por Häntzschel (1975), aunque no sin errores (Benton y Trewin, 1980, p 503). En las referencias bibliográficas figura el trabajo mencionado previamente de Weiss (1884b), pero no lo cita en la descripción del icnogénero, ni tampoco cuando se incluyen otros trabajos de obligada referencia en estudios del icnogénero *Dictyodora*. De acuerdo con esta última diagnosis, *Dictyodora* incluye estructuras tridimensionales complejas con *spreiten*, irregularmente cónicas y verticales con respecto al plano de estratificación. El ápice del cono se dirige hacia arriba, el *spreite* es muy fino, presentando una superficie exterior delicadamente estriada y “plegada”, la cual puede entrecruzarse consigo misma generando estructuras en forma de medialuna cuando se la observa en corte transversal. En los planos de estratificación, la estructura se presenta como un espiral o meandros en forma de "banda", que se corresponde con la intersección del *spreite* verticalmente con los planos paralelos a la estratificación. El margen inferior es subhorizontal y grueso, presentando forma de tubo con almohadillas (Fig. 3.5). A esta información presentada en Häntzschel (1975) se le agrega una altura máxima de 25 mm (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a). Además de los caracteres que describe, Häntzschel (1975) agrega el modelo de evolución morfológica de la estructura de *Dictyodora* propuesta por Seilacher (1967, p 78) quién postuló que se encontraba relacionada con el incremento del tamaño de sifones, estructuras que interpreta debería tener el productor del icnogénero. Seilacher (1967) también modeliza el inicio de la construcción de la estructura desde un nivel superior, en el cual el productor desciende con fines de alimentación a lo largo de un camino en forma de tirabuzón (*corkscrew*) hacia niveles más profundos (inferiores), en donde luego continúa alimentándose de forma serpenteante de manera restringida. Sin

embargo, Häntzschel (1975, p W61) pone en duda la presencia de sifones en un posible productor (desconocido) e invita a leer las discusiones y postulados de trabajos anteriores con respecto a este punto. Las características descriptivas de los trabajos mencionados y, en combinación con el estudio de nuevos especímenes, fueron recopiladas y revisadas por Benton y Trewin (1980) y Benton (1982a; b), los que se convirtieron en los trabajos de referencia en las características descriptivas relevantes y en las discusiones icnotaxonómicas *a posteriori*.

Tal como se mencionó anteriormente, *Dictyodora* es una traza compleja y, por ende, diferentes componentes de su estructura se reconocieron históricamente con nombres de otros icnotaxones: diferentes secciones del *spreite* han sido incluidas dentro de *Myrianites* mientras que a los niveles inferiores se los ha incluido dentro de *Crossopodia* o *Nemertites* (ver Benton y Trewin, 1980). Así, especímenes asignados a estos icnogéneros, junto a otros ya mencionados, como el caso del material de *Nereites loomisi* posteriormente se sinonimizaron de manera formal con *Dictyodora* (Orr y Pickerill, 1995).

Cabe señalar que, con posterioridad a la diagnosis de Häntzschel (1975), se añadieron informalmente otras características como, por ejemplo, la dimensión, la forma y el relleno del nivel inferior (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; b; Orr y Pickerill, 1995; Orr et al., 1996; Pazos et al., 2015b; Zhang et al., 2020). Adicionalmente, a las expresiones horizontales del *spreite* de *Dictyodora* (observables en la expresión horizontal de la pared) mencionadas en la diagnosis, se han reconocido otras morfologías tales como horizontales, rectas a irregulares o sistemáticamente serpenteantes, formas espiraladas horizontalmente y/o helicoespirales (Orr y Pickerill, 1995). La expresión principalmente horizontal del *spreite* de *Dictyodora* es el rasgo que se preserva de manera frecuente, con una amplia gama de morfologías que han sido utilizadas para diferenciar

especímenes a nivel icnoespecífico (Pazos et al., 2015b). A pesar de que el *spreite* es un carácter diagnóstico, éste ha recibido diferentes nombres en la literatura tales como: pared vertical estriada (Benton y Trewin, 1980), estructura mural (Orr y Pickerill, 1995), estructura de "pared" estrecha (Orr y Howe, 1999), cortina vertical dorsal de sedimento (Mángano et al., 2003), pared en forma de cresta (Uchman et al., 2005), pared vertical (Pazos et al., 2015a; b), cresta vertical media dorsal (Radonjić, 2020) o snorkel *spreite* (Seilacher, 2007, p 83). Así mismo, el margen inferior o tubo (Häntzschel, 1975; Chowns y Rindsberg, 2015) ha sido denominado cordón inferior (Baucon y Neto de Carvalho, 2008), sección inferior (Pazos et al., 2015a; b) o excavación basal (Benton y Trewin, 1980; Orr y Howe, 1999; Radonjić, 2020). Las diferentes terminologías utilizadas para describir partes de *Dictyodora*, los distintos caracteres diagnósticos, y el hecho de que *Dictyodora* no suele conservarse en su totalidad (aunque existen algunos escasos ejemplos; Orr et al., 1996, fig 7), se asocia con distintos tipos de problemas. Por un lado, a lo largo del tiempo se reconocieron diferentes icnotaxones para diferentes partes de una misma estructura. Por el otro, el reconocimiento de la morfología tridimensional de la estructura completa no existe como carácter diagnóstico. Tal como se menciona en Pazos et al. (2015b) "se carece de una diagnosis clara, completa e inequívoca del icnogénero, pero la pared como parte de la estructura tridimensional es la icnotaxobase más importante".

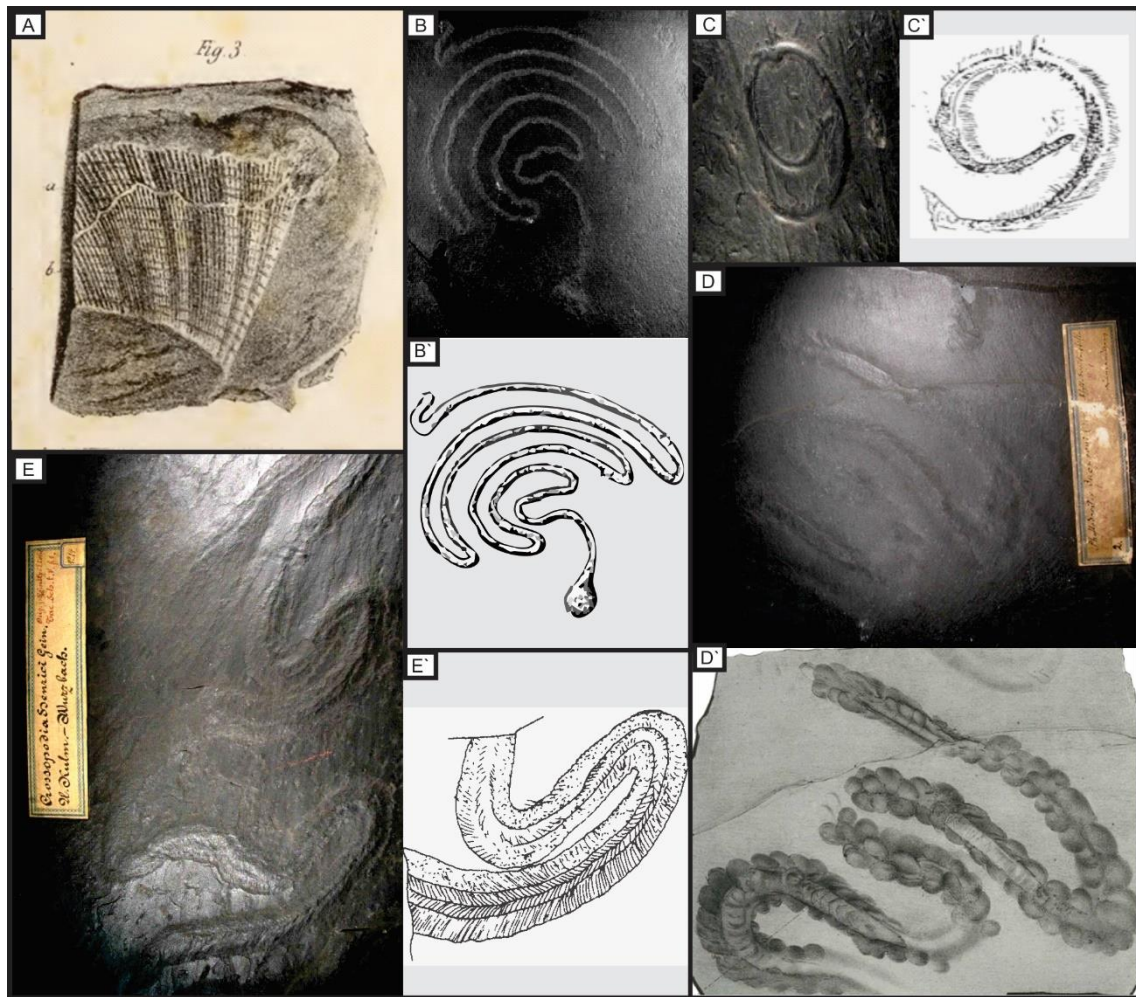


Figura 3.2. A) Ilustración de *Dictyophyton liebeanum* del Carbonífero temprano de Turingia (Alemania), tomada de Geinitz (1867a, Pl. III, fig. 3). B—E) Material e ilustraciones de material estudiado por (Geinitz, 1867b) e ilustrado por Benton (1982a). B) Fotografía del material alojado en el Museo de Historia Natural de Gera (Alemania) con número de colección 9057, figurado como *Palaeochorda marina* (Geinitz, 1867b, fig 6.2). B') Ilustración de dicho material (B) descrito como excavación basal y asignado a *D. liebeana* (Benton, 1982a, fig 7E). C) Fotografía del material alojado en el Museo de Historia Natural de Gera con número de colección 9061, *Palaeochorda spiralis* (Geinitz, 1867b, fig 6.1). C') Ilustración de dicho material (C) interpretada como la porción central de la estructura espiralada de *D. liebeana* (Benton, 1982a, fig 7F). D-D') Fotografía e ilustración del material alojado en Museo de Historia Natural de Gera con número de colección 9058 *Phyllodocites jacksoni* (Geinitz, 1867b, fig 2.1). E) Fotografía del material alojado en el Museo de Historia Natural de Gera con número de colección 9059 *Crossopodia henrici* (Geinitz, 1867b, fig 5.1). E') Ilustración de dicho material (E) descrito como excavación basal y asignado a *D. liebeana* (Benton, 1982a, fig 7C).

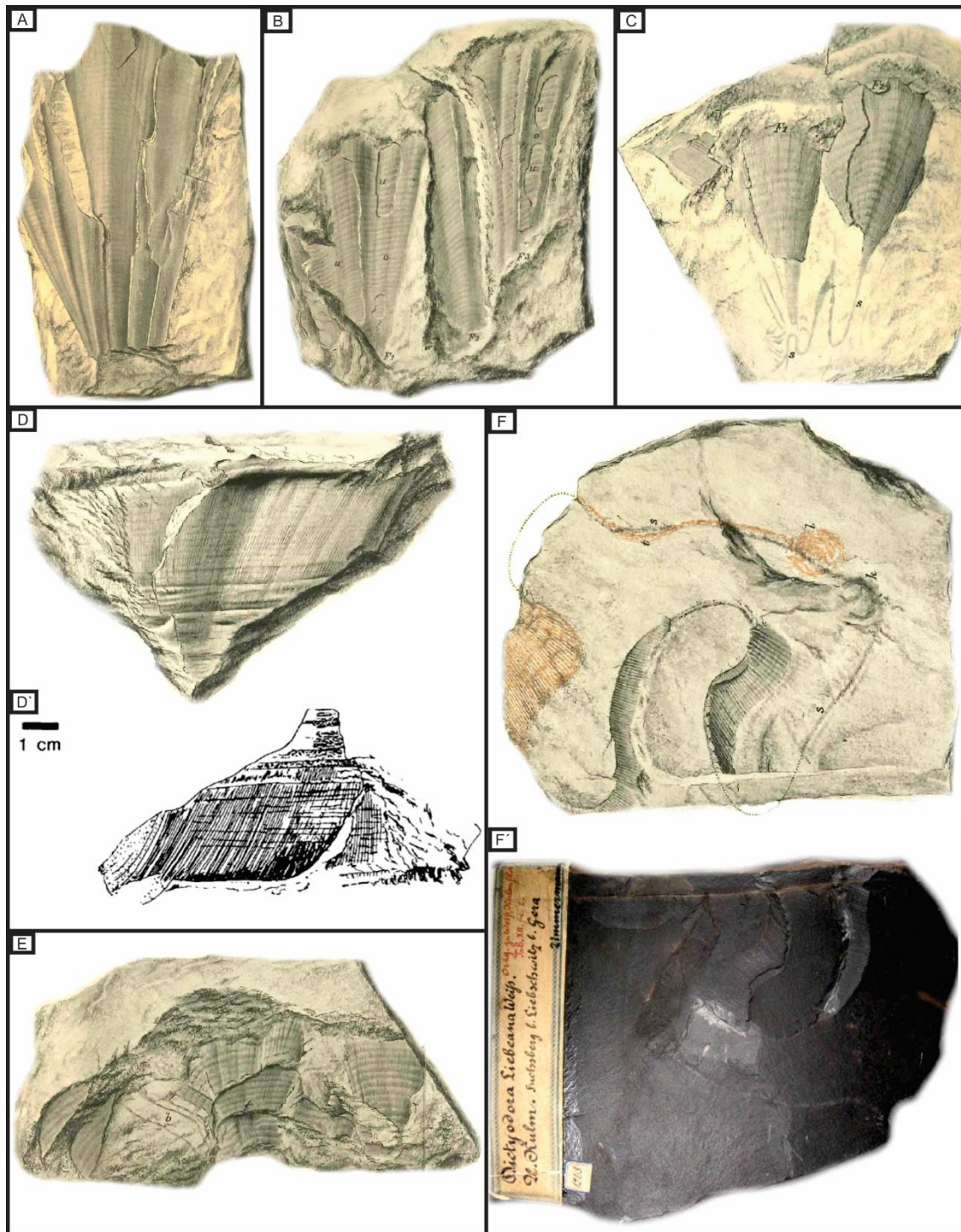


Figura 3.3. Ilustraciones y ejemplares de *Dictyodora liebeana*. A) Ilustración de ejemplar recolectado en Liebschwitz, cerca de Gera, tomada de Weiss (1884b, fig XI). B) Ilustración tomada de Weiss (1884b, pl XII, fig 1) de ejemplar recolectado entre las localidades de Ziegenrück y Liebschwitz. C) Ilustración tomada de Weiss (1884b, pl XII, fig 3) de ejemplar recolectado en Altenbeuthen en la carretera a Linckenmühle al suroeste de Ziegenrück. D) Ilustración tomada de Weiss (1884b, pl XII, fig 5) de ejemplar recolectado en Liebschwitz. D') Figura esquematizada por Benton (1982, fig 7I) en donde orienta al espécimen. E) Ilustración tomada de Weiss (1884b, pl XII, fig 4) de material recolectado en la localidad de Liebschwitz. F) Ilustración tomada de Weiss (1884b, pl XII, fig 2). F') Fotografía del único material original de Weiss

(1884, pl. XII, fig 2) preservado y alojado en el Museo de Historia Natural de Gera con número de colección 8967. El ejemplar fue hallado en las facies del Culm, Formación Oberkulm, Ziegenrück- de edad Carbonífero inferior en Liebschwitz, Fuchsberg (Alemania, Turingia, Gera). Este ejemplar perteneció a la Colección Geológica Estatal de Rutheneum (Geologische Landessammlung Rutheneum) con número 1263 de Zimmermann, tal como se observa en la etiqueta.

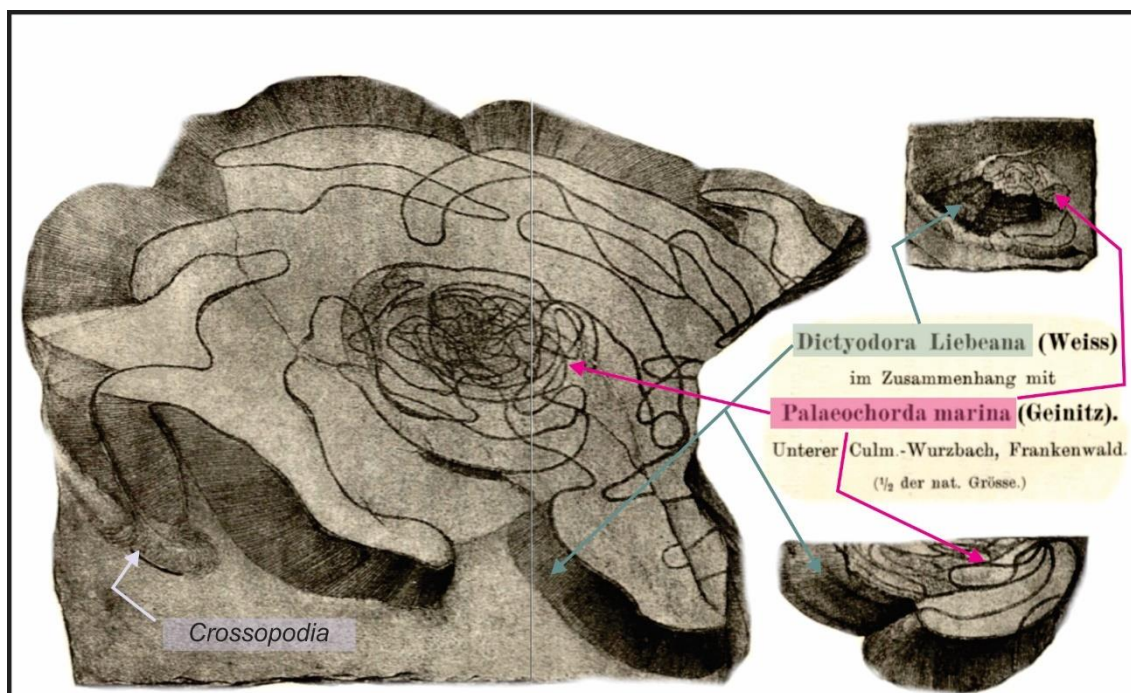


Figura 3.4. Ilustración tomada de Zimmermann (1892, p 62-63) en donde describe a *Dictyodora liebeana* en asociación de continuidad con *Palaeochorda marina* y con *Crossopodia* en el Carbonífero inferior de Wurzbach, Frankenwald en el estado de Turingia (Alemania).

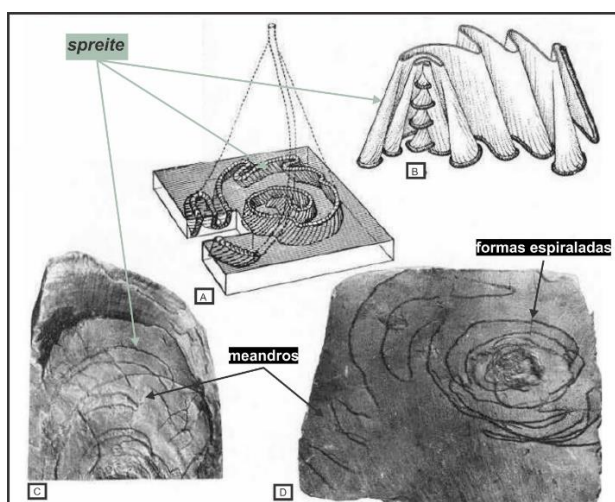


Figura 3.5. Figura tomada de (Häntzschel, 1975, fig 38) donde utiliza modelos y fotografías tomadas de otros: A, B) Modelos de *Dictyodora* propuestos por Seilacher (1955, 1974) C) Fotografía de *D. liebeana* de material del Carbonífero temprano de Abel (1935). D). Fotografía de *D. liebeana* de facies del Culm de Wurzbach (Frankenwald); X0.5 de Müller (1962).

3.3.3. Características morfológicas del icnogénero *Dictyodora* y terminología utilizada en esta Tesis

Como se mencionó anteriormente, *Dictyodora* es una traza fósil compleja que presenta una estructura tridimensional, la cual se compone principalmente en la base de la estructura por una excavación basal y, en posición medial dorsal a ésta presenta *spreite* que se extiende de manera inclinada (40° a 90°) en dirección hacia el tope de la estructura (Figs. 3.6, 3.7). En esta Tesis será utilizado el término *excavación basal*, ya que el uso de “margen inferior” o “tubo” no parece apropiado y, además, no ha sido utilizado en la bibliografía *in extenso*. Asimismo, la utilización del término tubo hace referencia a una única estructura cilíndrica y existen, en algunos casos, estructuras asociadas a ésta y que no necesariamente presentan morfologías cilíndricas en su conjunto, sino más bien lenticulares, ovoides y hasta trilobadas. Para la estructura dorsal a la excavación basal se utilizará el término *spreite*, en primer lugar, porque es el término utilizado en la diagnosis de Häntzschel (1975), pero principalmente porque es un término descriptivo y que señala características de la estructura como ser las delicadas y finas estrías observables en exposiciones verticales laterales. Además, porque es un término que se ha utilizado en la bibliografía extensamente y que, a pesar de ser un rasgo morfológico que se reconoce en varios icnofósiles, es un término descriptivo ostensible. Por último, esta estructura presenta un amplio rango de inclinaciones y no se condice con que se la denomine “una estructura vertical” *sensu stricto*. En definitiva, se considera al *spreite* como la característica diagnóstica más importante del icnogénero (Uchman et al., 2005, p 177).

Si se tiene en cuenta la tridimensionalidad de la traza fósil (excavación basal más *spreite*) la misma por lo general no se preserva de manera completa, no siempre está claro a qué profundidad relativa se intercepta cada parte de la estructura con el plano horizontal, especialmente en el caso del *spreite*. Dicho de otra manera, como consecuencia de su

estructura tridimensional, en los planos horizontales de los distintos niveles se observan diferentes expresiones del mismo componente de la estructura (Figs. 3.6, 3.7). Por consiguiente, se diferenciará y describirá a las estructuras del icnogénero como se detalla a continuación: en la sección más profunda de la traza fósil se encuentra la excavación basal. Por encima de ésta, se encuentra el *spreite* que ocupa niveles intermedios hasta la superficie real o de exposición. En particular, se diferenciarán tres secciones para los posibles múltiples niveles de corte del *spreite* con los planos horizontales: i) una sección inferior, que es la expresión del *spreite* que refleja la posición más cercana a la excavación basal, incluyendo el contacto entre ambas estructuras (Figs. 3.6, 3.8); ii) una sección media que conectará los extremos del *spreite* (sección inferior y el más alejado, Figs. 3.6, 3.8); y, por último, una sección superior que será aquella que se encuentre más cercana al nivel suprayacente de la traza fósil (Figs. 3.6, 3.8). Cabe señalar que el ancho del *spreite* en expresión horizontal de *Dictyodora* aumenta a medida que nos acercamos al punto más profundo de la traza, es decir desde la sección superior a la inferior (Pickerill et al., 1987; Seilacher, 2007). En esta Tesis se distinguirá solamente entre secciones media y superior cuando exista una diferencia del doble en el ancho del *spreite*, cuando se observe un cambio morfológico entre ambas, o cuando se encuentre la excavación basal en conexión.

La excavación basal se encuentra en posición subhorizontal y se reportó con un ancho que varía de 1.2 mm a 15 mm (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; Orr et al., 1996; Chowns y Rindsberg, 2015). La preservación de esta estructura para algunas icnoespecies es poco frecuente (ej., Benton, 1982a, p 118). Benton (1982a, fig 10D) distingue en algunos de los especímenes estudiados por él y en especímenes estudiados por Geinitz (1867a), los cuales incluye en *Dictyodora liebeana*, una morfología trilobada de tipo *Nereites* en la excavación basal, explicitándolo mediante una modificación en la reconstrucción del icnofósil anteriormente ilustrada por Seilacher (1967a, 1974).

Desafortunadamente, en las fotografías del material ilustrado por Benton (1982a) no se distingue esta morfología. A su vez, en la excavación basal Benton (1982a) reconoce marcas laterales levemente curvadas que se encuentran inclinadas a 45° con respecto a la dirección de movimiento y terminan en punta o bien convergen con las marcas adyacentes (Benton, 1982a, p 127).

La excavación basal fue descrita con un relleno masivo o con estructuras de relleno meniscada (Benton, 1982a). Cuando se presentan las últimas, los meniscos individuales son delgados y suavemente curvados de entre 1 y 2 mm de ancho (Benton, 1982a, fig 7C; Orr et al., 1996, fig 7a). Cabe señalar que en los ejemplares en dónde se tomaron la mayoría de estas medidas no fue explicitado si se encontraban en conexión con el *spreite* (Bentony Trewin, 1980; Benton, 1982a).

La sección inferior, aquella en donde se observa la conexión entre la excavación basal y el *spreite*, se puede observar sólo en expresiones verticales u oblicuas, lo cual es poco frecuente (Fig. 3.8; Benton y Trewin, 1980, p 1e,f; Radonjić, 2020, fig 10e; Zhang et al., 2020, fig 5b). El *spreite* presenta exteriormente sets de estrías que se disponen oblicuamente o perpendiculares a la excavación basal (Mikuláš, 1993, fig IV. 5; Orr et al., 1996). En secciones delgadas y bajo el microscopio electrónico de barrido (SEM-EDAX) se observó reorientación de minerales laminados en el límite del *spreite* con la roca hospedante (*sensu* Benton y Trewin, 1980), y un contenido de carbono superior al 18% en peso en comparación con el 1% presente en la roca hospedante (Pazos et al., 2015b, fig 6). Los mapas composicionales de elementos como Mg, O, Si, Al, Fe, K, y Pt muestran que la distribución de los mismos es homogénea entre la pared y la roca (Heredia, 2015, fig 23) o bien que se presenta una mayor concentración de elementos como Mg, Al y Si en la pared mientras que la roca hospedante se encuentra compuesta por granos de sílice con altos contenido en Si y O (Zhang et al., 2020, fig 5E—F).

Las secciones medias y superiores que reflejan las expresiones horizontales del *spreite* son las que mayormente se preservan, con un amplio rango morfológico dependiendo de la sección en la cual se preserven. Generalmente, son estas diferencias morfológicas las que se utilizan para distinguir las icnoespecies (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; b). Las mismas, pueden incluir desde un único orden de meandros regulares hasta dos o más órdenes de meandros, y formas espiraladas. La misma expresión horizontal meandriforme del *spreite* es repetida en los niveles subsecuentes, aunque su ancho disminuye (Seilacher, 2007). Así también se ha utilizado la altura del *spreite* como característica distintiva (Benton y Trewin, 1980). Internamente, e infrecuentemente se han observado estructuras heterogéneas de relleno de tipo chevrones (Nicholson y Etheridge, 1880, pp 307-308).

En esta Tesis se utiliza la terminología señalada en las figuras 3.6 y 3.7 para describir la morfología del *spreite* en niveles horizontales. Asimismo, se describe la morfología de la trayectoria de la traza fósil según se pueda distinguir un curso meandriforme (Fig. 3.7A) o no (Fig. 3.7B). En el caso en que se distingan meandros se diferencian si hay un único orden de sinuosidad o más. En cada orden de sinuosidad se distingue si son regulares o irregulares (Fig. 3.7A). Asimismo, se toman distintas medidas como la distancia entre meandros, la amplitud, la longitud y el ancho tal como se muestra en la figura 3.7A, para ser utilizadas para describir y comparar el material con el ya descrito dado que en la bibliografía se han utilizado términos ambiguos (ej., Seilacher, 1967a; Benton, 1982a; Neto de Carvalho, 2001). Por otro lado, en el caso de que la trayectoria del espécimen no presente un curso meandriforme, para describir el eje de la traza fósil en el plano horizontal se utilizan los siguientes términos: rulo (*loop*) -en el caso en que se observe entrecruzamiento-, y espiral – en el caso en que el eje de la traza fósil

se curve dando vueltas alrededor de un punto hipotético alejándose de él en cada una de las vueltas- (Fig. 3.7B).

Como se mencionó anteriormente, el productor de *Dictyodora* tenía la capacidad de migrar hacia otros niveles estratinómicos con lo cual se complejiza la estructura y su interpretación. Esta tendencia ha sido registrada en varias icnoespecies (Benton, 1982a; b; Neto de Carvalho, 2001; Pazos et al., 2015b). Es por esto por lo que a continuación se detallan los términos que se utilizan en esta Tesis para describir a la estructura cuando cambia de niveles estratinómicos. En el caso más simple, en donde la migración de nivel no produce un entrecruzamiento de la estructura, se podrá evidenciar la migración vertical del productor por la variación en el ancho de la expresión horizontal del *spreite* o por la posición relativa de la excavación basal en el caso de preservarse. Además, la presencia de estructuras circulares conectadas a la traza fósil ha sido interpretadas como terminaciones de la excavación basal, indicando cambios en el nivel estratinómico (Fig. 3.x.8B; Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a). En el caso de que se produzca entrecruzamiento se observará como se ilustra en el espécimen del Ordovícico de Portugal (Neto de Carvalho, 2001, fig 2).

Otro caso es aquel en donde el organismo productor se desplazó (“ascendió/descendió”) a otros niveles estratinómicos de manera espiralada, generándose una estructura de tipo tirabuzón o helicospiral (Benton, 1982a). En este caso se podrán distinguir ciclos en donde, en cada uno de ellos, el *spreite* representaría la parte externa de un cono, e interiormente se encontraría sedimento no modificado por el productor. En este caso se puede preservar el *spreite* junto (o no) con la excavación basal en distinta disposición en los distintos niveles horizontales. En el caso de estructuras con forma helicoidal se observa la morfología tipo cónica en cada ciclo. La excavación basal tiende a “desviarse hacia abajo y hacia el interior en las zonas espiraladas lo que se denomina

un efecto de esquina” producto de que el *spreite* puede acompañar este movimiento (Benton, 1982a, p 128, fig 7b). Mientras que en otros casos mencionados en otro trabajo el *spreite* en los trayectos espiralados se observa oblicuo, pero no se menciona un cambio en la inclinación de la excavación basal (Orr et al., 1996, fig 7f).

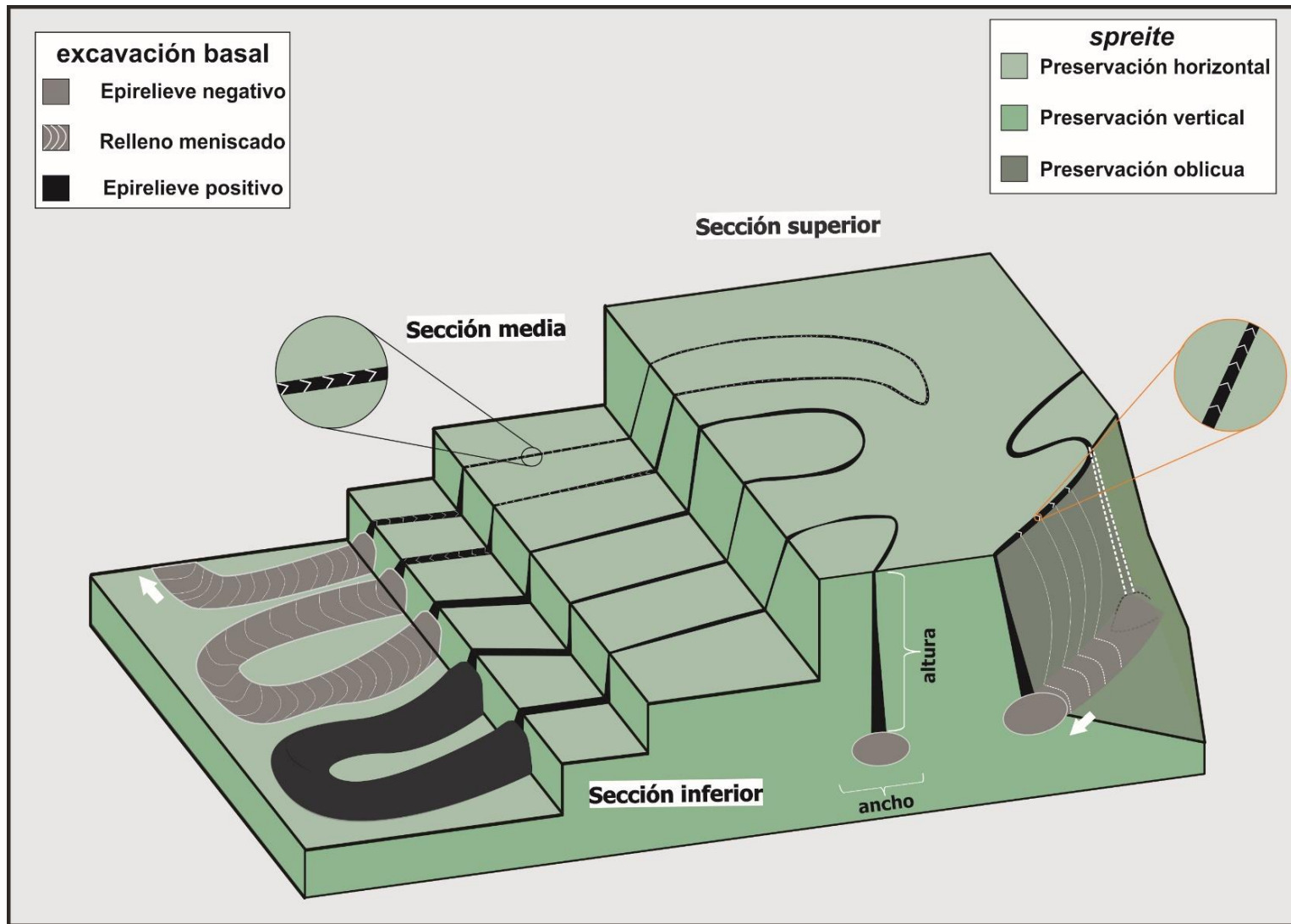


Figura 3.6. Bloque diagrama de *Dictyodora* modificado de (Benton y Trewin, 1980, fig 1C). Se distinguen las distintas expresiones preservacionales del *spreite* y de la excavación basal, junto con la terminología utilizada en esta Tesis

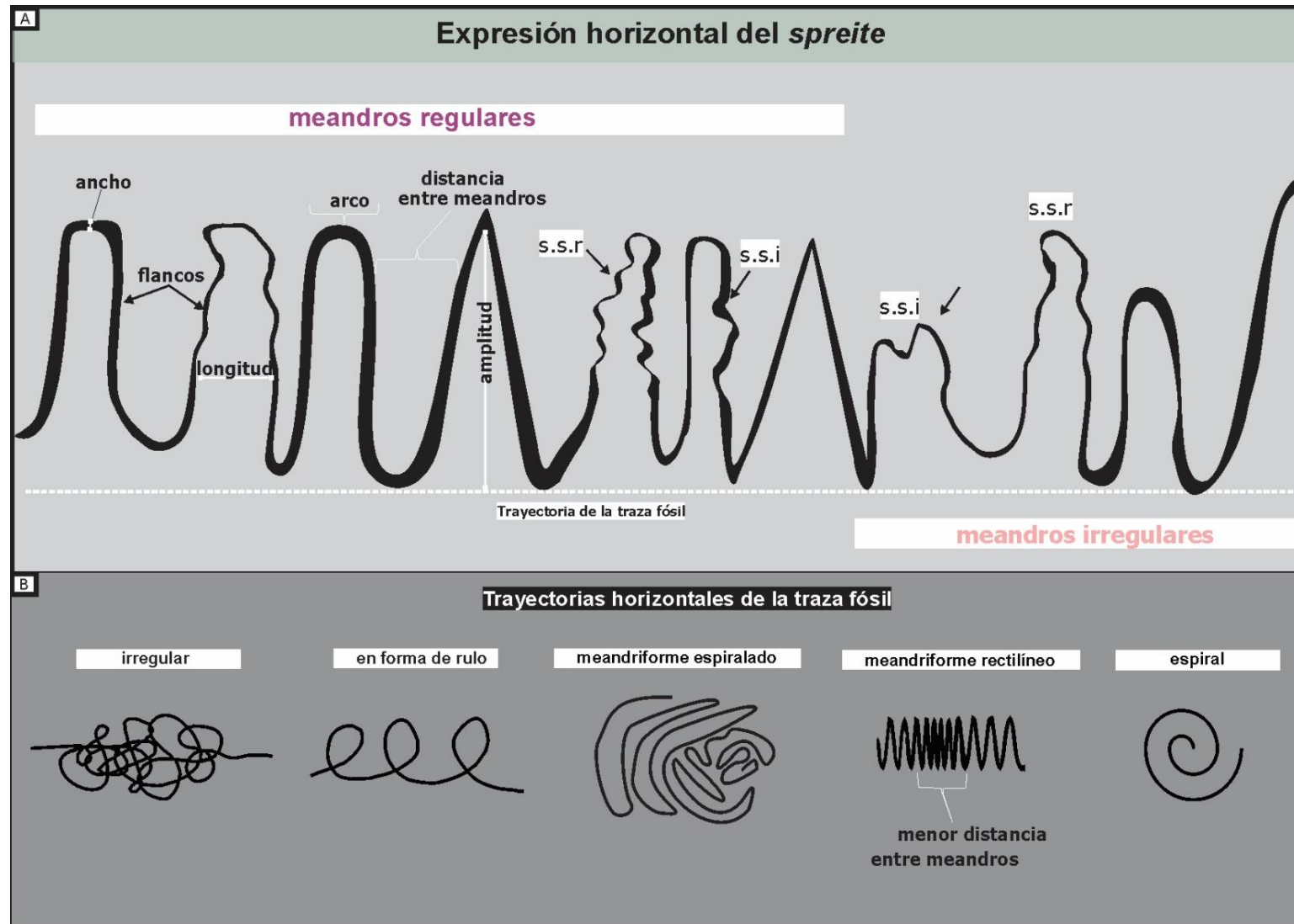


Figura 3.7. A) Expresiones horizontales del *spreite* con la terminología asociada. Abreviaciones: sinuosidad secundaria regular (s.s.r), sinuosidad secundaria irregular (s.s.i).
B) Terminología utilizada para describir la trayectoria horizontal del *spreite*.

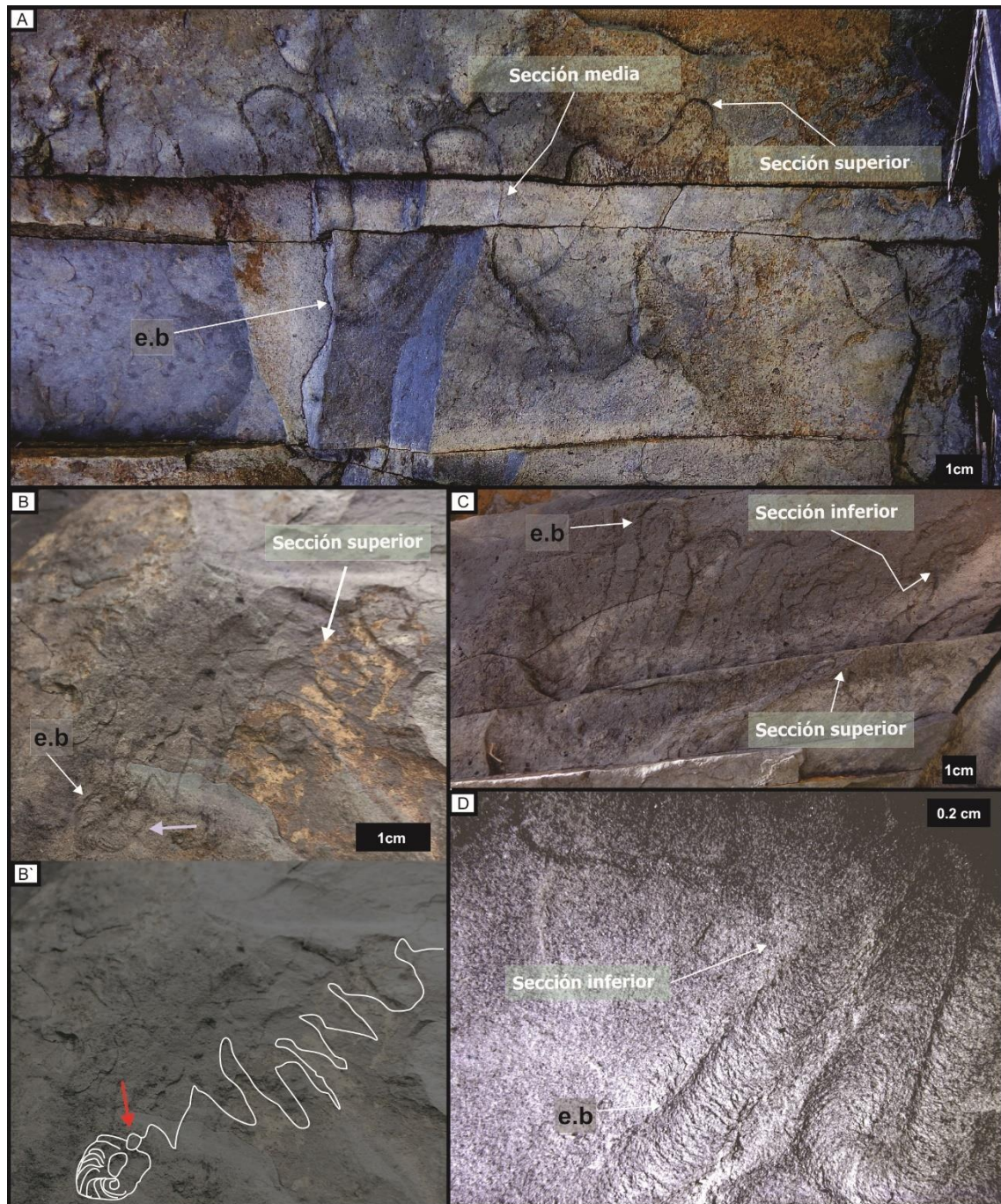


Figura 3.8. A) Fotografía de campo de *Dictyodora* preservada en banco pelítico dentro de intervalo heterolítico en las Facies 2 en la Localidad 1. Presenta una trayectoria meandriforme tanto del *spreite* como de la excavación basal (e.b). Se distinguen las secciones media y superior del *spreite*. B-B') Fotografía del espécimen IANIGLA-Icn 37 donde se observa la excavación basal espiralada con relleno meniscado en conexión con el *spreite* que presenta una trayectoria meandriforme con meandros de arcos en ángulo en la sección superior. En B' se esquematiza la trayectoria. C) *Dictyodora* con una trayectoria meandriforme del *spreite*, preservada en arenisca fina con excavación basal conectada con meandros de arcos redondeados con sinuosidad primaria regular del *spreite*. D) Fotografía tomada con lupa del espécimen IANIGLA-Icn 37 donde se observa la conexión del *spreite* con la excavación basal.

3.3.4. Características a nivel icnoespecífico

Dentro del icnogénero *Dictyodora* se reconocen seis icnoespecies válidas hasta el momento (Pazos et al., 2015b): *Dictyodora atuelica* Pazos et al. 2015b, *Dictyodora liebeana* Geinitz 1867b, *Dictyodora scotica* M'Coy 1851, *Dictyodora silurica* Yang y Hu 1992, *Dictyodora tenuis* M' Coy 1851, y *Dictyodora zimmermanni* Hundt 1913 (Fig. 3.9; Tabla 3.4). Los trabajos taxonómicos más recientes que revisan y realizan acciones nomenclatoriales relacionadas con algunas de estas icnoespecies son los desarrollados por Benton y Trewin (1980) y Benton (1982a), quienes realizan nuevas combinaciones, y revisan el material tipo y ejemplares de las localidades en donde se recolectó el material tipo de *Crossopodia scotica* y *Myrianites tenuis*. Además, el trabajo de Benton (1982a) incluye icnofósiles colectados por él en localidades donde Hundt (1912, 1913), quien crea a *D. zimmermanni*, describe ejemplares colectados y estudiados previamente por A. Auerbach quien lo ubicó en *D. liebeana*. El trabajo donde se define *D. zimmermanni* cuenta con descripciones escuetas e imprecisas y sin las figuras o esquemas (Hundt, 1912, p 93., 1913, p 180-181).

La otra icnoespecie que revisa Benton (1982a) es la icnoespecie tipo, *D. liebeana*, estudiando el material colectado y revisado anteriormente por Pfeiffer (1954, 1959, 1968) quien observó que el material tipo fue perdido, y generó una lista de ejemplares depositados en varios museos de Alemania estudiados previamente por otros autores (Geinitz, 1867a; b; Geinitz y Liebe, 1867; Gümhel, 1879; Weiss, 1884b; Zimmermann, 1889, 1891, 1892). *D. liebeana* es la que presenta los caracteres que fijaron la identidad del icnogénero dentro de los que se encuentran una estructura con *spreiten* compleja (Häntzschel, 1962). Las icnoespecies que fueron reasignadas desde otros icnogéneros como se mencionó anteriormente (**Sección 3.3.2**) incluyen *D. zimmermanni*, *D. scotica*, y *D. tenuis*. Estas icnoespecies fueron definidas antes de las primeras ediciones del

Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, por lo que la mayoría de ellas presentan descripciones "indicativas" para el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999, Art. 16) o descripciones incompletas. En cambio, las establecidas con posterioridad, como *D. silurica* y *D. atuelica*, fueron descriptas y sus respectivos materiales tipo fueron asignados y alojados en el repositorio de la provincia de Sichuan (China) y en el IANIGLA (Argentina), respectivamente.

Hasta el momento no existe un trabajo en el cual las diagnosis se enmienden formal y explícitamente tanto como para el icnogénero como para las icnoespecies. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, han sido agregados caracteres como típicos del icnogénero desde 1975. Cuando esto ocurre se explicita de qué trabajos fueron tomadas esas características adicionales que son utilizadas como diagnósticas (ej., Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Stachacz, 2012). Con respecto a las icnoespecies, los caracteres están explicitados por descripciones y no diagnosis *sensu stricto*. Es por esto por lo que, además de utilizar las descripciones originales sobre el material tipo, en esta Tesis se agregan trabajos donde se asignan especímenes a dichas icnoespecies y se describen otras características que traen aparejados problemas en la asignación icnosistemática como se describe a continuación.

Las icnotaxobases más utilizadas para describir a las icnoespecies se relacionan con el *spreite*, y principalmente la morfología de la expresión horizontal del mismo. Por ejemplo, *Dictyodora scotica* se distingue por presentar meandros de primer orden regulares (Benton y Trewin, 1980; Fig. 3.9) en comparación con otras icnoespecies, aunque también pueden ser irregulares según los mismos autores (Benton y Trewin, 1980, p 505). Asimismo, *D. silurica* presenta tanto meandros regulares como irregulares (Yang y Hu, 1992, fig 2). En el caso de *D. tenuis* la morfología de los meandros es irregular (Benton y Trewin, 1980), pero también ha sido descripta como “completamente” irregular

o más o menos regular (Mikuláš, 1993). Otro caso es el de *D. zimmermanni* donde la forma de los meandros es bastante irregular (Benton, 1982a), o es menos regular que en *D. scotica* (Pickerill et al., 1987) o bien puede presentar ambas morfologías (Mikuláš, 1993). Tal como ha sido usado hasta el momento este carácter no es de utilidad al momento de querer diferenciar icnoespecies.

Otro carácter ambiguo es el tipo de regularidad de la sinuosidad secundaria en aquellas icnoespecies que la presentan. En *D. tenuis* se observa irregular en figuras donde se esquematizan ejemplares que son parte del material tipo (Benton y Trewin, 1980, fig 5), pero también ha sido descripta como regular (Pickerill et al., 1987) o como muy variable desde notoriamente regular a poco regular o directamente no desarrollada (Mikuláš, 1993, p 175). *D. zimmermanni* fue descripta como que no presenta sinuosidad secundaria regular (Benton, 1982a, p 120) aunque cuando se esquematiza parece estar presente y ser regular (Benton, 1982a, fig 10); en otros casos se ha descripto como con sinuosidad secundaria irregular (Pickerill et al., 1987), mientras que otros autores consideran que no presenta sinuosidad secundaria (Mikuláš, 1993). Aunque no fue explicitado en su diagnosis, *D. silurica* presenta sinuosidad secundaria irregular (Yang y Hu, 1992, fig 2.5; Fig. 3.9).

Otro carácter morfológico tenido en cuenta es la trayectoria de la expresión horizontal del *spreite* en un mismo nivel (Fig. 3.7B). Por ejemplo, la trayectoria meandriforme tiende a formar curvas espiraladas no regulares, característica diagnóstica de *D. silurica* (Yang y Hu, 1992, p 389). En otros casos, como en *D. liebeana*, la trayectoria forma complejos espirales lo que la hace claramente distinguible pero también ha sido descripta con trayectorias meandriformes tanto con meandros regulares como irregulares (Benton, 1982a, p 125). Se ha descripto también si una trayectoria presenta entrecruzamientos produciendo rulos (*looping*), los cuales se distinguen en *D.*

zimmermanni pudiendo desarrollarse en continuidad, aunque también puede presentar trayectorias relativamente largas sin que se desarrollen (Benton, 1982a). Asimismo, cuando *D. zimmermanni* es comparada con *D. scotica* se expone que presenta “*less regular looping pattern*” en comparación con la última. Se interpreta que esto hace referencia a la morfología de la expresión horizontal del *spreite*, es decir el patrón meandriforme ya que este autor utiliza en este caso la palabra *loop* para hacer referencia al meandro (Benton, 1982b, p 71) en vez de a un “rulo”.

A nivel de la excavación basal existen descripciones donde usualmente los parámetros que se toman se relacionan con el tamaño de la misma, como ser el ancho, la altura y la longitud. Por otro lado, todas las icnoespecies comparten que la excavación basal se preserva, en corte transversal, con una morfología lenticular, a excepción de *D. liebeana* que presenta una morfología tripartita, por lo que distinguirlas icnoespecíficamente no es de utilidad. Sin embargo, algunas de las icnoespecies podrían diferenciarse por el ancho de la excavación basal en función de las descripciones realizadas (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; Orr et al., 1995). Más allá de esto el tamaño es una icnotaxobase no recomendada (ver **Sección 3.1.4**).

Generalmente la excavación basal presenta una trayectoria meandriforme con una distancia entre meandros mucho más pequeña que la que se observa en trayectorias meandriformes del *spreite*. En cuanto al relleno de la excavación basal se observa, en todas las icnoespecies, un relleno de tipo meniscado en donde el ancho de los meniscos presenta un máximo de 2 mm (excepto para *D. liebeana* que no se pudo medir el ancho de los mismos). Como se mencionó anteriormente la preservación de la excavación basal en conexión con el *spreite* es poco frecuente. En la literatura son pocos los ejemplos de descripciones de excavaciones basales (ej., Benton y Trewin, 1980; Orr y Pickerill, 1995);

en los pocos casos existentes se asignan a icnoespecies presentes en los mismos niveles a pesar de no encontrarlas en conexión con el *spreite*.

Se han descripto estructuras circulares u ovoidales en especímenes asignados a las icnoespecies *D. tenuis*, *D. zimmermanni*, *D. atuelica*, *D. silurica*, y *D. liebeana*. Las mismas han sido interpretadas como producto de la migración del productor a otro nivel estratinómico, es decir la terminación de la traza fósil por Benton y Trewin (1980) y Benton (1982a).

Finalmente, en esta Tesis se propone entender a la traza fósil en su expresión tridimensional completa para poder caracterizarla a nivel icnoespecífico, tal como se ha mencionado anteriormente, ya que “la mayoría de los especímenes pueden ser claramente asignados a *Dictyodora* en vista de su morfología general y (...) las expresiones observadas a lo largo de los diferentes niveles estratificados y friables ilustran su tridimensionalidad y ligeros cambios morfológicos con respecto a esta dimensión” (Pickerill et al., 1987, p 82).

A							
Características generales	Icnoespecies de <i>Dictyodora</i>						
		<i>D. atuelica</i>	<i>D. liebeana</i>	<i>D. scotica</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>
	Autores de la	Pazos et al. 2015a	Geinitz 1867a	M' Coy 1851	Yang y Hu 1992- China	M' Coy 1851	Hundt 1913
	Trayectoria de la excavación basal		regular, con forma espiral -tipo tirabuzón (Benton, 1982a)				
	Trayectoria del spreite		complejo, espiralado, irregular o regular según el nivel (Benton 1982a)	meandriforme (Benton y Trewin, 1980)	meandriforme con meandros regulares, no tan claramente regulares o meandros espiralados no regulares (Yang y Hu, 1992)	pequeño y meandriforme (M' Coy, 1851)	
	Terminación de la traza fósil					estructuras circulares inclinadas de 3 mm de diámetro (Benton y Trewin, 1980)	marcas ovoides (Benton, 1982a)
	Morfología 3D	helicoidal a irregular nunca espiralada (Pazos et al., 2015)	complejo como invertido (Benton, 1982a)				
	Migración del	presente	presente	ausente		presente	presente
Patrón de comportamiento			estrototático y tigmatotático (Orr et al., 1995)				
B							
Características de la excavación basal							
	<i>D. atuelica</i>	<i>D. liebeana</i>	<i>D. scotica</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>	
Características externas		Pared lisa (Orr et al 1994, 1996)	Estrias superficiales que se relacionan con el relleno				
Ancho		1-2 mm (Orr et al 1994, 1996) /20 mm con 2,5 mm tunel central (Benton, 1982a) 1,27 cm (Baucon y Neto de Carvalho, 2008)	1,5-6 mm (Benton 1982b) / 14 mm (Zhang et al., 2020)		1-3 mm (Benton, 1982b)	4-5 mm (Benton 1982a)	
Alto/largo	amplitud: 10 -13 mm en largo; long de onda: 8 -13 mm y 5-8 mm	10-15 mm (Orr et al 1994, 1996)			5 mm (Neto de Carvalho, 2001)	3 mm (Benton 1982a)	
Tipo de relleno	relleno de grano fino	relleno regular o paquetes en la porción central y en los laterales con un espaciado 1-1,5 mm (Benton, 1982a)	relleno meniscado interno (Orr 1995)			estructuras de empaquetamiento claramente curvadas longitudinalmente	
Morfología en corte transversal	oval -2 mm de ancho	lenticular con porción central subcircular y proyecciones laterales puntiagudas (Benton, 1982a)	circular inclinado en plano horizontal (Benton y Trewin, 1980)			lenticular (Benton, 1982a)	

Tabla 3.4. Características resumidas de las icnoespecies de *Dictyodora* hasta el momento. El texto que se encuentra en negrita y fondo gris es aquel descrito en el material tipo. Las demás características provienen de descripciones de la literatura citadas allí. A) Características generales. B) Características de la excavación basal. C) Características del spreite.

C Características del spreite							
		D. atuelica	D. liebeana	D. scotica	D. silurica	D. tenuis	D. zimmermanni
Características externas		estriaciones verticales (Pazos et al., 2015a)	estrias finas oblicuas y longitudinales, 2-4 por mm (Benton, 1982a)	estriaciones longitudinales 4/mm) oblicuas (3,5/ mm) (Orr y Pickerill, 1995)		estriaciones muy regulares con surcos y crestas suaves (Mikúlas, 1993)	estrias onduladas (Benton, 1982a) que coinciden con el espaciado del relleno de la e.b (Benton, 1982a)
Altura			máximo de 16 cm (Benton, 19682a)	hasta 13 mm (Benton & Trewin, 1980)			2 a 20 cm (Hundt, 1913)
		13 -18 mm (Pazos et al., 2015	máximo 100 mm (Orr et al., 1996) y 1,8 cm (Baucon y Neto de Carvhalo, 2008)	14 mm (Benton, 1982b)		menor a 10 mm (Benton, 1982b)	2- 25 mm (Benton, 1982a)
Longitud			máximo de 2 mm (Benton, 1982a)	1-2 mm (Benton & Trewin 1980)			
			1-2 mm (Orr et al., 1994)	0,5 mm (Orr & Pickerill, 1995)/ 2,5 mm (Zhang et al., 2020)		0,2-0,7 mm (Benton, 1982b)	1,5 mm (Zhang et al., 2020)
Tipo de relleno		relleno y minerales reorientados (Pazos et al., 2015; Zhang, 2020)					
		relleno con la pared con minerales reorientados (Pazos et al., 2015a)	relleno meniscado con paquetes de 0,5-2 mm (Orr et al., 1994; 1996)				
	Distancia entre meandros	5–13 mm (Pazos et al., 2015a)		0-20 mm (Benton, 1982b)	1-2 mm (Yang y Hu, 1992)	5-20 mm (Mikúlas, 1993)	10-20 mm (Benton, 1982a)
	Amplitud de meandro	8–9 mm (Pazos et al., 2015a)		hasta 90 mm (Benton, 1982b)	2-4 cm (Yang y Hu, 1992)	regulares 2-4 mm (Mikúlas, 1993)	18 cm (Zhang et al., 2020)
	Longitud	10–15 mm (Pazos et al., 2015a)		10-80 mm (30-50)		3-15 mm o de longitud aprox.e igual a la anchura	40-60 mm (Benton, 1982a) / 23-30 cm (Zhang et al., 2020)
	Sinuosidad primaria	meandros regulares (Pazos et al., 2015)	irregular o regular depende del nivel (Benton 1982a)	regular. Niveles inferiores con arcos redondeadas	regulares, no tan regulares, espiralada no regular (Yang y Hu, 1992)	amplios irregulares (Benton & Trewin, 1980)	irregular o en zig-zag (Benton 1982a)
						enteramente irregulares o mas o menos regulares Mikulas 1993	menos regular que D. scotica (Pickerill et al., 1987)
	Forma del arco	subtriangular(nivel superior) - redondeado (nivel inferior)		redondo	redondo mayormente o en ángulo (Yang y Hu, 1992)		
	Sinuosidad secundaria	ausente		ausente	2 o más ordenes de sinuosidad (Yang y Hu, 1992)	irregulares o muchos ordenes (Benton y Trewin, 1980) regular (Pickerill et al., 1987)/ 2 ordenes pero muy variable (Mikúlas, 1993)	regular (Benton ,1982a) / ausente o o irregular (Pickerill et al., 1987) / ausente (Mikúlas, 1993)/ irregular (Zhang et al., 2020)
Entrecruzamiento		ausente	regular (Benton, 1982a)	si presenta son pequeños (Benton, 1982a)	ausente	Si (Nicholson & Etheridge, 1880)	generalmente rulos irregulares espaciados (Benton, 1982a)

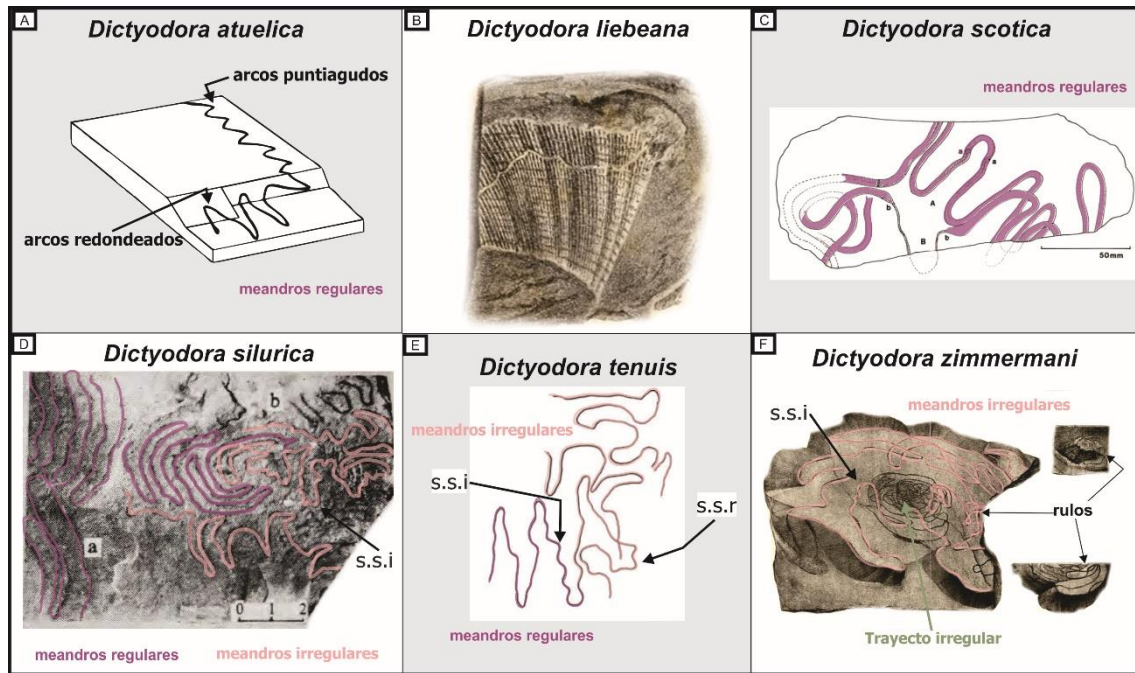


Figura 3.9. Icnoespecies de *Dictyodora* A) *Dictyodora atuelica*. Ilustración del holotipo CPBA 21653 (Pazos et al., 2015b, fig 4a). B) *Dictyodora liebeana*. Ilustración del material tipo Geinitz (1867b, fig. III. 3) C) *Dictyodora scotica*. Ilustración de parte del material tipo SM A45575 (Benton y Trewin, 1980, fig 2). D) *Dictyodora silurica*. Fotografía del material tipo (Yang y Hu, 1992, fig. 2.5) E) *Dictyodora tenuis*. Ilustración de parte del material tipo SM A45579 (Benton y Trewin, 1980, fig 5a). F) *Dictyodora zimmermanni*. Ilustración del material de Zimmermann (1892, p.62-63) asignado a esta icnoespecie por Hundt (1913).

3.3.5. Consideraciones preservacionales

El icnogénero *Dictyodora* se encuentra preservado típicamente en sedimentitas de grano fino con una alternancia entre limoarenitas y arcillas. Gracias a esta litología es que rasgos morfológicos delicados quedan preservados. Generalmente es gracias a la alternancia de litología que se encuentran comúnmente preservada una de las estructuras (el *spreite*) o la otra, la excavación basal. El tope de la excavación basal se preserva de manera poco frecuente, pero en el caso de hallarse se preserva en epirrelieve cóncavo (Figs. 3.6, 3.8A). Cuando se preserva la base de la excavación basal, se observa el relleno de la misma como meniscos en relieve positivos mientras que el espacio entre los meniscos se preserva como epirrelieve negativo (Figs. 3.6, 3.8B-D).

3.3.6. Etología y productores: antecedentes

Dictyodora ha sido incluida dentro de la categoría etológica de alimentación (Fodinichnia; ej., Müller, 1971; Benton y Trewin, 1980) o se la ha interpretado como una traza de pastoreo (Pascichnia; ej., Buatois y Mángano, 2011; Uchman y Wetzel, 2012). Como productores, han sido propuestos invertebrados suspensívoros (Pek, 1986) o depositívoros infaunales que extraen el alimento dentro del sustrato y mantienen una conexión abierta con la interfase sustrato- agua del fondo marino utilizando una estrategia de "minería subterránea" (Benton y Trewin, 1980; Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011; Pazos et al., 2015b; Zhang et al., 2020). Los organismos propuestos como productores fueron anélidos, hemicordados, holotúridos, y moluscos (Nicholson y Etheridge, 1880, p 310; Seilacher, 1967a; Benton, 1982a; Pazos et al., 2015b), siendo los de tipo vermiformes o moluscos sin concha los productores propuestos como más plausibles (Neto de Carvalho, 2001; Pazos et al., 2015b).

La propuesta de la conexión abierta fue discutida por (Orr et al., 1996) en función de interpretaciones previas relacionadas con la función respiratoria de la estructura generadora del *spreite*. En ciertos casos fue observado que el *spreite* no alcanzaba la interfase (Orr et al., 1996), y no existen en la literatura ejemplos claros de preservaciones donde el *spreite* alcance la interfase. Otra posibilidad propuesta por Orr et al. (1996) es que la estructura generadora del *spreite* sólo se extendiera hacia arriba hasta un nivel crítico dentro del sedimento en donde el agua de los espacios intersticiales se encontraba lo suficientemente oxigenada. Una tercera opción es que el productor realizara excursiones periódicas a otros niveles menos profundos del sustrato para establecer contacto entre la estructura generadora del *spreite* y aguas de fondo oxigenadas mientras una parte del cuerpo del animal permanecía infaunal (Orr et al., 1996).

Respecto a la estrategia de alimentación, se considera que el productor se movía a través de la excavación basal buscando comida con un patrón meandriforme con distancias entre meandros amplias mientras que cuando encontraba una zona rica en alimento disminuía entre los mismos (Benton y Trewin, 1980). Asimismo, autores proponen que la presencia de rulos y espiralamiento dan cuenta de ello (ej., Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Zhang et al., 2020). El *spreite* fue descartado como una estructura relacionada únicamente a la respiración (Benton y Trewin, 1980) ya que se encontró relleno activo permitiendo a su vez descartar un modelo de cultivo de bacterias (Pazos et al., 2015b; Zhang et al., 2020).

Como se mencionó anteriormente (**Sección 3.1.3**) una propuesta de forrajeo en el sustrato está relacionada a la interpretación del tipo de locomoción que sustenta que el productor explora el sedimento en distintos niveles migrando en forma de tirabuzón para luego continuar la alimentación en trayectorias meandriformes horizontales. En la excavación basal en trayectorias helicoidales generalmente no se observa la morfología tripartita en corte transversal, como en el caso de *D. liebeana*, por ausencia de marcas laterales lo cual podría indicar un modo de locomoción diferente, probablemente más lento sin el uso de “parapodios” (Benton, 1982a). La morfología de la excavación basal permitió interpretar la forma de parte del productor como circular, y el movimiento pudo ser de tipo peristáltico (Benton, 1982a). Por otro lado, la zonación y la estructura tripartita de tipo *Nereites* llevó a considerar la presencia de extremidades laterales en el productor de *Dictyodora*. Algunas de las excavaciones basales interpretadas como *Dictyodora scotica* también lo sugerirían (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a). A su vez, las morfologías relacionadas con la explotación sistemática de una zona rica en alimento, con

trayectorias con entrecruzamientos y rulos (Baucon y Neto de Carvalho, 2008) evidencian que el productor presenta movimientos tigmotáticos (Orr, 1994).

Para abordar el posible productor la interpretación funcional del *spreite* es clave. Como se mencionó anteriormente, el *spreite* ha sido interpretado tradicionalmente como el resultado de la actividad de un órgano con función respiratoria el cual es lo suficientemente rígido, desplazado hacia atrás y hacia adentro, con respecto a la excavación basal y a la posición del resto del organismo (Benton y Trewin, 1980). Si se considera que dicho órgano debería haber sido extremadamente resistente y flexible, se ha sugerido que pudo presentar un borde afilado o bien estar recubierto de cilios (Benton, 1982a). Adicionalmente, debido a la altura del *spreite* es que se sugiere la presencia de extremidades que el productor utilizaría para vencer la resistencia dentro del sustrato y moverse (ej., Benton, 1982a, p 127). El *spreite*, producto de un “órgano de tipo snorkel”, “órgano de la pared” o “sifones” estaría ligado directamente a la profundidad de la traza fósil (Seilacher, 1967a, 2007; Benton y Trewin, 1980; Baucon y Neto de Carvalho, 2008). En trabajos más recientes esta interpretación continúa siendo discutida (Orr et al., 1996; Pazos et al., 2015b) tal como ocurrió previamente (Sección 3.3.2). Asimismo, el uso del término “sifón” conlleva a la idea de un determinado productor asociado, lo cual es restrictivo para la discusión de posibles productores.

3.3.7. Análisis y consideraciones sobre los materiales tipo

Tal como se mencionó anteriormente en la **Sección 3.1.4.2** sobre la asignación, situación y acciones nomenclatoriales sobre el material tipo en general es que ahora se detalla el caso particular de *Dictyodora* (Tabla 3.5). El material con el que se creó la icnoespecie *D. liebeana* o icnoespecie tipo del icnogénero *Dictyodora*, debe su nombre icnoespecífico a que el material tipo fue descubierto por el profesor Karl Theodor Liebe en esquistos de edad carbonífera. El material procedía de un afloramiento entre Gera y Weida (Weiss, 1884b, p 89), en el estado de Turingia (Alemania). Fue creada, descripta, e ilustrada por Geinitz (1867b, fig 3; Fig. 3.x.2A). El material tipo no pudo ser localizado posteriormente, pero se supone habría sido alojado en Gera o Dresden ya que pertenecía a la colección del príncipe heredero von Reuss de Gera. El material alojado en el Museo Zwinger de Dresden fue perdido, y material alojado en Gera fue incendiado ambos a causa de la segunda guerra mundial en 1945 (Pfeiffer, 1968; Benton, 1982a). Sin embargo, el actual curador del museo de Dresden sostiene que el material tipo de Geinitz nunca fue alojado allí (Markus Wilmsen, 2019 comunicación personal). En cuanto al material en Gera, escasos ejemplares fueron recuperados gracias al director Renz (Pfeiffer, 1968, p 655). Actualmente sólo se cuenta con la figura del ejemplar que constituye el holotipo (Fig. 3.2A). En la revisión del material realizada por Pfeiffer (1968), el autor resalta positivamente la cuidadosa descripción e ilustración de especímenes estudiados por Geinitz, y sostiene que sus descripciones son “dignas de confianza incluso cuando hay que lamentar la pérdida de los mismos” (Pfeiffer, 1968, p 655). Se asume que es debido a esto que Pfeiffer (1968) y Benton (1982a) no realizan acciones nomenclatoriales sobre el material tipo, pero sí detallan que existen numerosos ejemplares de esta icnoespecie en distintas colecciones. Pfeiffer (1968) menciona que el material estudiado por Weiss (1884b; Figs. 3.3, 4) asignado a esta icnoespecie se encuentra alojado en el Museo de

Historia Natural de Gera (Fig. 3.3F), información corroborada por el curador actual del museo, Frank Hrouda (comunicación personal, 2022). En particular expone que la colección proporcionada y estudiada por Zimmermann (1889, 1891, 1892), aunque no se trate de la serie tipo, es una de las que se conservaron en el tiempo, siendo incluso algunos especímenes expuestos en el Museo Nacional de Zúrich y otros alojados en el Instituto de Paleontología de la Universidad de Humboldt (Pfeiffer, 1968).

Cabe mencionar que existe numeroso material estudiado por el autor de la icnoespecie, en particular aquel publicado en el mismo año de creación (Geinitz, 1867b), y que el mismo se encuentra alojado en el Museo de Historia Natural de Gera (Fig. 3.2). Estos ejemplares asignados a otros taxones por Geinitz (1867b) fueron sinonimizados posteriormente y asignados a *Dictyodora liebeana* (Benton 1982a). Sin embargo, Pfeiffer (1968) sólo encuentra en dicho museo dos de estos ejemplares, aunque en la lista sinonímica incluye a otros. En esta Tesis se confirma que los ejemplares restantes se encuentran alojados en el mismo museo (Frank Hrouda, comunicación personal, 2022; Figs. 3.2B—E, 3).

Debido a que el holotipo se encuentra destruido/perdido, y en particular el hecho de que no existe una serie tipo es que a pesar de que la representación del icnogénero es conocida, en esta Tesis se sugiere la designación de un neotipo. La ilustración del material original no es representativa (Fig. 3.2A) como así tampoco la descripción original (**Anexo 1**); ya que no permiten identificar a la icnoespecie. Es por esto que se propone como neotipo al ejemplar revisado por Zimmermann y estudiado por Weiss alojado en el Museo de Historia Natural de Gera con el número de colección 8967 (Weiss, 1884b, Pl. XII, Figs. 3.2A.; 3F), siguiendo lo estipulado en el artículo 75.3 del CINZ. El mismo proviene de las facies del Culm, Oberkulm, Ziegenrück, que presentan la misma edad que el

material original, y proviene de la localidad de Liebschwitz, ubicada entre Gera y Weyda en Turingia, tal como el material original.

El material tipo de *Dictyodora scotica*, originalmente asignado a *Crossopodia scotica*, se alojó inicialmente en la Universidad de Cambridge (M' Coy, 1851a, p 395). Posteriormente fue revisado y se observó que el material figurado (M' Coy, 1851b, fig 1D. 15) estaba compuesto por tres especímenes provenientes de la localidad de Thorney Lee Quarry de edad silúrica los cuales se encuentran alojados en el Museo de Sedgwick (SM) en Cambridge con el número SM A45575a-c (Benton y Trewin, 1980). Benton y Trewin (1980) designan como lectotipo al espécimen SM A45575a (Fig. 3.9C), quedando el resto de los ejemplares como paralectotipos. La serie tipo está compuesta por el lectotipo SM A45575a y los paralectotipos A45575b, c. En la colección del mismo museo hay más especímenes (SM A45576 - A45578), provenientes de la localidad de Ashestiel, que figuran como paratipos (Matt Riley, comunicación personal), aunque los mismos deberían haber perdido ese estatus y haber pasado a ser también paralectotipos (CINZ, Art. 73.1.3). En otros museos de Escocia, existen especímenes alojados provenientes de la localidad tipo estudiados por M' Coy, (1851a; b). Por ejemplo, en la Universidad de Aberdeen se alojan especímenes bajo el nombre de *Crossopodia scotica* (ABDUG Pal.8819, 9224, 10606). Además, hay otros provenientes de la localidad tipo y zonas aledañas como la cantera de Grieston (ABDUG Pal. 8820, 10693-10710, 10723), los cuales fueron mencionados en el trabajo de Benton y Trewin (1980), junto con otros alojados en el Museo de Historia Natural de Gran Bretaña, el de Londres y el de Cambridge.

En cuanto al material tipo de *Dictyodora tenuis*, originalmente asignado a *Myrianites tenuis*, se encuentra alojado en Museo de Sedgwick (SM) en Cambridge, con el espécimen SM A45579 designado como holotipo, el cual presenta dos partes (a-b). El

espécimen SM A45579a fue asignado como lectotipo posteriormente (Benton y Trewin, 1980). La localidad tipo es la cantera de Grieston, de edad silúrica. Al igual que lo que ocurre con *D. scotica*, existe material proveniente de la localidad tipo estudiada por M' Coy en la colección de la Universidad de Aberdeen en Escocia bajo los números de colección: AUGD9224, 10329, 10607, 10612, y 10711-10720, y el ejemplar AUGD 10710 proveniente de la cantera Thornylee. Este material fue mencionado en el trabajo de Benton y Trewin (1980). Sin embargo, fue confirmada la localización de los ejemplares AUGD10710 a 10720 por el curador de la colección (Abeer Eladany, comunicación personal, 2019).

En cuanto a *Dictyodora zimmermanni*, su descripción original fue escueta, sin ilustraciones (Hundt, 1913); es por esto que fue criticada por varios autores (Pfeiffer 1968, p 655; Benton 1982a, p120). El material original de ésta fue descubierto por Zimmermann en la localidad de Lössau cerca de Schleiz en Turingia en depósitos de edad silúrica inferior quién la asignó a *Palaeochorda marina* en conexión (“im Zusammenhang mit”, sic.) con *Dictyodora liebeana* y *Crossopodia* (Zimmermann, 1892; Hundt, 1913). Tal como se mencionó anteriormente, posiblemente el material tipo de *D. zimmermanni* se encuentre alojado en el museo de Museo Nacional de Zúrich o bien en el Instituto de Paleontología de la Universidad Humboldt, en base a lo mencionado acerca del material original de Zimmermann por Pfeiffer (1968). Lamentablemente, se ha intentado localizar el material sin éxito, aunque existe la posibilidad de que se encuentre en la Colección del Instituto de Paleontología del Museo de Historia Natural de Berlín información dada por el responsable de la colección de invertebrados fósiles de Berlín (Abele Andreas, comunicación personal, 2022). Ninguno de los revisores del material asignable a esta icnoespecie examinó ni especificó cuál sería el material tipo ni realizó una enmienda de la diagnosis formal. Si bien en la lista sinonímica de Benton (1982a, p 118) del material

expuesto por Zimmermann (1892) se menciona únicamente a *Palaeochorda* (Zimmermann, 1892, p 61), en esta Tesis se considera que el autor quiso asignar al ejemplar completo a *D. zimmermanni* tal como lo explicitó Hundt (1913, p 180) al crear la icnoespecie. Se considera que el espécimen ilustrado a la izquierda en Zimmermann (1892, p 62-63) sería un lectotipo adecuado.

El material tipo de la última icnoespecie creada, *Dictyodora atuelica* del Siluro—Devónico se alojó originalmente en la colección del Área de Paleontología, Departamento de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (FCEN), Universidad de Buenos Aires (UBA) con las siglas CPBA identificándose al material tipo con los números CPBA 21653 (holotipo), CPBA 21651, CPBA 21650, y CPBA 21683 (paratipos) (Heredia, 2015; Pazos et al., 2015b). Además, está ingresado otro material proveniente de los mismos niveles de la misma localidad con los números CPBA 20466, CPBA 21657, CPBA 21659, y CPBA 21682 (Heredia, 2015; Pazos et al., 2015b). Debido a la legislación vigente en Argentina, este material junto con el material de esta Tesis fue trasladado e ingresado a la Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) en Mendoza, Argentina, bajo el acrónimo de IANIGLA-Icn con nuevos números de identificación (ver **Anexo 2**).

En cuanto al material tipo de *Dictyodora silurica* el lugar donde está alojado el material tipo no está mencionado en el trabajo de Yang y Hu (1992). Las localidades tipo en donde fue colectado el material fueron Běigōu (北沟), Zhànwā (占洼), y Ruò'ěrgài (若尔盖) en la provincia de Sichuan. Se intentó rastrear la localización de los materiales y a los autores. Lamentablemente, no se ha podido encontrar los mismos ni localizar el repositorio, aunque se asume por las localidades que debería encontrarse en el repositorio de Sichuan, con lo cual solo se cuenta son con las imágenes y descripciones publicadas (Yang y Hu, 1992, fig 2. 1-7).

Icnoespecies de <i>Dictydora</i>						
	<i>D. liebeana</i>	<i>D. scotica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. atuelica</i>
HOLOTIPOS	Geinitz (1867a, pl. 3, fig. 3)	M' Coy 1851 (pl. 1D, fig. 15) - Museo de Sedgwick SM A45575a-c.	M' Coy 1851 (1851, pl. 1D, fig. 13) - Museo de Sedgwick SM A45579a,b	Material estudiado por Auerbach y revisado por Hundt 1912-1913 sin ilustración-descripción escueta	repositorio de Sichuan	Pazos et al., 2015b, fig. 3a)-Universidad de Buenos Aires - Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. CPBA 21653
PARATIPOS		SM A45575a, b, c				CPBA 21651, 21683, 21650
NEOTIPOS	<i>Se propone en esta tesis</i> : Museo de Historia Natural de Gera con el número de colección 8967 (Weiss, 1884b, pl. XII, fig. 2)	lectotipo: SM A45575a designado por Benton y Trewin (1980)	lectotipo: SM A45579a. designado por Benton y Trewin (1980)	NO ASIGNADO- PERDIDO? Colección de Auerbach Collection, de Hundt, Museo de Historia Natural de Gera (?).		
Edad del material tipo	Carbonífero inferior	Silúrico	Silúrico	Silúrico temprano	Silúrico tardío temprano	Silúrico tardío—Devónico temprano
Localidades tipo	facies del Culm entre Gera y Weida (Turingia, Alemania)	Cantera de Thornylee	Cantera de Grieston	Lössau cerca de Schleiz en Turingia	Béigōu (北沟), en Zhànwā (占洼), en Ruò'ěrgāi (若尔盖), provincia de Sichuan (China)	Fm. Río Seco de los Castaños (Mendoza, Argentina)
Ubicación original del material tipo	colección del príncipe heredero von Reuss de Gera (Gera, Alemania)	Universidad de Cambridge (M' Coy, 1851)		Museo Nacional de Zürich o en el Instituto de Paleontología de la Universidad Humboldt		colección del Área de Paleontología de la Facultad de Cs Exactas y Naturales- Universidad de Buenos Aires
Estado del material tipo	PERDIDO	Museo de Sedgwick (SM), Cambridge, Reino Unido		¿Colección del Instituto de Paleontología del Museo de Historia Natural de Berlín ?/ PERDIDO	NO CONTACTADO	<i>Nueva ubicación</i> en la Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) (ver <i>Anexo 2</i>)

Tabla 3.5. Características sobre el material tipo de *Dictydora*.

3.3.8. *Dictydora* en la Formación Río Seco de los Castaños

Los nuevos especímenes hallados de *Dictydora* en la Formación Río Seco de los Castaños se preservan en el tope de bancos pelíticos en intervalos heterolíticos de la Asociación de Facies 2, particularmente en las 2b en las localidades 1, 2 y 3 (Sección 1.5; Figs. 1.1, 2.2A). La mayoría de estos especímenes se asignan a las icnoespecies previamente registradas en la unidad, reportándose por primera vez ejemplos de *Dictydora zimmermanni* y *Dictydora liebeana*. Más allá de estos hallazgos, se han observado especímenes que cumplen con caracteres diagnósticos de más de una icnoespecie, o bien al momento de asignarlos a una icnoespecie se observan incongruencias en los caracteres diagnósticos, como se mencionó anteriormente (**Sección 3.3.4**). Debido a esto su asignación icnotaxonómica es problemática. Asimismo, han sido

halladas intergradaciones entre distintas icnoespecies. En esta sección se describirá en detalle el material hallado que presenta dificultades para su identificación, y se discutirán las posibles asignaciones. En primer lugar, se describirán los caracteres del icnogénero, aportando información nueva sobre los caracteres morfológicos. En segundo lugar, se describirán algunos especímenes de interés que permitirán discutir los abordajes taxonómicos utilizados históricamente y sentarán las bases para una propuesta icnotaxonómica (**Sección 3.3.9**). Algunos de los resultados de esta sección fueron publicados en Gutiérrez et al. (2021).

3.3.8.1. Análisis de especímenes a nivel icnogenérico

Como se mencionó con anterioridad la preservación de la excavación basal (Figs. 3.6, 3.10—3.13) en comparación con el *spreite* (Figs. 3.6, 3.14—3.17) es poco frecuente. Sin embargo, en la unidad se hallaron especímenes que permiten describir esta estructura en detalle y discutir algunas cuestiones relacionadas a su morfología. La excavación basal es una estructura horizontal que puede preservarse tanto en relieve positivo como negativo (Figs. 3.6, 3.10—3.13). Presenta mayormente trayectorias meandriiformes con distancias entre meandros que varían desde amplias hasta muy pequeñas que resultan en meandros más juntos y apretados y que hasta incluso lleguen a estar en contacto entre sí (Figs. 3.10—3.13). Otras trayectorias de la excavación basal son espiraladas en el plano o helicoidales en tres dimensiones (Figs. 3.10, 3.12A, B, flechas de color lila). Se observaron ejemplares en donde la excavación basal presenta la misma morfología en distintos niveles verticales pero en una misma disposición horizontal, ya que el productor pasa por el mismo lugar en la horizontal, pero con diferencia de pocos milímetros en la vertical (Figs. 3.10B, 3.11A, 3.12A). En corte vertical, la excavación basal presenta una morfología lenticular.

En los especímenes estudiados la excavación basal presenta una altura mínima de 1.23 mm (Fig. 3.10B), y un ancho que varía desde 1.4 hasta los 3.50 mm tomado en trayectorias rectas y desde ambos extremos de la pared de la excavación. En preservaciones negativas se observa un retrorelleno activo en donde se distinguen meniscos cóncavos que indican la dirección del movimiento. En preservaciones positivas se distinguen líneas curvas con una distancia de 0.30 mm entre sí (Figs. 3.12A, C), que presentan continuidad con los meniscos cóncavos por lo que se consideran parte de la misma estructura. Los meniscos son texturalmente homogéneos, de 0.4 mm de ancho (Fig. 3.11C), ocurriendo aproximadamente dos meniscos por cada mm de la estructura. Además, se observaron ejemplares con distintos tipos de preservación que son los observables en las figuras 3.10 a 3.13. Las distintas preservaciones permitieron discutir y entender por qué a lo largo de la historia ejemplares actualmente incluidos en *Dictyodora* han sido asignados a otros icnotaxones (**Sección 3.3.2**). Asimismo, la observación de excavaciones basales en dos niveles verticales milimétricos consecutivos permitió observar una estructura de tipo trilobada similar a *Nereites* (Fig. 3.13). En la mayoría de los materiales de esta Tesis no se observa una estructura tripartita en ausencia de excavaciones basales en niveles consecutivos en la vertical. A pesar de esto, se observó en un único espécimen una estructura cilíndrica en posición medial dentro de la excavación basal, lo cual le otorga una morfología tripartita al menos para ese espécimen. El mismo se preserva en una granulometría de mayor tamaño al resto (Fig. 3.18C). Estructuras circulares a subcirculares se han observado en algunos especímenes conectados a la excavación basal, las cuales han sido interpretadas por otros autores como la terminación de la traza fósil (Benton, 1982a; Figs. 3.10B, flechas de color rojo).

Los especímenes en los que se encuentra la excavación basal en conexión con el *spreite* son escasos en preservaciones verticales (Fig. 3.6). A pesar de esto, esta conexión

se observa en preservaciones horizontales u oblicuas de trayectorias meandriformes de la excavación basal tal como se observa en las figuras 3.6 y 3.8A, C. Se reconocen, además, en preservaciones horizontales, estructuras helicoidales en donde se observan ambas estructuras en conexión (Fig. 3.8B, flecha de color lila). En otras no tan bien preservadas no se pueden distinguir claramente qué parte corresponde a la excavación basal y qué parte a diferentes secciones del *spreite* ya que ambas estructuras están superpuestas (Figs. 3.6, 3.19, 3.20, 3.23, 3.28, 3.29, 3.35, flechas de color lila). Como ya se ha mencionado, la morfología del *spreite* es la que permite distinguir ejemplares a nivel icnoespecífico. A continuación, se asignan especímenes a nivel icnoespecífico en el caso de hallarse la sección inferior del *spreite* junto a la excavación basal. Asimismo, en algunos especímenes donde la excavación basal presenta trayectorias complejas con espiralamientos, con patrones irregulares y entrecruzamientos como, por ejemplo, se observa en la figura 3.10, se infiere cómo se vería el *spreite* en niveles suprayacentes y, por ende, se los asigna a una icnoespecie.

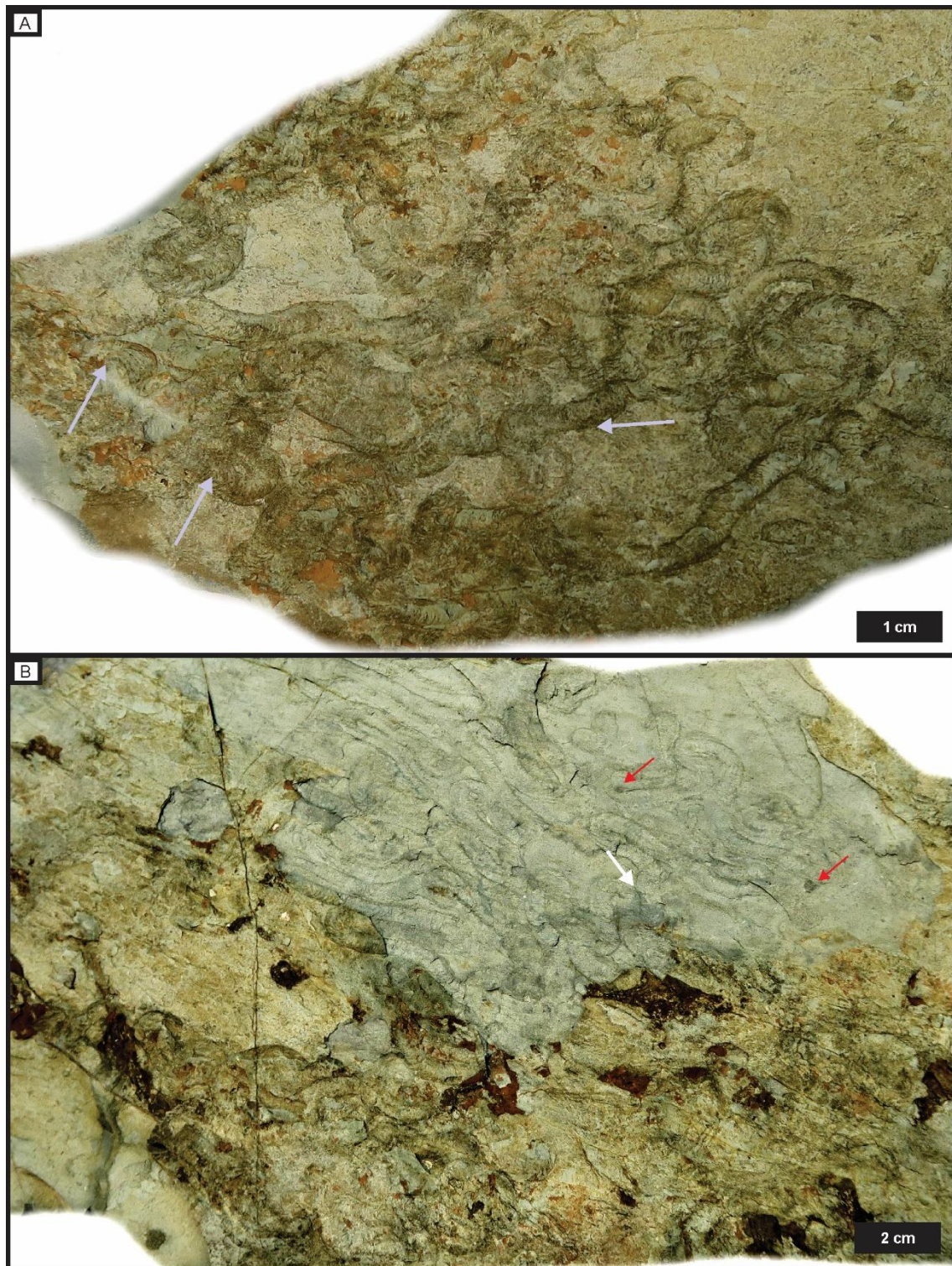


Figura 3.10. *Dictyodora liebeana*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 102. Se observa una excavación basal horizontal en epirelieve negativo de morfología irregular que se enrosca generando formas espiraladas (flechas de color lila). B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 103 presentando trayectorias de la excavación basal con una disposición meandriforme. Se señala el contacto entre meandros (flecha blanca) y estructuras subcirculares interpretadas como la terminación de la traza fósil (flechas de color rojo).

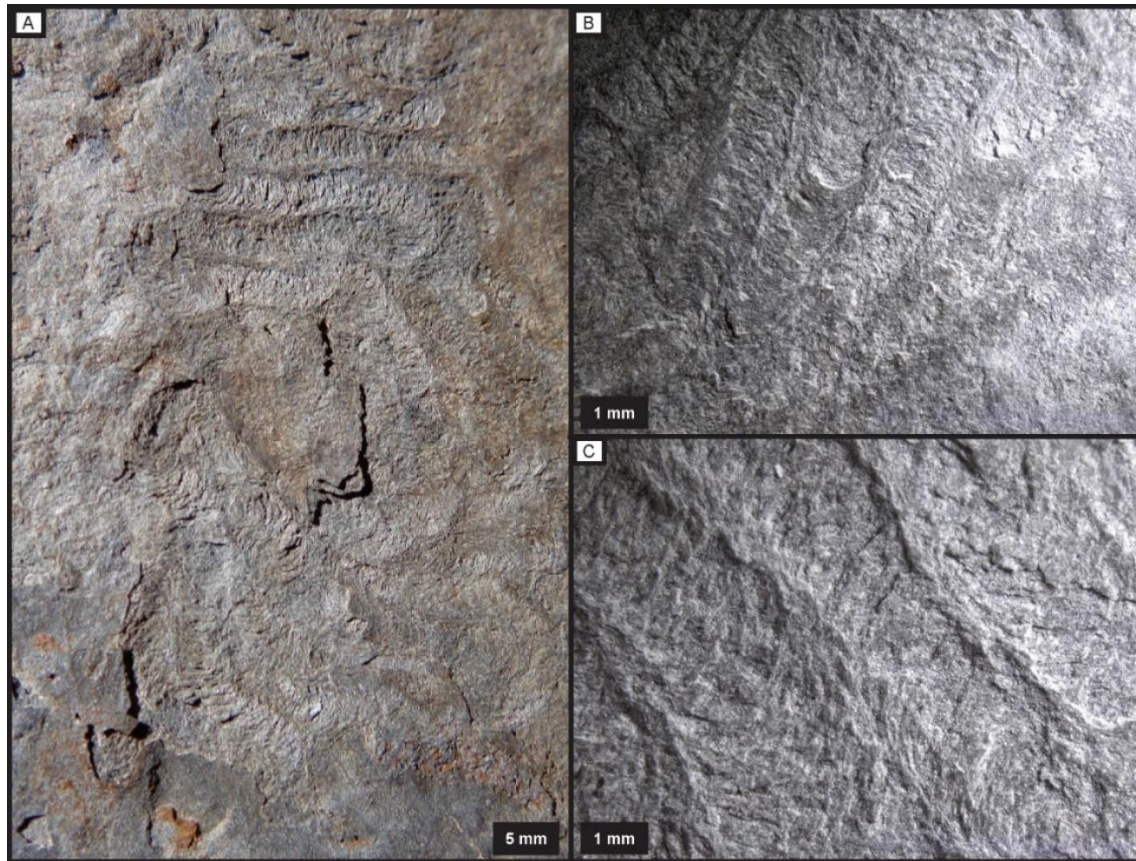


Figura 3.11. *Dictyodora* isp. A, B, C) Excavación basal del ejemplar IANIGLA-Icn 52. A) Fotografía de campo de la trayectoria meandriforme con meandros con mayor distancia entre meandros en la porción inferior que disminuye hacia la porción superior. B) Detalle de la zona de vuelta de meandros. C) Detalle del relleno meniscado.

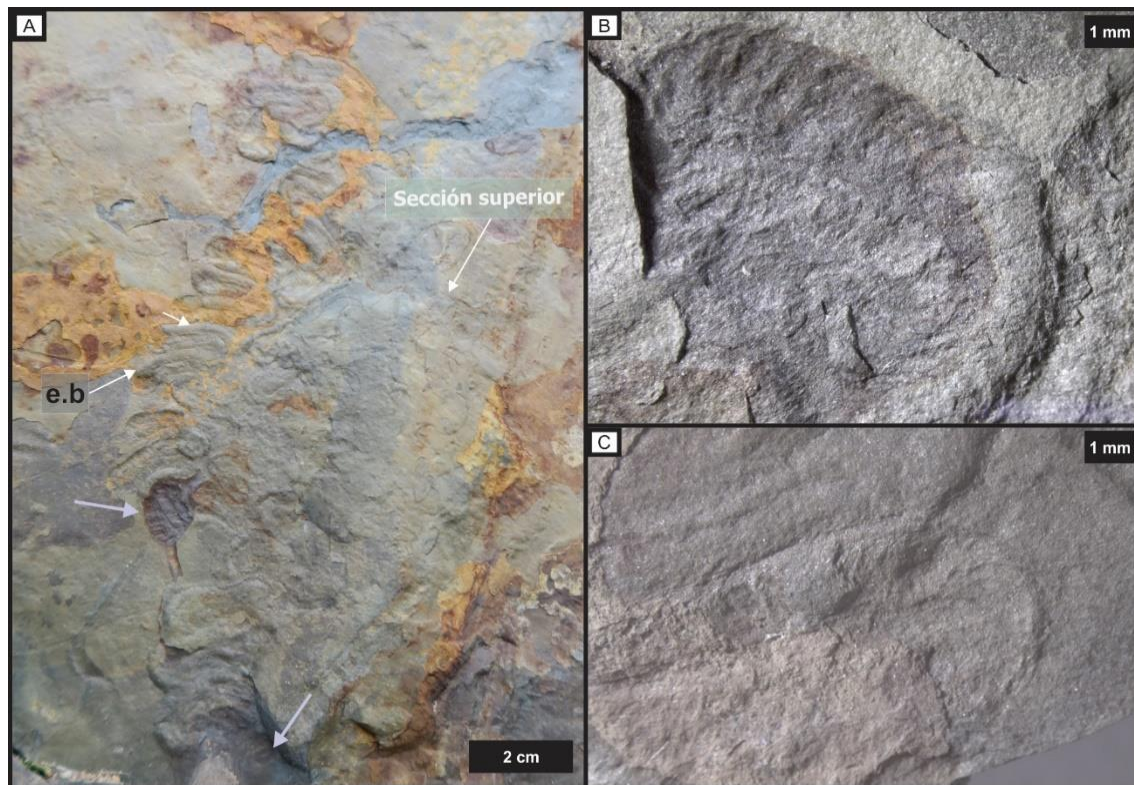


Figura 3.12. Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 97. A) Excavación basal con distinta trayectoria, de meandriforme a espiral (flechas de color lila), con distinta preservación. Se puede observar el tope de la excavación basal (flecha de color blanco). B) Detalle de la excavación basal con morfología espiral. C) Preservación en epirelieve e hiporelieve de la excavación basal.

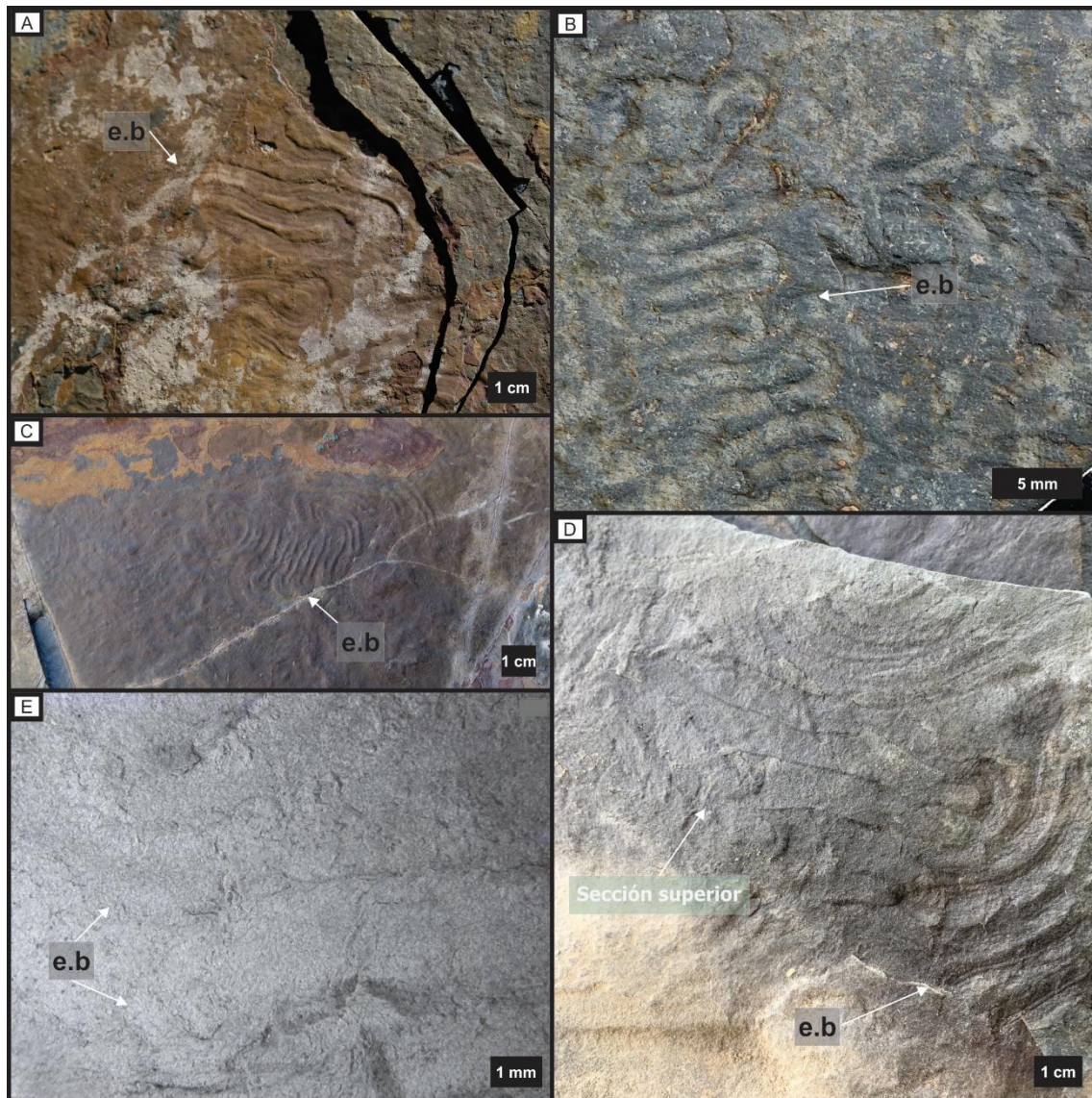


Figura 3.13. Fotografías de campo de la excavación basal (e.b) de *Dictyodora* con distintas preservaciones. A, B, C) Trayectorias meandriformes de la excavación basal de *Dictyodora* isp. en la Localidad 1 en la sección inferior. D) *Dictyodora scotica* donde se observa la excavación basal meandriforme con distancias entre meandros pequeñas y la sección superior del *spreite*. E) Detalle de los meandros de la excavación basal en donde los meniscos están preservados pobremente.

El *spreite* de *Dictyodora* se observa en conexión con la parte media de la excavación basal en algunos especímenes (Figs. 3.6, 3.8, 3.13D). El *spreite* presenta trayectorias horizontales regulares de tipo meandriforme, irregulares o espiralados con distintas morfologías de meandros o sin ellos (Figs. 3.6A, B, 3.15). Los meandros

presentan formas irregulares (Figs. 3.7; 3.12) o regulares con arcos de formas redondeadas (Fig. 3.7) o en ángulo (Figs. 3.7, 3.15A). Además, puede reconocerse en ellos sinuosidad secundaria, es decir que cada flanco presenta sinuosidad la cual puede ser regular o irregular (Fig. 3.15A). La distancia entre meandros permite diferenciar trayectorias con meandros más apretados o más amplios.

En esta Tesis se reconocieron, respecto del *spreite*: i) patrones uniformes a lo largo de toda la trayectoria; ii) patrones meandriformes que intergradan desde formas regulares a irregulares; iii) meandros regulares con arcos redondeados a angulosos; iv) patrones irregulares (no meandriformes) a meandriformes; y, v) patrones meandriformes a espiralados.

En el caso de algunos especímenes con trayectorias meandriforme el *spreite* presenta internamente una morfología de tipo *chevron* (Figs. 3.6, 3.15E). El ancho del *spreite* varía según la sección en la que se preserve siendo los de la sección media de 0.5 mm a 0.7 mm y los de la sección superior de 0.2 mm a 1.10 mm. En especímenes preservados en dos o más niveles consecutivos (especímenes decorticados) la morfología de los arcos puede no variar entre los meandros de las distintas secciones (Fig. 3.15D) o variar como se ha registrado en *Dictyodora atuelica*, con meandros asimétricos, inclinados y curvos con diferente forma pero que apuntan en una dirección (Pazos et al., 2015a, Fig. 3.7).

En una preservación oblicua de *Dictyodora* isp. se observa al *spreite* presentando el mismo una altura de 5.22 mm (Fig. 3.14). Se distinguen en este *spreite* estrías oblicuas con respecto a la excavación basal. La distancia entre estrías oblicuas consecutivas es de 0.3 mm. Existe una correspondencia de 1:1 entre los *chevrone*s y las estrías Si bien no se observa continuidad entre las estrías y los meniscos de la excavación basal, la posición y las medidas permiten decir que podrían presentar el mismo tipo de correspondencia.

Se observaron también estructuras con morfologías circulares u ovoidales asociadas con el *spreite*, ya sea sobre éste, o bien adyacente, o en la misma superficie donde se encuentra el *spreite* pero sin estar en contacto (Figs. 3.15, 3.19—3.22, 3.24, 3.27, 3.32, 3.34, flechas de color rojo). No se observa una relación entre la longitud de la trayectoria del espécimen y la aparición de las mismas. Tampoco es claro un patrón entre la cantidad de dichas estructuras por área de superficie. Cuando se encuentran presentes, la morfología es constante en una misma superficie, pero no su tamaño (0.5mm–3.64 mm). Estas estructuras fueron descriptas anteriormente e interpretadas como terminaciones de la traza fósil en *Dictyodora tenuis* (Benton y Trewin, 1980).

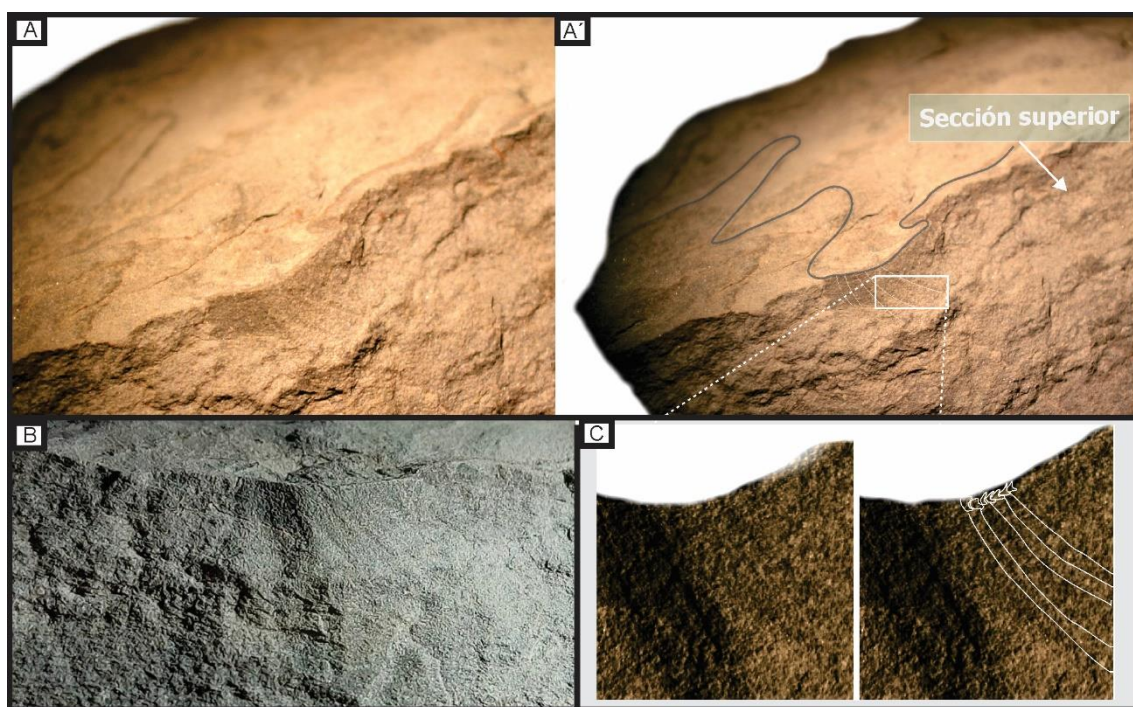


Figura 3.14. A y A') Fotografías en lupa del ejemplar IANIGLA-Icn 144 de *Dictyodora* donde se observa el *spreite* en preservación horizontal y oblicua. Se observa la sección superior del *spreite* y las estrías oblicuas en preservación horizontal del *spreite*. Aumento: 12.5X. B) Otra fotografía en lupa de la preservación oblicua del *spreite* de la misma muestra de A y A'. Aumento: 8x. C) Detalle de A' donde se observan chevrons de la sección superior de la trayectoria horizontal del *spreite* con una relación 1:1 con las estrías oblicuas del lateral del *spreite*.

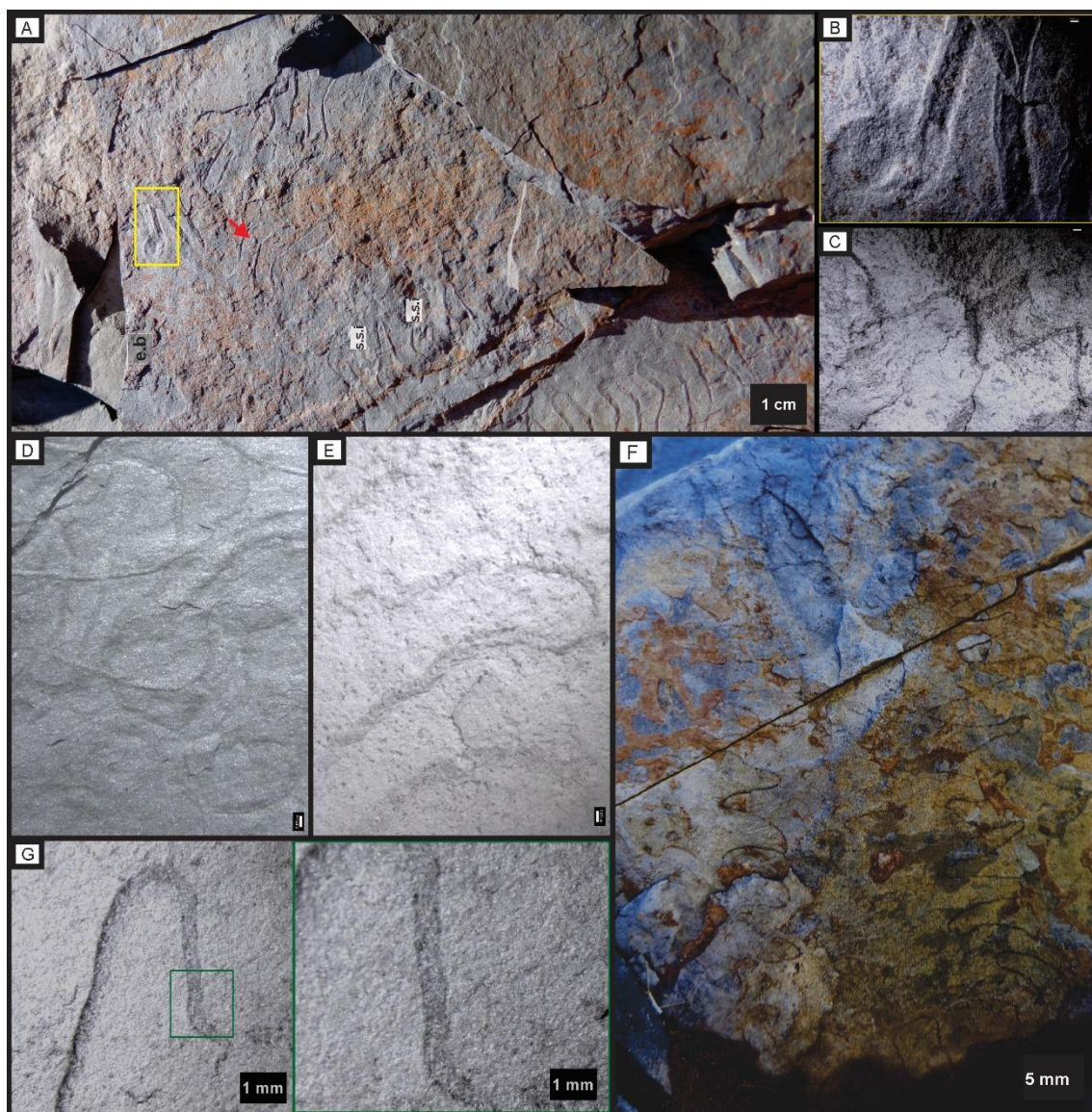


Figura 3.15. Preservaciones horizontales del *spreite*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 61 con meandros regulares y sinuosidad secundaria. B) Detalle de cuadro amarillo del *spreite* que se espirala. C) Fotografía en lupa del IANIGLA-Icn 140 con distinta morfología del *spreite*. D) Detalle de rulos del *spreite*. E) Meandro con relleno del ejemplar IANIGLA-Icn 105 F) Trayectoria meandriforme con meandros regulares. G) Detalle del relleno del *spreite* en formas de chevron del ejemplar IANIGLA-Icn 37.

3.3.8.2. Análisis de especímenes a nivel icnoespecífico

En este apartado se describirán los materiales asignados a las distintas icnoespecies de *Dictyodora* y con nomenclatura abierta en orden alfabético.

Dictyodora atuelica

Figuras: 3.16—3.18

Especímenes: IANIGLA-Icn 35, 62, 64, 72, 107, 146, 147, 149, 153, 165, 173, 175, 180

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior y en la sección media de la sección superior. Se la registra en la Asociación de Facies 2b. También se observada en las Localidades 2 y 3.

Descripción:

La preservación horizontal del *spreite* presenta meandros con arcos angulosos (Figs. 3.16—3.18), con flancos de un ancho de 0.14 mm a 0.61 mm. Generalmente, la relación A/L (amplitud/longitud) = 1, 1 (Figs. 3.16, 3.17, 3.18B) y la relación distancia entre meandros se mantiene casi constante, excepto en un sector de un espécimen que presenta sucesivos meandros angulosos (Fig. 3.18A).

Se reconoció entrecruzamiento de trayectorias horizontales similares del *spreite* de distintos especímenes (Fig. 3.18B, flecha de color amarillo). En uno de los especímenes se preservan dos niveles de *spreite* con una diferencia de 1 mm de altura entre ellos y un cambio aparente de 90 grados en la dirección de la trayectoria (Fig. 3.18A). El nivel A es el más basal de toda la estructura, en donde los meandros presentan arcos más redondeados con un ancho máximo de 0.5 cm y un máximo ancho del flanco de 0.61 mm. En el nivel superior (B) se observan meandros de un ancho menor a 0.5 cm con un cambio gradual en los arcos desde morfologías redondeadas a en ángulo agudo. Los últimos son los que predominan. La dirección con la que apuntan los arcos es aproximadamente perpendicular al eje de la traza fósil.

La excavación basal en conexión con el *spreite* se encontró en dos especímenes con poco desarrollo meandriforme (Fig. 3.18). Esta estructura presenta un ancho máximo de 1.64

mm. Se reconocen meniscos cóncavos menores a 0.5 mm como relleno de la excavación basal (Fig. 3.18B). La terminación de la traza fósil presenta una estructura circular, asociada a la excavación basal. Tanto en el material tipo de esta icnoespecie como en otros especímenes colectados se observan estructuras circulares de un ancho de entre 1.56 mm y 2.16 mm (Fig. 3.18, flechas de color rojo) o subcirculares menor a 2.9 mm de longitud en contacto con la excavación basal (Fig. 3.18B, flecha de color rojo). La diferencia vertical entre el nivel de la excavación basal y el *spreite* pudo ser medida en uno de los especímenes siendo de 0.35 mm (Figs. 3.16, 3.18B).

Observaciones:

Los caracteres que distinguen a esta icnoespecie son, sin duda, la morfología de los arcos de los meandros en ángulo agudo y la trayectoria meandriforme regular del *spreite*. A éstos se suma la relación de sus meandros ($A/L=1$). Se observan meandros de un ancho menor a 0.5 cm con un cambio gradual en los arcos desde morfologías redondas a angulares. Este cambio fue descrito y observado anteriormente (Pazos et al., 2015a; Fig.3.16).

Anteriormente se señaló a la excavación basal como meandriforme (Heredia, 2015, fig.10) aunque se han observado pocos especímenes con excavación basal, presenta poco desarrollo de meandros.

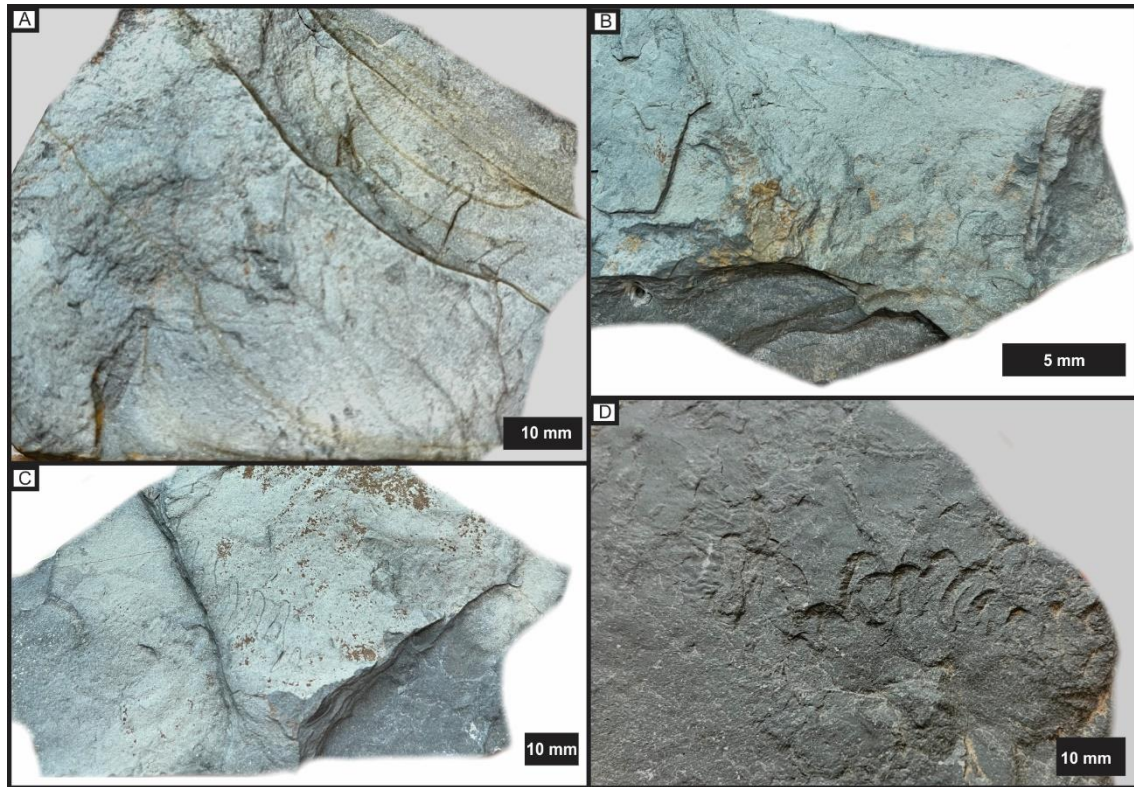


Figura 3.16. *Dictyodora atuelica*. A) Holotipo IANIGLA-Icn 149. B) Paratipo IANIGLA-Icn 146. C) Paratipo IANIGLA-Icn 147. D) Paratipo IANIGLA-Icn 148.



Figura 3.17. *Dictyodora atuelica*. A) Fotografía de campo. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 62 con spreite en preservación horizontal, con meandros angulosos. C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 141. D) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 35. E) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 72. F) Fotografía de campo.

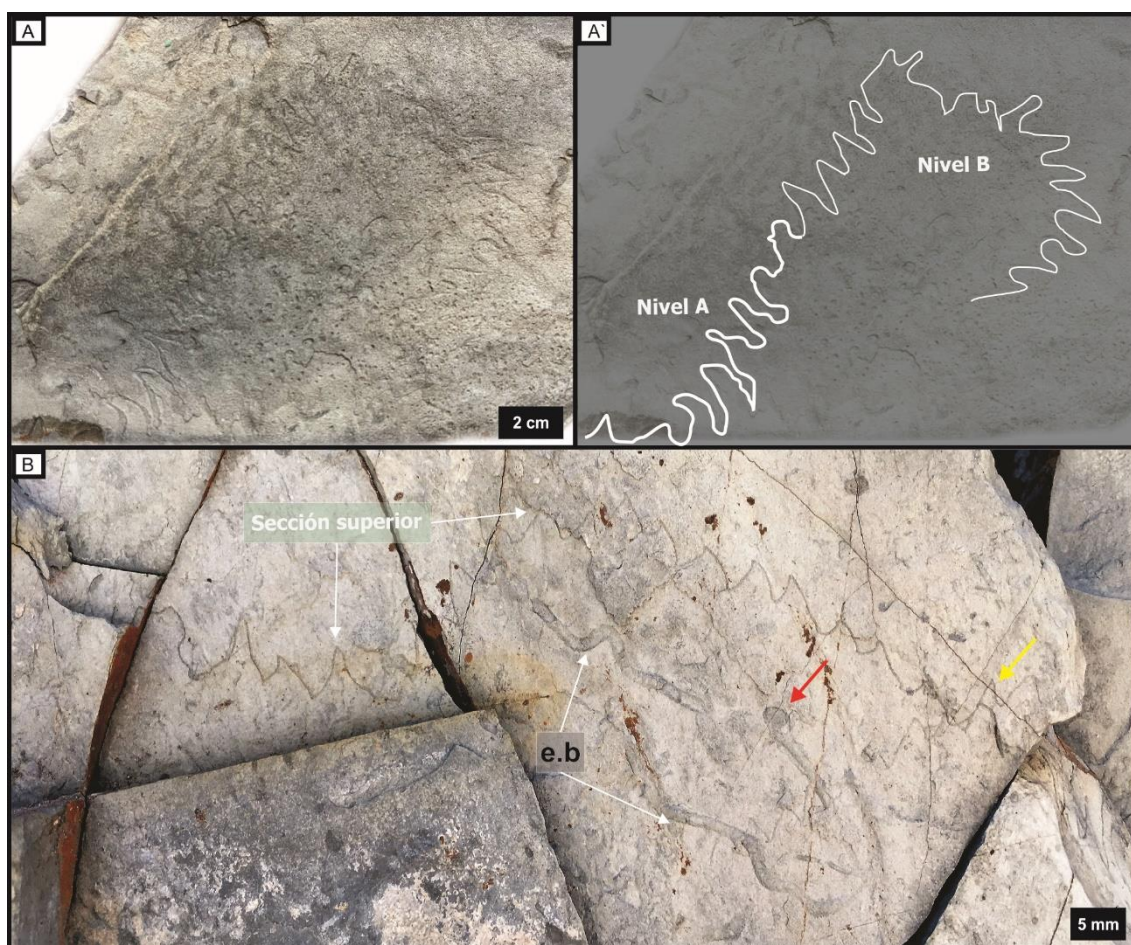


Figura 3.18. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 63. Se distinguen dos niveles, A y B, con cambio en el arco de los meandros. A') Dibujo del ejemplar de A. B) Fotografía de campo del material IANIGLA-Icn 107. Excavación basal con relleno meniscado y estructura terminal (flecha de color rojo).

Dictyodora scotica

Figuras: 3.7, 3.13D, 3.15A, B, 3.19

Especímenes: IANIGLA-Icn 34, 50, 59,61, 76, 80, 86, 87, 137, 145, 152, 156, 179.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior y en la sección media de la sección superior. Se la registra en la Asociación de Facies 2b. También se observada en las Localidades 2 y 3.

Descripción:

La preservación horizontal del *spreite* presenta trayectorias horizontales de meandros regulares. Los arcos de los meandros se caracterizan por ser redondeados (Figs. 3.13D, 3.19). Se encontraron especímenes con la excavación basal y el *spreite* en conexión (Figs. 3.19E, F). La excavación basal presenta una trayectoria meandriforme con relleno meniscado, con meniscos menores a 1 mm y un ancho de 2.43 mm- 3.64 mm. Se ha observado a la excavación basal con disposición espiralada. En cuanto al desarrollo del *spreite*, presenta trayectorias meandriformes regulares con arcos redondeados. No se ha observado ni el desarrollo de rulos en los especímenes analizados ni otros órdenes de sinuosidad distintos a uno. La relación $A/L > 1$ de los meandros (Fig. 3.19). El ancho de los flancos de los meandros presenta un rango de 0.20 mm a 0.54 mm.

Se observan estructuras subcirculares de 3.64 mm de ancho máximo dispuestas cercanas a la excavación basal, y estructuras espiraladas cercanas al *spreite* (Fig. 3.19E, flechas de color lila). Se reconocen estructuras circulares de menos de 1 mm de diámetro (Fig. 3.19C, flechas de color rojo).

Observaciones:

La trayectoria meandriforme de la excavación basal y su ancho coinciden con lo descrito en la literatura, aunque el ancho observado en especímenes en esta unidad es menor. Se observan trayectorias helicoidales de la excavación basal que no han sido descritos para esta icnoespecie hasta el momento. El *spreite* presenta trayectorias meandriformes regulares. Si bien se han descrito algunos especímenes con trayectorias de meandros irregulares (Benton y Trewin, 1980, fig 3A) o con desarrollo de rulos marcados o pequeños (Benton y Trewin, 1980, fig 3B; Benton, 1982a) o con arcos de

ángulo agudo (Benton y Trewin, 1980, fig 3C), los mismos podrían ser asignables a otras icnoespecies de *Dictyodora*.

La presencia de estructuras espiraladas, las cuales tridimensionalmente representan una estructura helicoidal, representa cambios de nivel del productor nunca antes mencionado para esta icnoespecie.

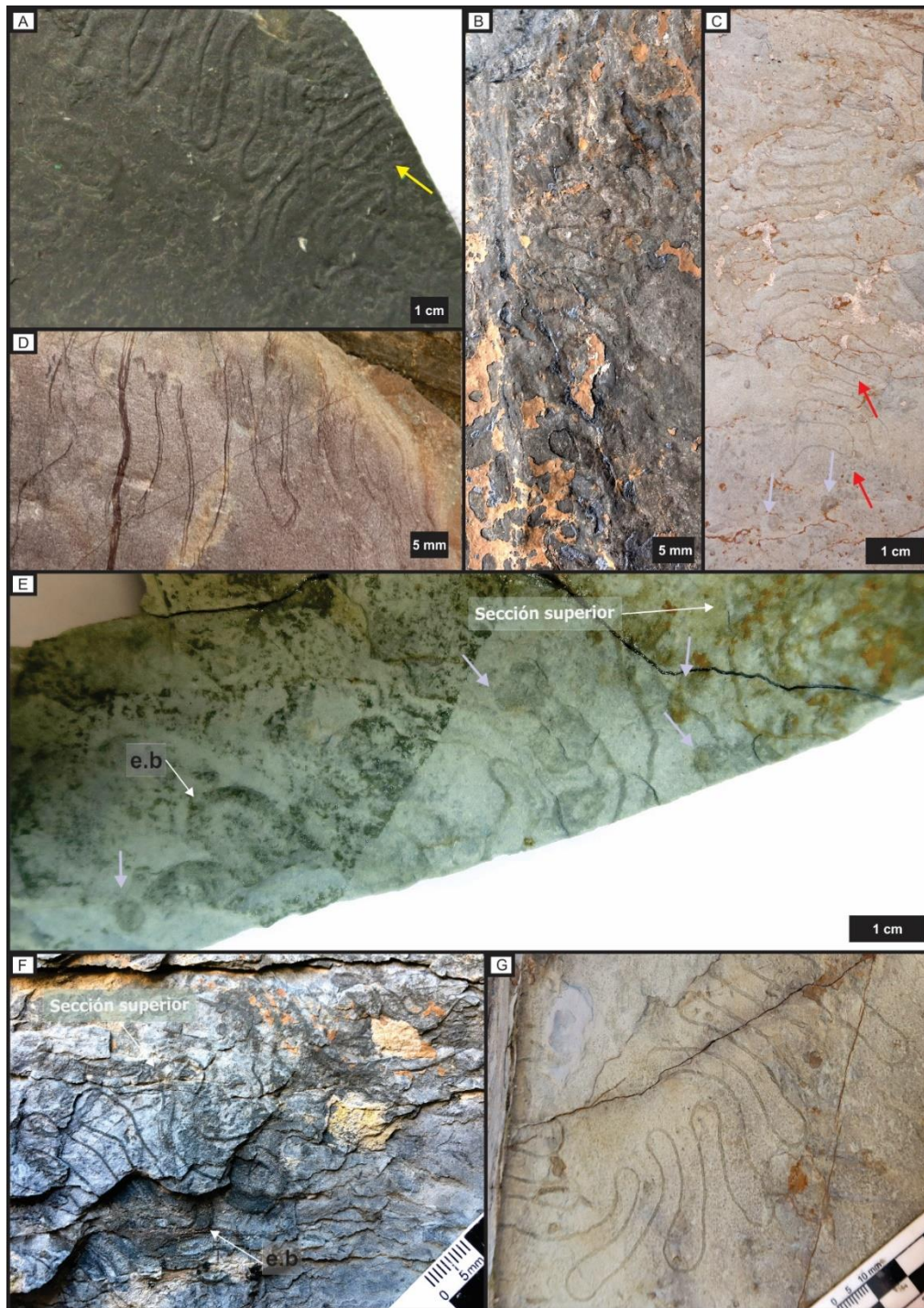


Figura 3.19. *Dictyodora scotica*. A) Fotografía de campo en la Localidad 3 donde se observan dos especímenes de meandros regulares con arcos redondeados que se entrecruzan (flecha de color amarillo). B) Fotografía de campo en la Localidad 3 donde se observa la trayectoria del *spreite* con meandros regulares. C) Fotografía de campo donde se observa la trayectoria horizontal meandriforme del *spreite* y estructuras circulares (flechas de color rojo) D) Fotografía de campo de *spreite* en preservación horizontal de meandros regulares. E) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 34 donde se observa la excavación basal meniscada en conexión con el *spreite*. F) Fotografía de campo de la Localidad 2; espécimen con meandros regulares con arcos redondeados y excavación basal en conexión. G) Fotografía de campo de la Localidad 1; espécimen con meandros regulares en una trayectoria mayormente horizontal del *spreite*.

Dictyodora silurica

Figuras: 3.20, 3.21

Especímenes: IANIGLA-Icn 104, 116

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b. También se observada en la Localidad 2.

Descripción:

Estos ejemplares se distinguen por la morfología general de trayectorias meandriiformes del *spreite* que tienden a espiralarse (Figs. 3.20A, B, 3.21), si bien son pocos los ejemplares donde esto se halla completo. Cuando los meandros se espiralan dejan un espacio máximo de 1 mm entre cada vuelta. Se observaron meandros tanto regulares como irregulares (Figs. 3.20, 3.21). En el caso del espécimen IANIGLA-Icn 104 (Fig. 3.20A, A') se distinguen más de diez meandros regulares con una relación $A/L > 2$. El ancho medido es de 0.36 mm como mínimo y 0.80 mm de máximo. Se observó un ancho de 0.57 mm en la sección media, mientras que en la sección superior es de 0.36 mm (Fig. 3.20C). El *spreite* presenta dos meandros regulares con arcos redondeados con una distancia entre meandros de casi 4 mm, que se continúan con un meandro con un arco más anguloso hasta pasar a formar meandros irregulares donde se puede distinguir un rulo (Fig. 3.20C). Se observó sinuosidad secundaria irregular tanto en meandros regulares como irregulares (Fig. 3.20A', C). Se distinguen estructuras espiraladas que se disponen cercanas a la trayectoria del *spreite* con un ancho de entre 0.5 y 1 cm (Fig. 3.20, flechas de color lila). Por otra parte, se reconocen otras estructuras con formas subcirculares de 3.41 mm de longitud máxima en la terminación del *spreite*, y también entre los meandros del *spreite* pero con diferentes tamaños a los previamente mencionados (Figs. 3.20, 3.21, flechas de color rojo).

La sección inferior se encuentra preservada (Figs. 3.20C, 3.21B, círculo de color blanco). Se observa al *spreite* que se contacta en la mitad de la excavación basal. Esta última presenta una trayectoria meandriforme con meandros con distancias entre meandros cortas. La excavación basal se dispone en meandros muy poco pronunciados más largos que anchos y presenta un ancho de 2.65 mm en promedio (Fig. 3.20). El relleno de la excavación basal está compuesto por meniscos de 1 mm de ancho. En particular, como se mencionó anteriormente en la descripción icnogénica, es en uno de los especímenes asignables a esta icnoespecie en donde se observa a la excavación basal compuesta por tres partes, un cilindro central de 1 mm y meniscos a ambos lados (Fig. 3.21C).

Observaciones:

Se encontraron pocos especímenes asignables a *D. silurica*, en comparación con las otras icnoespecies. Las trayectorias horizontales meandriformes del *spreite* que tienden a espiralarse son característicos. Tal como se observa en especímenes descritos anteriormente y en fotografías del material tipo, en los especímenes de esta unidad se observan tanto meandros regulares como irregulares. Asimismo, se observó sinuosidad secundaria similar a la figurada en el material tipo (Yang y Hu, 1992, fig 2.5).

Se describe por primera vez a la excavación basal en arenisca fina donde se la observa compuesta por tres partes. Esto se asemeja a lo descrito por Benton (1982a) para *Dictyodora liebeana*, siendo la excavación basal similar a *Nereites* en el sentido de que es tripartita. Dado que en niveles pelíticos se distingue únicamente el relleno meniscado de la excavación basal, puede que la preservación tripartita esté relacionada con un tamaño de grano mayor. La presencia de estructuras espiraladas, que tridimensionalmente representan una estructura helicoidal, representa cambios de nivel del productor tal como fue mencionado anteriormente.

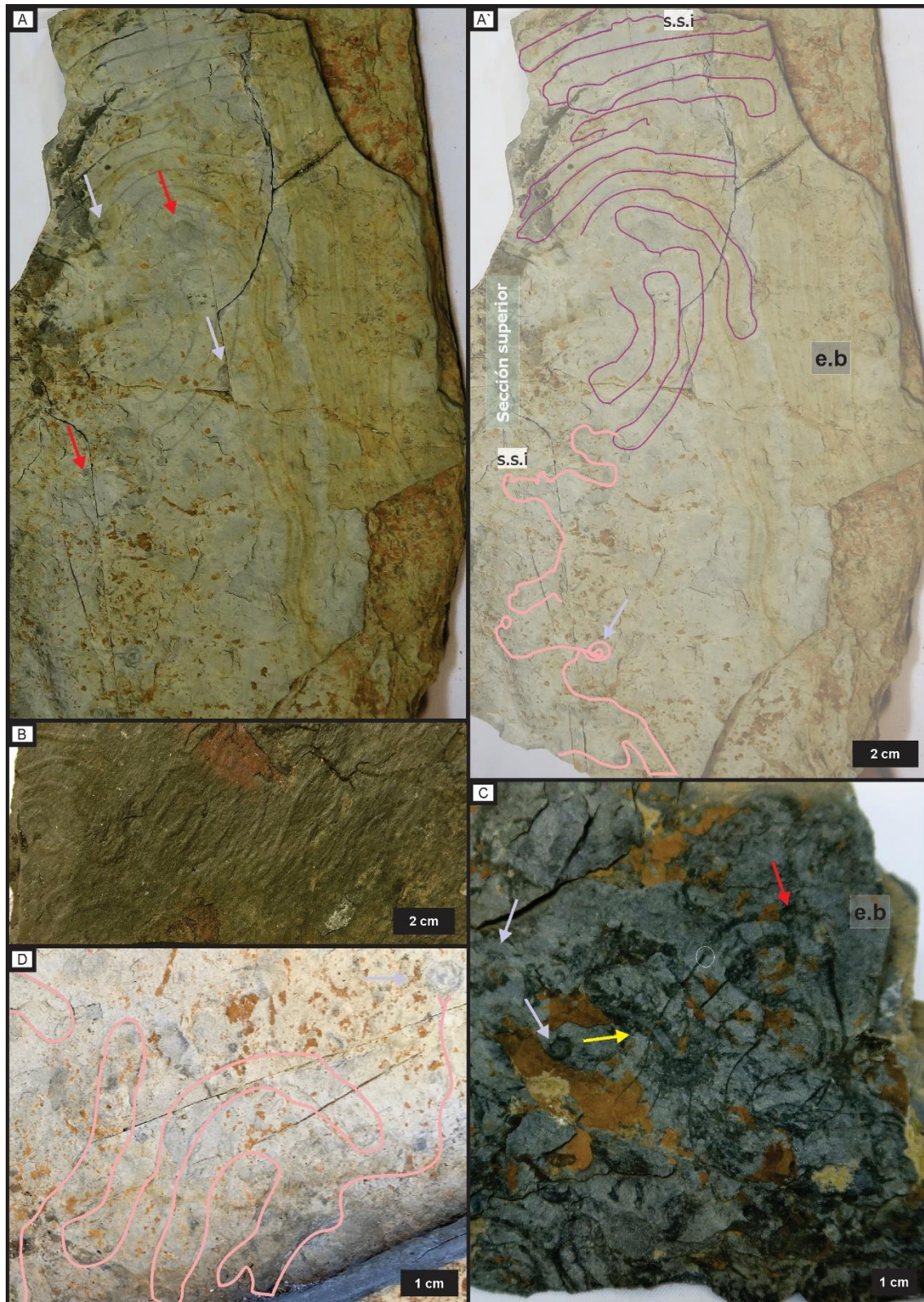


Figura 3.20. *Dictyodora silurica*. A, A') Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 104 de la Localidad 1. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 137 de la Localidad 1 con *spreite* con una trayectoria espiralada (izq) que pasa a una trayectoria de meandros regulares con arcos redondeados (der). C) Fotografía de uno de los especímenes del ejemplar IANIGLA-Icn 116 de la Localidad 2. Se encuentra en relación de corte con IANIGLA-Icn 118 *Nereites missouriensis*. (flecha de color amarillo). D). Fotografía de campo de meandros irregulares que tienden a espiralarse.

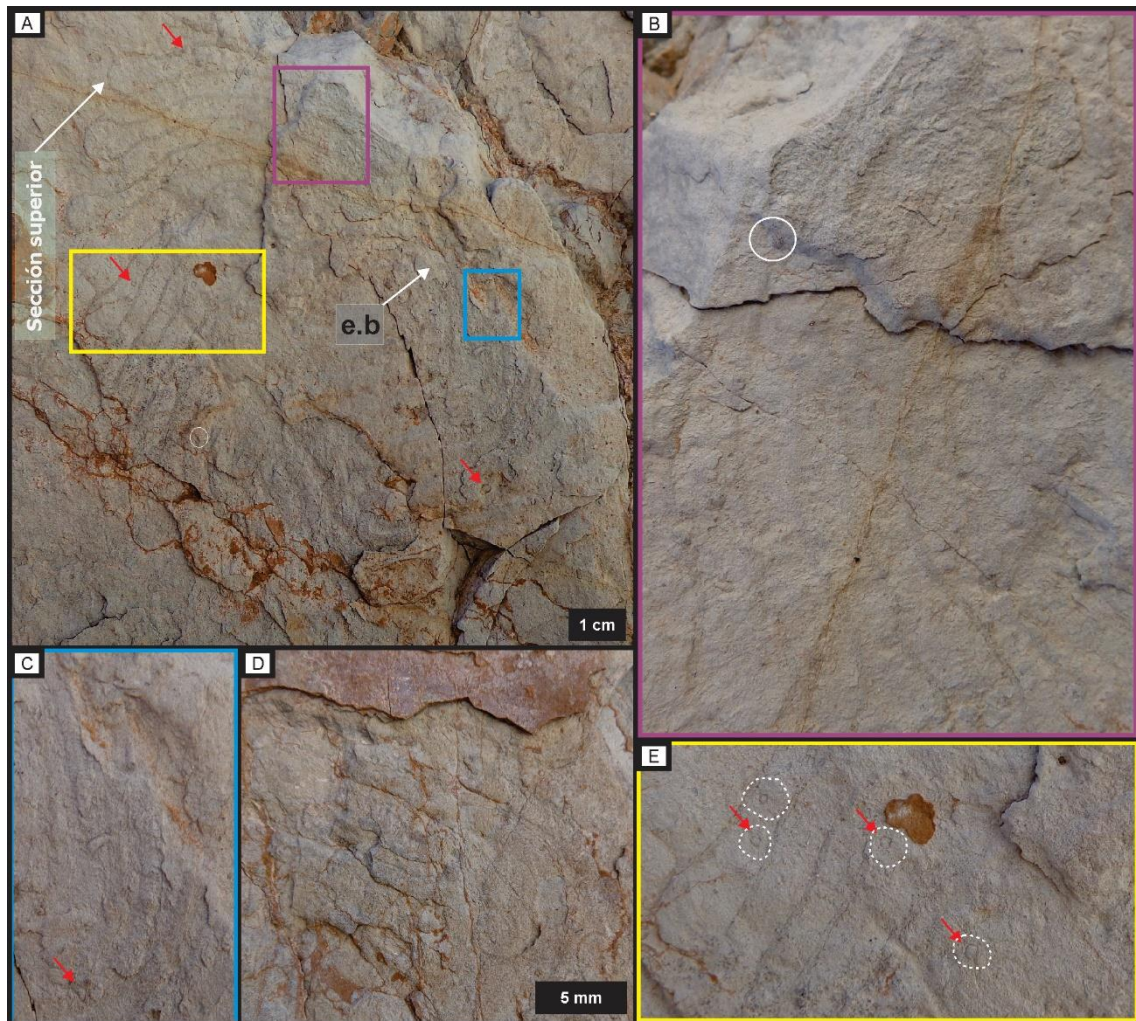


Figura 3.21. *Dictyodora silurica*. Fotografía de campo de espécimen preservado en arenisca fina en la Localidad 1. A) Fotografía general del espécimen. B) Detalle de A donde se observa la conexión de la excavación basal (e.b., círculo de color blanco) con el *spreite*. C) Detalle de A donde se observa la excavación basal con con las dos estructuras mencionadas en el texto principal. D) Excavación basal del espécimen donde se observa el relleno meniscado. E) Detalle de A donde se observan las estructuras con formas subcirculares (flechas de color rojo) rodeadas de una estructura meniscada asignable a la excavación basal (líneas punteadas).

Dictyodora tenuis

Figura: 3.22

Especímenes: IANIGLA-Icn 40, 88, 117, 123.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b.

Descripción:

La trayectoria del *spreite* generalmente se restringe a áreas relativamente pequeñas (Fig. 3.22), disponiéndose irregularmente, aunque pueden distinguirse meandros cortos, presentando mayor amplitud que longitud. El ancho de los meandros es de 0.13 mm a 0.68 mm. No se observaron excavaciones basales.

Observaciones:

El tamaño pequeño de esta icnoespecie es la que la caracteriza; históricamente se señala a *D. tenuis* como una “pequeña traza meandriforme irregular” (M’ Coy, 1851b). Sin embargo, el carácter “tamaño” no es una icnotaxobase válida, lo cual representa un problema.

En particular el *spreite* se dispone en expresiones horizontales con trayectorias irregulares sin entrecruzamientos. El patrón del *spreite* en la horizontal es compartido con otra icnoespecie, *D. zimmermanni*. Otro carácter que podría ser utilizado para diferenciar esta icnoespecie es la sinuosidad secundaria, pero es también un carácter controversial (ver Tabla 3.4).

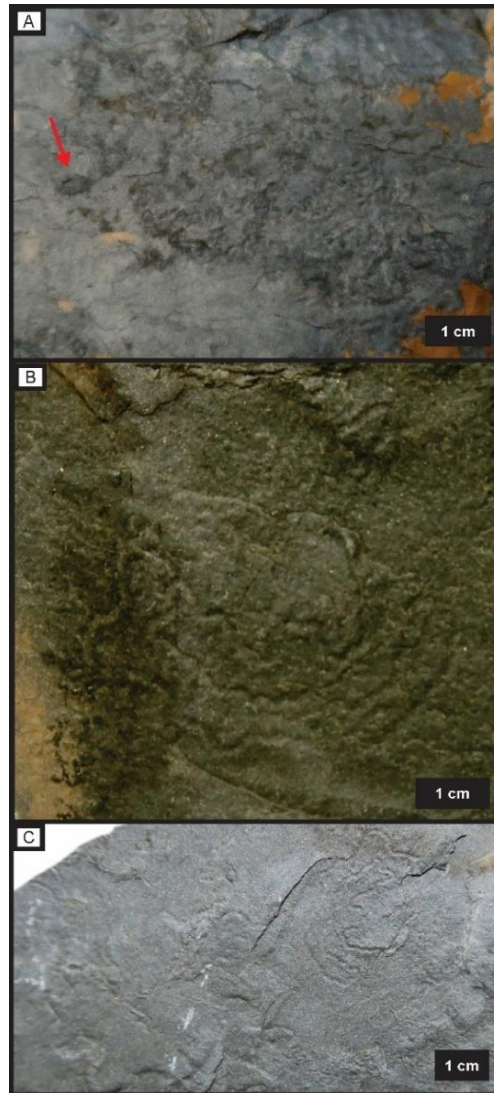


Figura 3.22. Fotografías de ejemplares de la Localidad 1 A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 117. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 88. C) Fotografía de uno de los especímenes asignados a *Dictyodora tenuis* del ejemplar IANIGLA-Icn 40.

Dictyodora zimmermanni

Figuras: 3.12, 3.23E-J

Especímenes: IANIGLA-Icn 56, 66, 69, 70, 91, 97, 105, 128, 138.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b. También se ha observado en la Localidad 3.

Descripción:

El espécimen IANIGLA-Icn 97 se observa decorticado en distintos niveles (Figs. 3.12A, 3.23H). La excavación basal presenta una trayectoria horizontal meandriforme (Fig. 3.23A, B) que en algunos casos puede continuar hasta dar una vuelta de espiral (Figs. 3.12, 3.23 B, G, H, flechas de color lila). El ancho máximo de la excavación basal es de 0.27 cm en donde se espirala, mientras que en el resto de la trayectoria es de 0.20 cm de ancho (Fig. 3.12A). En corte transversal presenta una morfología lenticular. La trayectoria meandriforme de la excavación basal exhibe meandros con arcos redondeados con mayor amplitud que longitud. En algunos sectores meandriformes la distancia entre meandros es menor a 1 mm y en otros los meandros contactan entre sí (Figs. 3.12, 3.23B, H). Diferentes formas de preservación se observan en una trayectoria aproximada de 10 cm de largo (Fig. 3.23B, H). Se preserva tanto el tope de la excavación basal como la base y distintas secciones de ésta (Fig. 3.12); presenta un relleno de meniscos menores a 0.55 mm (Figs. 3.12B, C, 3.23H). En este espécimen y en otros (Fig. 3.23) la excavación basal se preserva en conexión con el *spreite* (Figs. 3.12, 3.23A, B, H). El *spreite* se dispone con una trayectoria horizontal irregular (Fig. 3.23A, G) o meandriforme que va desde meandros irregulares hasta meandros regulares con sinuosidad secundaria irregular (Figs. 3.12, 3.23B, C, D, H; Gutiérrez et al., 2021, fig 8c) o únicamente presentan meandros irregulares (Fig. 3.23A, F). Se reconocen entrecruzamientos y rulos en distintos especímenes en trayectorias horizontales del *spreite* (Fig. 3.23, flechas de color amarillo). El ancho del *spreite* varía entre 0.17 mm y 0.60 mm.

Observaciones:

La morfología de la trayectoria horizontal del *spreite* es muy variable. Las características descriptas en la literatura sobre el patrón de meandros de primer orden y

sobre la sinuosidad secundaria para esta icnoespecie se contradicen entre sí, con lo cual permiten incluir una amplia variedad de morfologías de la trayectoria del *spreite* horizontal que se superponen con características de otras icnoespecies. La presencia de rulos dispuestos irregularmente constituye una excepción ya que es la única icnoespecie que los presenta en esta disposición.

La excavación basal presenta un menor ancho en comparación con otros especímenes descritos por otros autores. En esta Tesis se observa por primera vez en la excavación basal una trayectoria de meandriforme a espiralada en especímenes asignables a esta icnoespecie. No se observaron estructuras terminales, pero sí la morfología lenticular de la excavación basal.

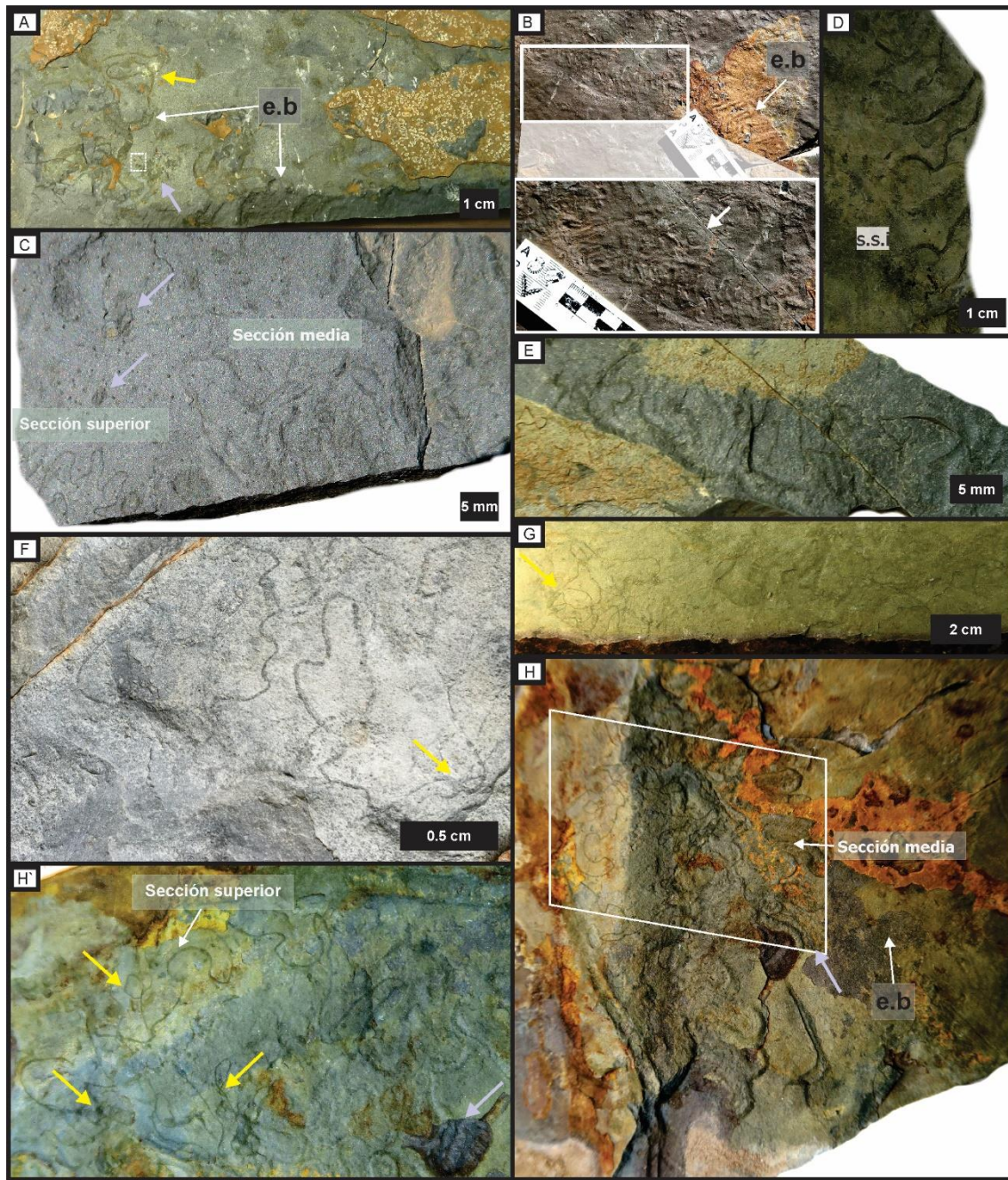


Figura 3.23. *Dictyodora zimmermani*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 56 de la Localidad 3 donde se observa la excavación basal (e.b) y el *spreite* de meandros irregulares que forma un rulo (flecha de color amarillo). En el rectángulo se observan estructuras asignables a *Chondrites*. B) Fotografía de campo de *Dictyodora zimmermani* en la Localidad 1 donde se observa la excavación basal y el *spreite* con una trayectoria meandriforme horizontal con meandros regulares con sinuosidad secundaria. Se distinguen estructuras espiraladas (flecha de color lila). C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 91. D) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 66 con meandros de primer orden regulares y sinuosidad secundaria irregular. E) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 105. F) Fotografía de campo de *spreite* horizontal de *Dictyodora zimmermani*. G) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 128. H) Ejemplar IANIGLA-Icn 97 (der), detalle de la sección superior (recuadro blanco, izq). Se observan entrecruzamientos del *spreite* (flechas amarillas) y trayectorias espiraladas de la excavación basal (flechas de color lila).

Dictyodora liebeana?

Figuras: 3.10B, 3.24

Especímenes: IANIGLA-Icn 101, 102, 103, 134, 135.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b. También se ha observado en la Localidad 3.

Descripción:

El *spreite* de esta icnoespecie es el más complejo, producto de numerosos entrecruzamientos (Fig. 3.24, flechas de color amarillo). Presenta trayectorias irregulares o con rulos regulares; en el caso de estos últimos existe una distancia mínima de 5.27 mm y máxima de 11 mm entre intersecciones (Fig. 3.24A, B). Ocasionalmente presenta rulos irregulares (Fig. 3.24C). Esta trayectoria tiende a espiralarse, presentando como máximo 3 vueltas (Fig. 3.24, flechas de color lila). Se observaron estructuras subcirculares de diámetro máximo 0.20 cm en la porción central de la espiral o entre trayectorias adyacentes del *spreite* (Fig. 3.24 B, flechas de color rojo).

La excavación basal no se encontró en conexión con el *spreite*. Sin embargo, hay dos especímenes que presentan excavaciones basales con numerosos espiralamientos en continuidad con cortas trayectorias meandriformes poco desarrolladas (Fig. 3.10A, B). El ancho de la excavación basal es de aproximadamente 3.17 mm y está preservada en epirelieve negativo. En ambos especímenes se distinguen meniscos con un ancho de 0.68 mm. Los meandros, cuando se los distingue, presentan una distancia entre meandros menores a 0.1 cm, pudiendo estar en contacto con meandros adyacentes (Fig. 3.10B, flecha de color blanco). La excavación basal presenta una altura de al menos 1.23 mm pudiendo distinguirse su morfología lenticular.

Observaciones:

Si bien el carácter diagnóstico de esta icnoespecie es la complejidad en la irregularidad de su trayectoria que tiende a espiralarse (Pfeiffer, 1968, fig X; Orr et al., 1996, fig 7c; Baucon y Neto de Carvalho, 2008, fig 23), en los ejemplos más claros de la literatura se observa un patrón concéntrico que comienza con un espiral en el centro y continua con vueltas irregulares, con rulos o meandros tanto regulares como irregulares (Fig. 3.24). En los materiales descritos en esta Tesis no se observa tan concéntrica sino más estirada, aunque la presencia de trayectorias del *spreite* con rulos regulares es propia de esta icnoespecie.

Especímenes similares a los encontrados en la unidad se han descrito en la literatura (Seilacher, 1967a, p 78; Benton, 1982a, fig 8b; Mikuláš et al., 2004, fig VI,2; Uchman, 2007, fig 15.12; De Luca y Basilici, 2013; Kováček y Lehotský, 2016, fig 2d; Lehotský, 2016, fig 5a; Muszer, 2020b, fig 5g, a, fig 6) aunque el material de la Tesis representaría solamente una parte de estos ejemplares. Asimismo, existen ejemplos con características similares asignados a esta icnoespecie a pesar de no presentar las porciones espiraladas, como por ejemplo el caso del ejemplar IANIGLA-Icn 63 que se asemeja al espécimen de Mikuláš et al. (2004, fig II.4).

La excavación basal presenta trayectorias meandriformes que se espiralan y entrecruzan en varios sectores, siendo ésta la morfología más compleja observada en las trayectorias de la excavación basal en esta Tesis. Se considera que el *spreite* correspondiente a estas excavaciones basales tendría la morfología típica de esta icnoespecie y por eso se le asigna a la misma con dudas.

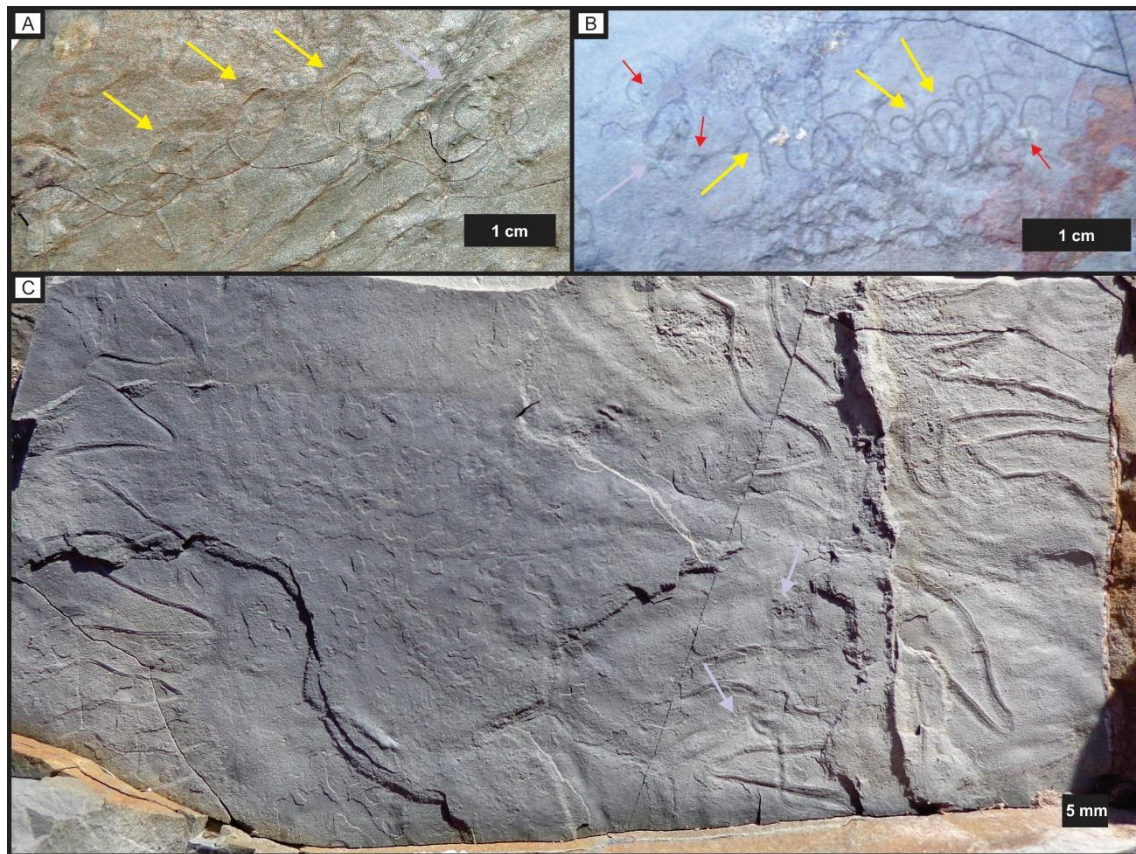


Figura 3.24. *Dictyodora liebeana*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 133. Se observa el *spreite* compuesto por una trayectoria horizontal que forma rulos regulares. B) Figura modificada de (Gutiérrez et al., 2021b, fig d). C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 63 que presenta una trayectoria del *spreite* con meandros regulares e irregulares con distintas formas en los arcos; se observan estructuras espiraladas que interrumpen el flanco (flechas de color lila).

***Dictyodora* isp.**

Figuras: 3.11, 3.13.

Especímenes: IANIGLA-Icn 46, 52, 53, 81, 82, 84, 85, 106, 144, 167, 169

Registro:

Se observa en todas las localidades. En la Localidad 1, se encuentra en la Asociación de Facies 2a y 2b.

Descripción:

Incluye especímenes que no se pueden asignar icnoespecíficamente ya que sólo se cuenta con la excavación basal, pudiendo ser asignada la misma a más de una

icnoespecie. También incluye especímenes donde el *spreite* presenta poca trayectoria, siendo uno o dos meandros los que se encuentran. Si bien se puede distinguir si los mismos son regulares o no, la información no es suficiente para una asignación icnoespecífica.

3.3.8.3. Casos de intergradación entre icnoespecies

Dentro del material analizado en esta unidad se observan transiciones morfológicas en preservaciones horizontales del *spreite* en especímenes de *Dictyodora*. La mayoría de los especímenes con intergradaciones se hallaron en la Localidad 1 en la sección inferior, en la Asociación de Facies 2b, aunque también se registran en la sección superior en la misma asociación. Especímenes con intergradaciones de *D. scotica*, *D. atuelica* y *D. tenuis* fueron publicados en Gutiérrez et al. (2021) como resultado de las investigaciones de esta Tesis. Además de estos casos, se reconocieron nuevas transiciones entre otras icnoespecies. Todos los casos de intergradación de *Dictyodora* hallados en la unidad se describen a continuación, y se discute su posible asignación a nivel icnoespecífico. Es importante remarcar que la única icnoespecie que no presentó ningún caso de intergradación fue *D. silúrica*; mientras que la icnoespecie que menos casos de intergradación presentó fue *D. tenuis*. Contrariamente a los casos anteriores, *D. atuelica* fue la que mayores casos de intergradación presentó.

Figuras: 3.25—3.35

Especímenes: IANIGLA-Icn 37, 38, 48, 49, 55, 61, 63, 64, 78, 79, 89, 90, 92, 93, 124, 133, 140.

Caso 1: *Dictyodora atuelica* en intergradación con *D. zimmermanni*

En el caso de un espécimen observado en el campo (Fig. 3.25A), el mismo presenta *spreite* con una trayectoria horizontal meandriforme, de la que integran desde meandros regulares con arcos en ángulo agudo a otros irregulares con arcos redondeados y continúa con meandros regulares con arcos angulosos.

En otro caso el espécimen IANIGLA-Icn 93 (Fig. 3.25B) presenta un *spreite* horizontal con meandros regulares y con arcos angulares que pasan a una trayectoria irregular. Es importante destacar que la morfología de los meandros no permite la asignación a una única icnoespecie ya que contiene características asignables a *D. atuelica* (ej., meandros regulares con arcos con ángulos agudos) y otras asignables a *D. zimmermanni* (ej., meandros irregulares).

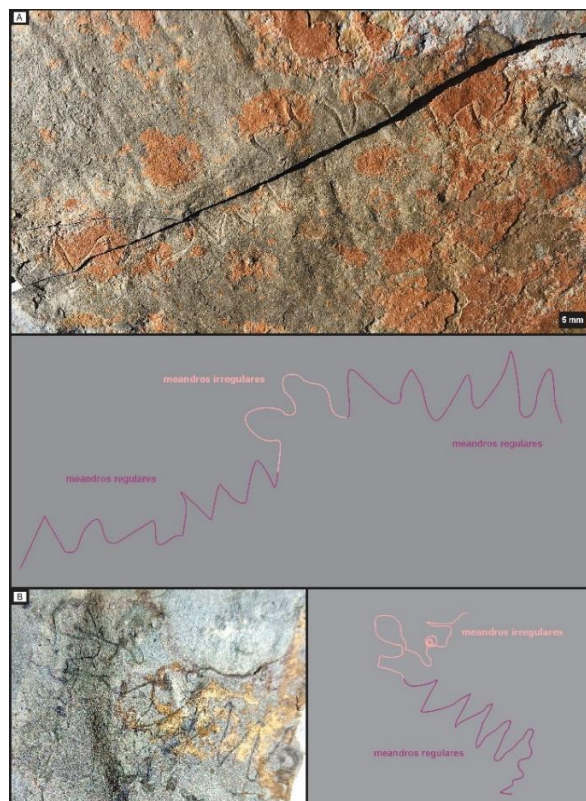


Figura 3.25. *Dictyodora atuelica* en intergradación con *D. zimmermanni*. A) Fotografía de campo de espécimen con intergradación entre *Dictyodora atuelica* y *D. zimmermanni*. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 93 con trayecto meandriforme del *spreite* que pasa de meandros regulares a irregulares.

Caso 2: *Dictyodora scotica* en intergradación con *D. zimmermanni*

Un espécimen observado en el campo presenta una excavación basal espiralada de 12 mm de ancho en conexión con el *spreite* (Fig. 3.26A, flecha de color blanco). El *spreite* desarrolla un curso horizontal de meandros con diferente geometría. Los meandros presentan arcos mayormente redondeados con una longitud menor a su amplitud. El trayecto horizontal del *spreite* comienza con una trayectoria irregular que finaliza con una trayectoria con meandros regulares con arcos redondeados (Fig. 3.26 B, C).

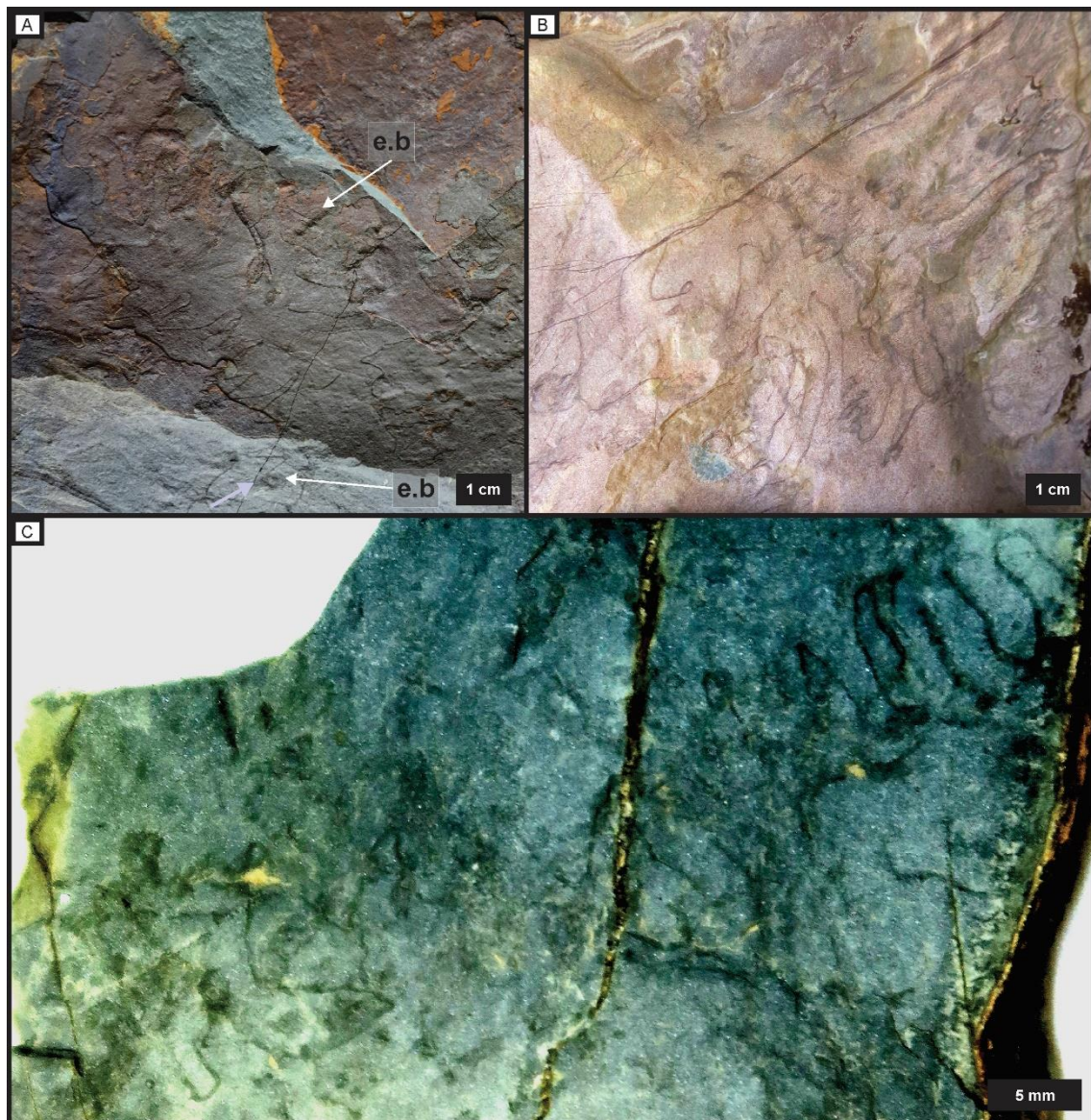


Figura 3.26. *Dictyodora scotica* en intergradación con *D. zimmermanni*. A) Fotografía de campo. B) Fotografía de campo. C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 55.

En el espécimen IANIGLA-Icn 89, se observa un *spreite* horizontal de meandros con arcos redondeados que pasan a un meandro irregular y luego a otros meandros algunos de los cuales presentan órdenes de sinuosidad mayores a uno. Éstos últimos presentan una relación menor entre la amplitud y la longitud que los meandros observados a la izquierda de la figura (Fig. 3.27). Los mismos se continúan con meandros de menor tamaño con arcos agudos para finalizar con meandros pequeños más amplios que largos de arcos redondeados de relación $A/L=1$. Se observa una trayectoria irregular del *spreite* que se espirala hacia la derecha (Fig. 3.27, flecha de color lila). Del análisis de la mayor parte de los caracteres observados en los arcos de los meandros es posible asignar a este espécimen a *D. scotica*, aunque se observan sectores en donde se interconectan distintos rasgos morfológicos en los meandros y entrecruzamientos asignables a *D. zimmermanni*.

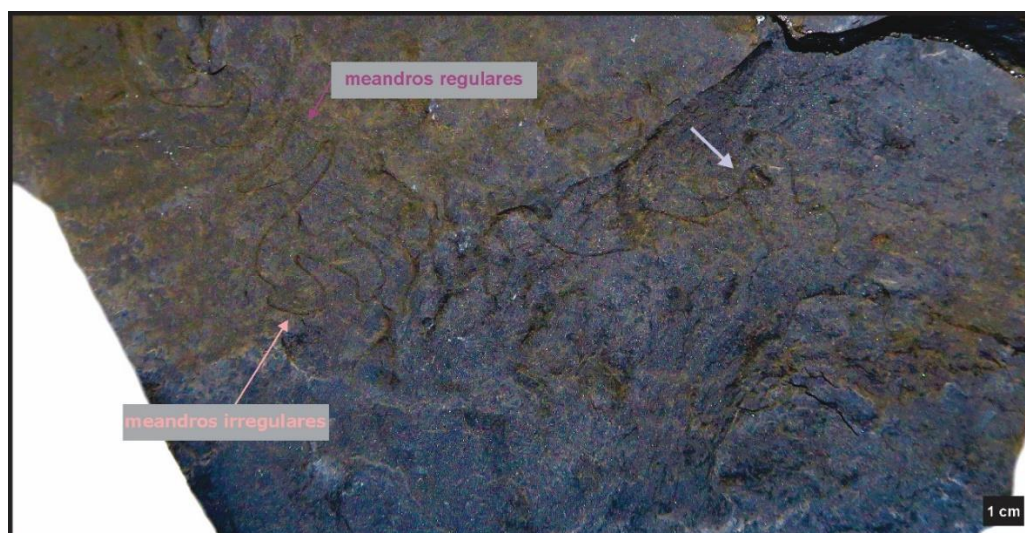


Figura 3.27. Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 89 de la Localidad 1. Se observa una trayectoria horizontal del *spreite* que comienza (izquierda) con meandros regulares de arcos redondeados asignables a *Dictyodora scotica* que conectan con otros meandros irregulares con distinta morfología en el arco de los meandros que termina en una trayectoria irregular que se espirala (flecha de color lila), asignables a *D. zimmermanni* y que continua hacia la derecha con meandros pequeños con mayor amplitud que longitud de arcos redondeados de relación $A/L=1$.

Otro caso destacable es el un espécimen (IANIGLA-Icn 90) que presenta una trayectoria meandriforme horizontal del *spreite*. Los meandros se observan tanto regulares como irregulares, con rulos y entrecruzamientos, aunque no se observa sinuosidad secundaria. Estructuras subcirculares de 3 mm de ancho máximo se observan en el ejemplar, aunque mayormente se disponen sin contacto con el *spreite* (Fig. 3.28, flechas de color rojo). Presenta rasgos diferenciables que permitirían asignarlo a *D. scotica* (ej. regularidad de la trayectoria meandriforme regular y meandros con arcos mayormente redondeados), mientras que en otros sectores concuerda con algunos caracteres (ej., trayectoria irregular del *spreite* y meandros irregulares con entrecruzamientos) que permiten su asignación a *D. zimmermani*.

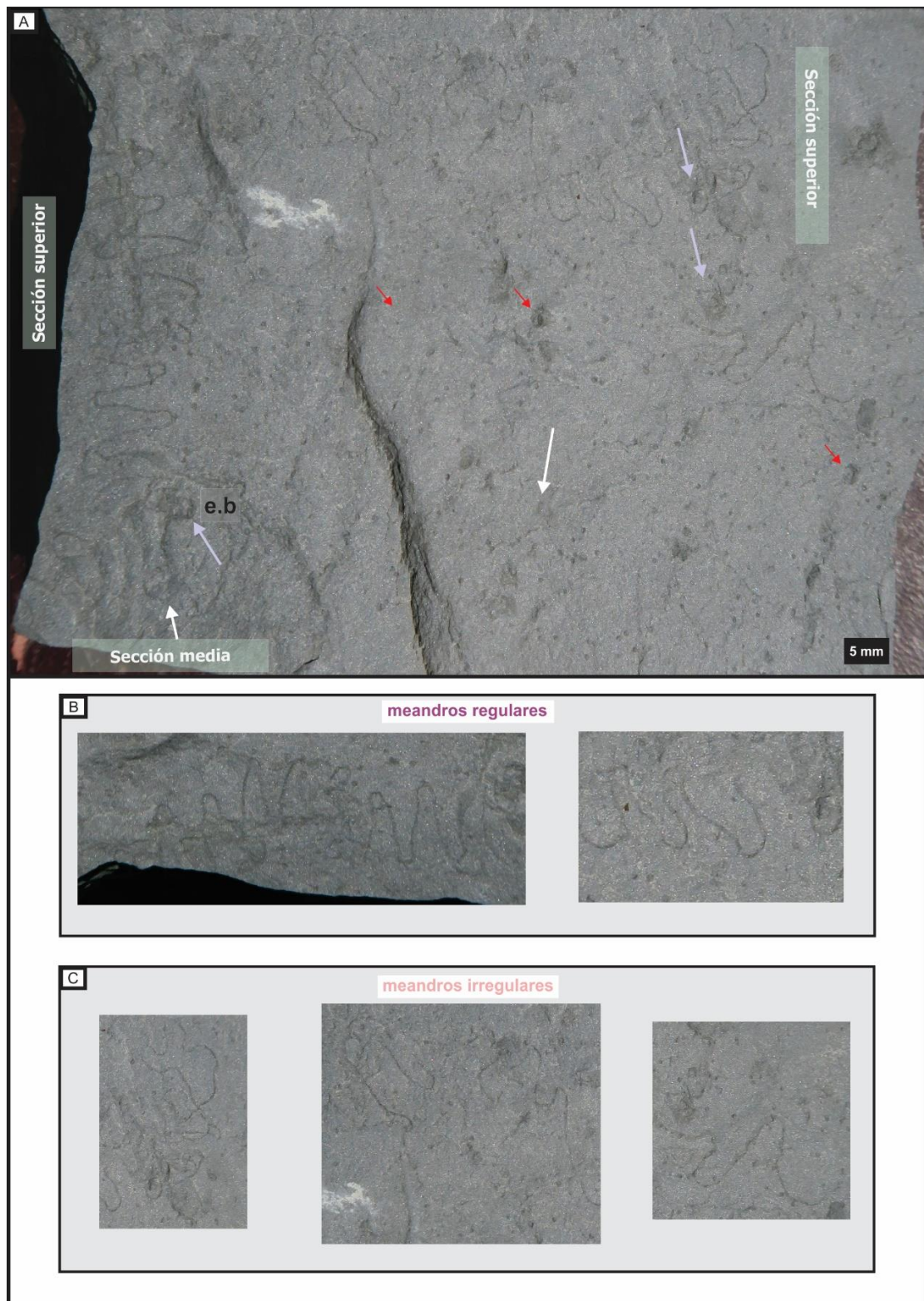


Figura 3.28. *Dictyodora zimmermani* en intergradación con *D. scotica*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 90. En algunos sectores el *spreite* se entrecruza y forma rulos. B) Se observa el *spreite* compuesto por meandros regulares. C) Detalle de trayecto irregular del *spreite* (izquierda) y meandros irregulares.

Caso 3: *Dictyodora scotica* en intergradación con *D. atuelica*

En un ejemplar el espécimen presenta una trayectoria horizontal de *spreite* recta de 10 cm de largo con 10 meandros dispuestos en distintos niveles y con dos morfologías distintivas que se unen con un tramo irregular (Figs. 3.15C, 3.29). En un sector del trayecto de meandros la relación $A/L=1$, en donde los arcos más agudos se presentan en un nivel superior con respecto a otros sectores donde es mayor la relación A/L y con flancos más redondeados. Si se toma en cuenta la morfología del *spreite*, este ejemplar presenta características asociadas tanto a *D. scotica* como a *D. atuelica* en una misma trayectoria.



Figura 3.29. *Dictyodora scotica* en intergradación con *D. atuelica*. Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 140 de la Localidad 1. Trayecto meandriforme regular del *spreite* que pasa de meandros con arcos regulares a meandros con arcos puntiagudos con una relación $A/L=1$.

Caso 4: *Dictyodora atuelica* en intergradación con *D. zimmermanni* y con *D. scotica*.

En este caso se observa una trayectoria horizontal meandriforme del *spreite* (Fig. 30). Se reconocen meandros irregulares con arcos agudos (izquierda) que se desarrollan formando meandros irregulares con sinuosidad secundaria también irregular. Continúan hasta formar meandros regulares con sinuosidad secundaria igualmente regular. Por todo lo mencionado de las características morfológicas del *spreite* es posible asignar a *D. atuelica* el primer tramo, que luego intergrada con *D. zimmermanni* y finaliza con *D. scotica*.

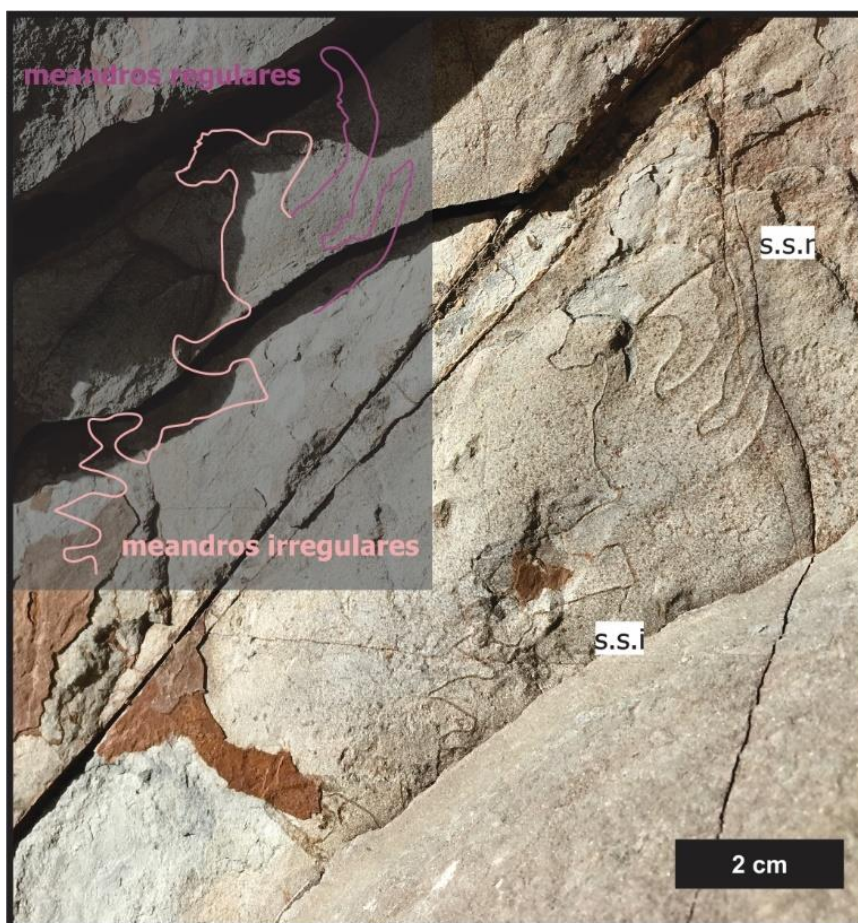


Figura 3.30. Figura modificada de Gutiérrez et al. (2021, fig.8B) con espécimen que presenta de izquierda a derecha, *Dictyodora scotica* en intergradación con *D. atuelica* y con *D. tenuis*. (s.s.r: sinuosidad secundaria regular; s.s.i: sinuosidad secundaria irregular).

Un espécimen que merece ser analizado presenta un caso semejante de intergradación (IANIGLA-Icn 78). El mismo muestra niveles decorticados que permiten analizar a la excavación basal que alcanza 3.18 mm de ancho máximo (Fig. 3.31). La misma, se preserva en hiporelieve negativo donde se observa el relleno interno meniscado y, se preserva a su vez, el tope de la estructura en epirelieve positivo en donde se reconocen líneas de menos de 0.2 mm. En conexión con la zona media de la excavación basal se observa el *spreite*. Se distinguen meandros tanto regulares como irregulares, siendo las últimas dominantes. En algunos meandros se reconocen arcos agudos con áreas entre los mismos desde 2.70 hasta 6 mm, y meandros con arcos desde casi rectangulares a redondeados, con áreas entre ellos entre 3.76 y 1.68 mm y sinuosidad secundaria irregular en algunos de ellos. El ancho de los flancos en la sección media es de 0.70 mm mientras que en la superior es de 0.20 mm. Además, se observan un par de rulos de diferente tamaño. Estructuras subcirculares de 2.9 mm de diámetro se observan en contacto de uno de los flancos de algunos meandros y otras estructuras se encuentran sin contacto con el *spreite* (Fig. 3.31, flechas de color rojo).

En relación con las distintas características morfológicas del *spreite*, sectores con meandros regulares y arcos redondeados son asignables a *D. scotica*, mientras que otros con arcos agudos son característicos de *D. atuelica*. Los meandros irregulares con entrecruzamientos que generan rulos son asignables a *D. zimmermani*.

En cuanto al tamaño de la excavación basal, podría asignarse tanto a *Dictyodora scotica* como de *D. zimmermani*. Se descarta *D. atuelica* ya que presenta un tamaño menor en el ancho de la excavación basal. Se han reconocido terminaciones subcirculares en esta última icnoespecie, sin embargo, no se han descripto anteriormente en *D. scotica*, aunque si se han observado ejemplares con estructuras circulares (Fig. 3.20C).



Figura 3.31. Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 78 de la Localidad 1. Se observa un trayecto horizontal del *spreite* con meandros regulares e irregulares con desarrollo de sinuosidad secundaria (s.s.i: sinuosidad secundaria irregular). Se observan trayectos del *spreite* con tendencia a espiralarse (flecha de color lila). Y se reconocen estructuras ovoides (flechas de color rojo).

Otro ejemplo de esta tipología se observa en un espécimen (IANIGLA-Icn 133), el cual presenta diferentes variaciones morfológicas a lo largo de la trayectoria horizontal del *spreite* (Fig. 3.32). En el mismo, se observan trayectorias meandriformes tanto regulares como irregulares. En un sector, los meandros presentan una relación de $A/L=1$ y arcos agudos, ubicados en el nivel superior. Mientras que, en otros sectores en el mismo nivel, los meandros presentan una $A/L>1$, y arcos redondeados. La trayectoria hacia el extremo derecho de la figura 3.32 presenta con entrecruzamientos y rulos.

De acuerdo con la morfología del *spreite*, en la sección de la izquierda de la figura 3.32 presenta características asignables a *D. atuelica*, que se continúa con un trayecto meandriforme asignables a *D. scotica*, y en la sección derecha de la figura 3.32 presenta una trayectoria irregular con numerosos entrecruzamientos que se corresponden con *D. zimmermanni*.

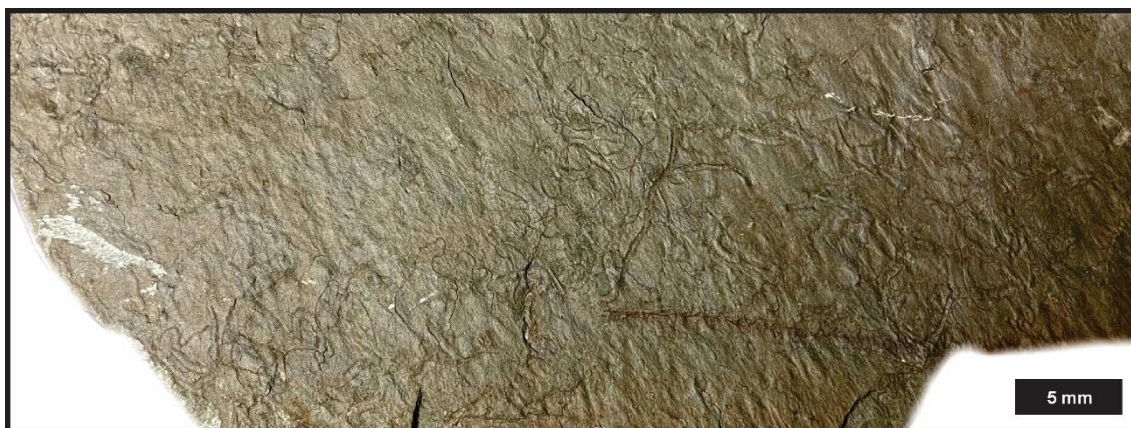


Figura 3.32. *Dictyodora atuelica* en intergradación con *D. zimmermanni* y con *D. scotica*. Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 133 de la Localidad 3. Trayectos del *spreite* meandrosos regulares e irregulares que pasan a trayectos irregulares con numerosos entrecruzamientos.

Caso 5: *Dictyodora atuelica* en intergradación con *D. zimmermanni* y *D. liebeana*?

Este particular espécimen (Fig. 3.33) presenta *spreite* con una trayectoria horizontal compuesta por meandros regulares de arcos agudos que pasan lateralmente a una trayectoria irregular con entrecruzamientos (flechas de color amarillo) y meandros irregulares que terminan espiralándose y con numerosos entrecruzamientos en niveles superiores (flechas de color blanco). Este patrón es repetido en varios sectores de la traza fósil (Fig. 3.33). El *spreite* se encuentra en conexión con la excavación basal en un nivel inferior (Figs. 3.8B, 3.33), y presenta un trayecto espiralado (flecha de color lila) en donde se distingue el relleno con meniscos de 2 mm de ancho como máximo.

El primer trayecto descrito es asignable a *D. atuelica* mientras que el segundo coincide con *D. zimmermanni*. Finalmente, los trayectos con espiralamientos irregulares y entrecruzamientos son asignables a *D. liebeana*.

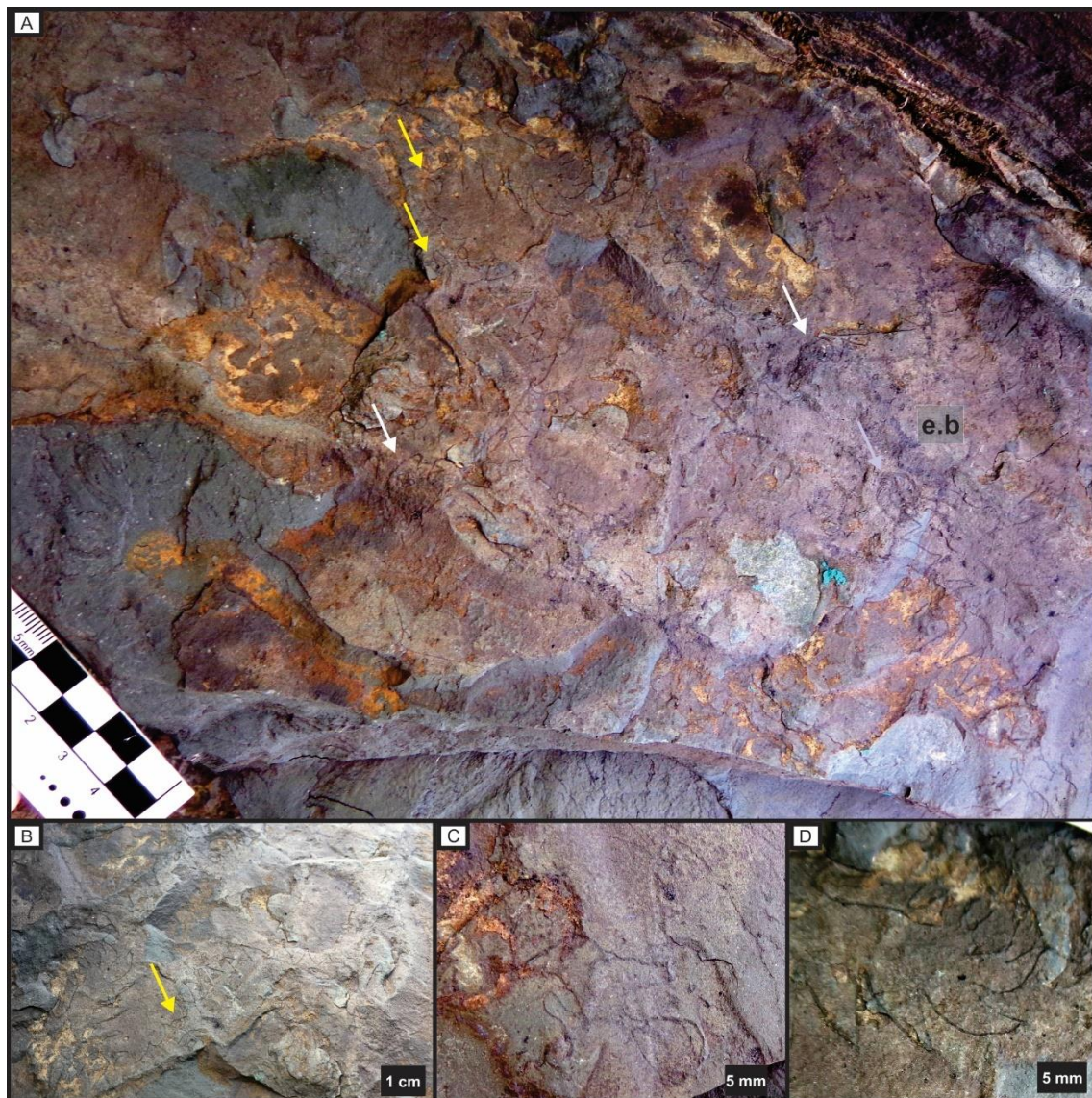


Figura 3.33. A) Fotografía de campo de espécimen de un caso de intergradación entre *Dictyodora atuelica* con *D. zimmermanni* y *D. liebeana* en la Localidad 1. Parte de este espécimen fue figurado en la Figura 8B. Se observa una trayectoria del *spreite* con meandros regulares de arcos puntiagudos (B) que continúan con una trayectoria horizontal irregular con entrecruzamientos y meandros irregulares que finaliza espiralándose (flechas de color blanco) con numerosos entrecruzamientos (flechas de color amarillo). Se observa la excavación basal con su relleno meniscado en una trayectoria espiralada (flecha de color lila). B) Detalle del trayecto horizontal con meandros regulares con arcos puntiagudos. C) Detalle de parte de la trayectoria horizontal irregular con entrecruzamientos y meandros irregulares. D) Detalle de meandros irregulares con arcos angulares que tienden a espiralarse.

Caso 6: *D. atuelica* en intergradación con *D. liebeana* y *D. zimmermanni*

La laja figurada en 3.34 presenta numerosos especímenes (IANIGLA-Icn 37; IANIGLA-Icn 43; IANIGLA-Icn 44) con diferente relación de corte en sus trayectorias (Fig. 3.34, flechas de color amarillo). Las trazas se encuentran preservadas en distintos niveles horizontales y su continuidad en otros niveles se observa en planos verticales a inclinados.

En uno de los especímenes (1) se distingue a la excavación basal preservada en corte longitudinal con un ancho máximo de 3.22 mm que se dispone en un trayecto espiralado y que continúa con meandros con una distancia entre meandros poco desarrollado, lo que permite a los mismos que se contacten entre sí (Fig. 3.34A, 1). En el espécimen 2 se observan estructuras espiraladas de la excavación basal (Fig. 3.34 A, B flechas de color lila). Como relleno de las excavaciones basales, se preservan meniscos muy delgados con menor curvatura que en otros casos observados (Figs. 3.8D, 3.25).

En otros especímenes se distingue a la excavación basal que progresivamente se va enroscando, o bien termina con una trayectoria meandriforme con una estructura subcircular (Fig. 3.25A, flechas de color rojo). En el caso de otro espécimen (3), la parte superior de la excavación basal se preserva en relieve positivo y con meandros con una distancia entre los mismos de 1.45 mm como máximo y como mínimo de 0.50 mm (Fig. 3.25C). El ancho máximo de la excavación basal en dicho espécimen es de 3.50 mm. En algunos sectores de la laja se observa la sección inferior, en donde se distingue que el *spreite* se encuentra en posición media a la excavación basal (Fig. 3.8D).

En lo que respecta a la cantidad de niveles detectables del *spreite* en el espécimen 3 se distinguieron al menos 3 aunque es importante remarcar que no se encuentra el correspondiente a la sección inferior (Fig. 3.34C, E). Por su parte, la sección superior presenta tres meandros regulares con arcos redondeados y un único rulo (flecha de color

amarillo) mientras que en la sección media sólo se preservan dos meandros completos. En lo que respecta al relleno del *spreite*, el mismo se distingue en formas de chevrones (Fig. 3.15F). Es reconocible que el ancho de los flancos en la sección media es casi el doble que en la superior con valores de 0.60 hasta 1.10 mm (Fig. 3.34C). Se registran marcas subcirculares que alcanzan tamaños de 3 mm de ancho; se las puede distinguir conectadas con el *spreite* o dispersas por el ejemplar (Fig. 3.34, flechas de color rojo).

En el caso de otro espécimen (4), IANIGLA-Icn 43, sólo se preserva la trayectoria horizontales del *spreite* con un gran desarrollo continuo en un mismo nivel que atraviesa casi todo el ejemplar, presenta un menor tamaño (0.48 mm de ancho), presenta una variación morfológica que va desde los cursos irregulares que se entrecruzan con algunos rulos muy pequeños en donde no se distinguen meandros (Fig. 3.34C, D) hasta meandros con una relación $A/L=1$, que continúan alongándose, con arcos más angulosos y que continúan en un nivel superior pero con un menor ancho. Este espécimen es atravesado por otro (especimen 5, IANIGLA-Icn 44) que presenta un nivel horizontal del *spreite* (de mayor ancho: 0.78 mm) con meandros regulares con arcos agudos y meandros irregulares con arcos redondeados que pasan a otro nivel, sin modificaciones en la morfología de los mismos (Fig. 3.34C).

En lo que concierne a la asignación, puede decirse que los especímenes 1, 2 y 3 pueden asignarse a *D. scotica* por la morfología general y la regularidad de los meandros, aunque cabe señalar que el espécimen 3 sería un caso particular de *D. scotica* con un rulo. Por su parte, el espécimen 4 se trata verdaderamente de una intergradación que comprende desde *D. liebeana* a *D. atuelica* y en un extremo *D. zimmermanni*. Finalmente, el espécimen 5 presenta intergradación entre *D. zimmermanni* y *D. atuelica*.

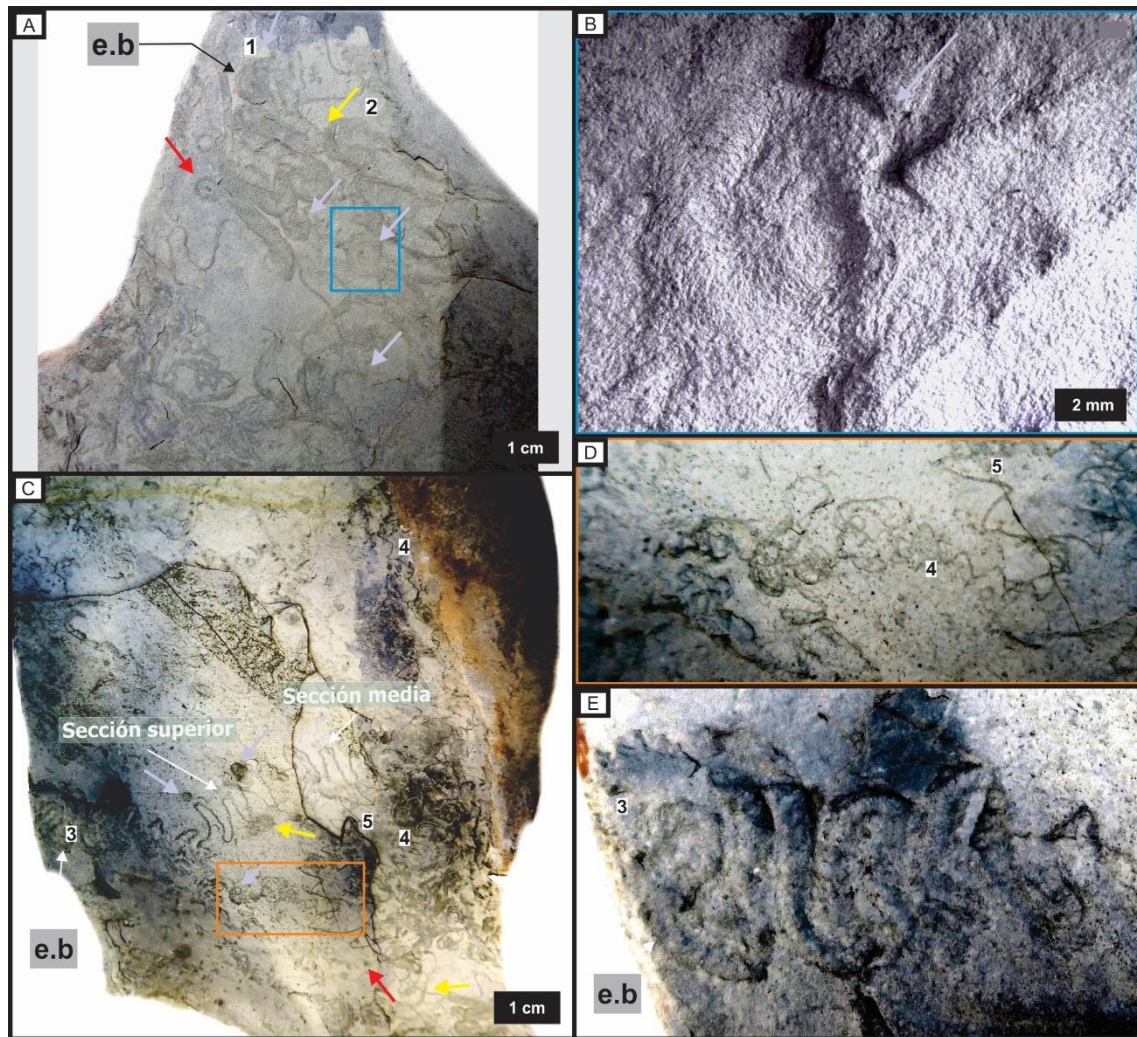


Figura 3.34. Fotografía de especímenes de la Localidad 1. A) Especímenes 1 y 2 (IANIGLA-Icn 37), donde se observan excavaciones basales con trayecto meandriforme con meandros apretados y trayectos espiralados (flechas de color lila). B) Detalle (recuadro azul de A) del trayecto espiralado de la excavación basal del espécimen 2. C) Especímenes 3 (IANIGLA-Icn 37), 4 (IANIGLA-Icn 43) y 5 (IANIGLA-Icn 44). El espécimen 3 presentan una trayectoria meandriforme de la excavación basal en conexión con un *spreite* meandriforme con un rulo. El espécimen 4 presenta una trayectoria del *spreite* desde irregular hasta meandriforme regular con arcos en ángulo agudo e irregular hacia el margen superior. El espécimen 5 presenta meandros regulares con arcos angulosos que hacia el margen inferior derecho presentan morfologías irregulares del *spreite*. D) Detalle de la C (recuadro naranja), con *spreite* irregular con rulos del espécimen 4, con entrecruzamiento del espécimen 5. E) Detalle de la excavación basal del espécimen 3.

3.3.8.4. Exploración tridimensional de *Dictyodora* en casos de intergradación

A continuación, se describen 4 especímenes (Especimen 1: IANIGLA-Icn 73; Especimen 2: IANIGLA-Icn 57; Especimen 3: IANIGLA-Icn 92; Especimen 4: IANIGLA-Icn 54) que se encuentran en una misma laja figurada desde 3.35 hasta 3.37. Los especímenes en la laja se asocian a un color para poder seguir sus trayectorias en la muestra (especimen 1: color rosa; especimen 2: color naranja; especimen 3: color violeta; especimen 4: color marrón; Fig. 3.35C, 3.36, 3.37, 3.38). En particular, el espécimen 3 fue reconocido e integrado en ambos niveles, permitiendo su reconstrucción tridimensional (Fig. 3.38).

En la laja se distinguen dos niveles: un nivel 1 y un nivel 2 con una diferencia de 8.5 mm como se observa en la figura 3.35. Los especímenes se describen en el techo del nivel 1 y del nivel 2, y en la base del nivel 2 (Fig. 3.35A, B). Dos fragmentos del nivel 2 (Muestras A y B) son descriptos tanto en el techo (techo del nivel 2) como en la base (base del nivel 2). Los especímenes descriptos en la base del nivel 2 presentan continuidad en el techo del nivel 1 y en el techo del nivel 2 (Figs. 3.36, 3.37). Dicho de otro modo, las Muestras A y B permiten observar los mismos especímenes en diferentes niveles horizontales (Figs. 3.37, 3.38).

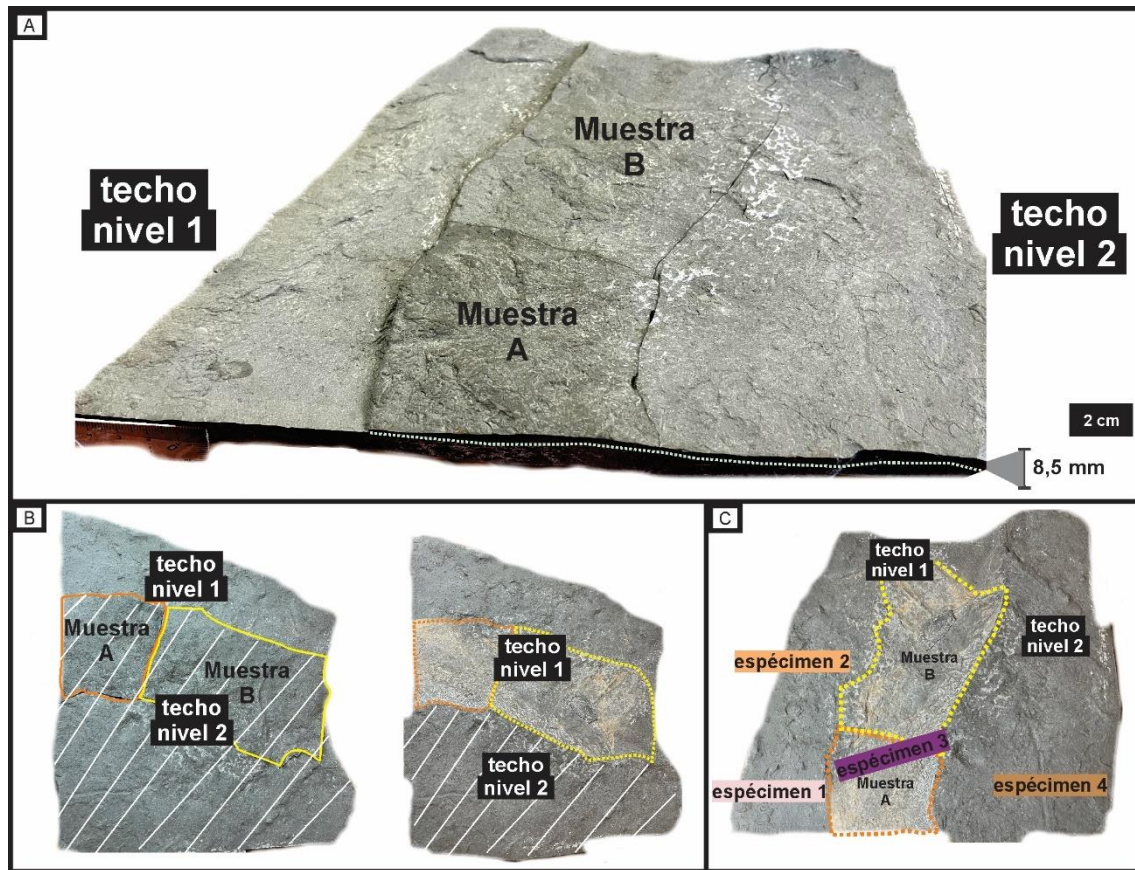


Figura 3.35. Laja con cuatro especímenes: IANIGLA-Icn 73; Especimen 2: IANIGLA-Icn 57; Especimen 3: IANIGLA-Icn 92; Especimen 4: IANIGLA-Icn 54). A) Fotografía de la laja con los niveles señalados y las Muestras en vista lateral. Se distingue la diferencia de 8.5 mm entre la base y el techo del nivel 2. B) Fotografía de la laja a la izquierda con las Muestras A (naranja) y B (amarillo) del ejemplar y el techo del nivel 2 (rayado) y a la derecha de la laja con el techo del nivel 1 y la posición de las Muestras A (línea punteada de color naranja) y B (línea punteada de color amarillo). C) Laja con la posición de los 4 especímenes. Cada uno se reconoce con un color diferente: 1: color rosa; 2: color naranja; 3: color violeta; y 4: color marrón.

En el techo del nivel 1 se observan tres especímenes. El espécimen 1 (Fig. 3.35C, 3.36A, flechas de color rosa) se encuentra en el sector izquierdo del techo del nivel 1 y presenta una excavación basal cuya trayectoria meandriforme presenta distancias entre meandros con poco desarrollo (Fig. 3.36B, a); se distingue el relleno con meniscos de 2 mm de ancho. Este espécimen se prolonga con una trayectoria horizontal de la sección media del *spreite* con meandros de arcos agudos y con una relación $A/L > 1$ o $A/L = 1$ (Fig. 3.36B, b).

El espécimen 2 se preserva en el techo del nivel 1 y en la base y techo del nivel 2 (Figs. 3.35C, 3.36B, 3.37, flechas de color naranja). En el techo del nivel 1 se observa en el sector inferior izquierdo, en un nivel a 1.70 mm por debajo del techo del nivel 1, el desarrollo de la excavación basal (e.b) con un ancho máximo de 2.60 mm (Fig. 3.36B-color naranja). La misma se distingue con una trayectoria de meandros regulares, los cuales se preservan tanto en epirelieve positivo como negativo tal como se observa en la figura 3.36B (a-color naranja). En el último meandro, se distingue el relleno meniscado del mismo. La excavación basal continua con la sección inferior del *spreite* a 2 mm en la vertical, con un trayecto con meandros irregulares en los cuales se observa sinuosidad secundaria (Fig. 3.36B, b-color naranja). Estos, continúan con un tramo irregular con numerosos entrecruzamientos. La integración de segmentos (excavación basal + sección inferior del *spreite*) se observa también en su contraparte en la base de la muestra A del nivel 2 (Fig. 3.37, base de la muestra A, a, b-color naranja). Allí, se observan con mejor definición los entrecruzamientos y rulos (Fig. 3.37, base de la muestra A, flechas de color amarillo). En el techo del nivel 1, la sección inferior del *spreite* en el espécimen 2 presenta continuidad con la sección media, que presenta un curso con meandros desde irregulares hasta regulares con arcos redondeados (Fig. 3.36B, c-color naranja) que se extienden a un trayecto con forma irregular y con pocos entrecruzamientos (Fig. 3.36B, d-color naranja) para luego seguir con un intervalo meandroso con intercalaciones de meandros irregulares de arcos redondeados y meandros regulares con arcos agudos (Fig. 3.36B, 3.37, base de la Muestra B en el nivel 2, e-color naranja). Estos últimos, se continúan en un tramo con formas irregulares y con numerosos rulos de tamaño pequeño, que finalizan en una estructura subcircular de 4 mm como ancho máximo. El trayecto del espécimen 2 observado en la base del nivel 2 (Figs. 3.36B e-a -color naranja, 3.37, a,b -color naranja) se reconoce también en su contraparte o techo de la Muestra B del nivel 2

(Fig. 3.37, techo de la Muestra B en el nivel 2, e-color naranja). En la misma, se observa que la estructura subcircular en la que finaliza el curso de la traza en realidad corresponde a una estructura espiralada en la que se reconoce una parte central de geometría circular aproximadamente de 2 mm de diámetro (Fig. 3.37, techo de la Muestra B en el nivel 2, flecha superior de color rojo).

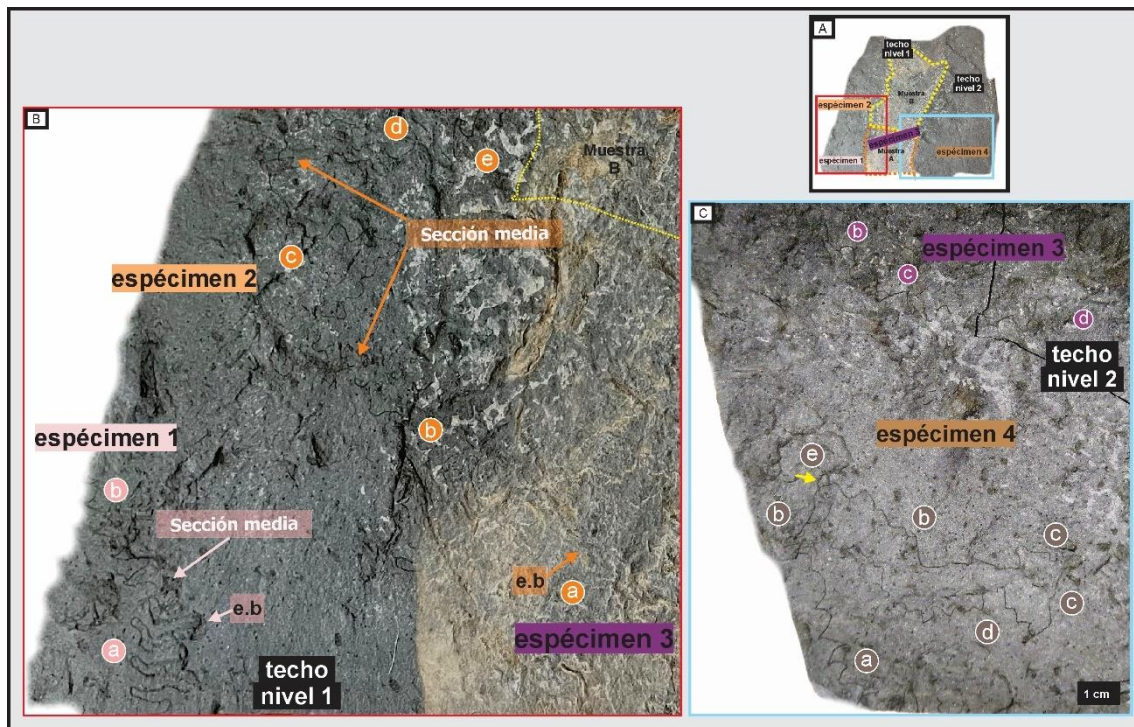


Figura 3.36. A) Fotografía completa de la laja con dos áreas de detalle señaladas: cuadrado de color rojo (B) y rectángulo de color celeste (C). B) Detalle de A donde se observan los especímenes 1 (color rosa), 2 (color naranja) y 3 (color violeta). Se distingue la excavación basal (e.b) y la sección media del *spreite* de dos especímenes. En cada uno de ellos se observa distinta morfología de la trayectoria horizontal del *spreite*, asignado a una letra y descrito en la **Sección 3.3.8.4**. B) Detalle de A donde se observan las trayectorias horizontales del *spreite* de los especímenes 3 y 4 en el techo del nivel 2. Se distingue entrecruzamiento en el espécimen 4 (flecha de color amarillo). La variación de la morfología de la trayectoria horizontal del *spreite* esta descrito en la **Sección 3.3.8.4** y cada variación está asignada a una letra del color correspondiente a cada espécimen.

El curso del espécimen 3 se reconoce en el techo del nivel 2 desde que parte de una estructura subcircular de 4 mm de ancho máximo en el centro de una geometría espiralada observado en las figuras. 3.35C, 3.36C y 3.37 en el techo de la Muestra A señalado con una flecha de color lila. Desde ésta se desarrolla un tramo con meandros regulares del *spreite* que presentan una relación $A/L=1$ con una distancia entre meandros de 6 mm. Los meandros comienzan con arcos agudos (Fig. 3.36B, 3.37 techo de la muestra A, a-color violeta), luego varían a irregulares con arcos redondeados; en algunos se distingue sinuosidad secundaria irregular (Figs. 3.36C, 3.37, techo de la muestra A, b-color violeta). Estos últimos, se prosiguen con meandros regulares de arcos agudos con una relación $A/L=1$ (Fig. 3.36C, 3.37, techo de la muestra A, c-color violeta) que continúan con meandros regulares de menos de 1 mm de ancho con arcos redondeados (Figs. 3.36C, 3.37, techo de la muestra B, d-color violeta) hasta finalizar en una estructura circular con un ancho de 4 mm (Fig. 3.37, techo de la muestra B, flecha inferior de color rojo). Esta estructura se preserva en la base del nivel 2 en la muestra B con un ancho de 2 mm (Fig. 3.37, base de la muestra B, flecha de color rojo). Esta estructura circular muestra alrededor el curso de un meandro irregular del *spreite* (Fig. 3.37, base de la muestra B, d-color violeta) que verticalmente se integra con los meandros descriptos en el techo de la muestra B como se observa en la figura 3.37 en el techo de la muestra B (d-color violeta). Estos meandros se continúan en la base de la muestra A con un trayecto de meandros irregulares de arcos puntiagudos (Fig. 3.37, base de la muestra A, c-color violeta) que pasan a ser regulares (Fig. 3.37, base de la muestra A, b-color violeta). Los meandros presentan arcos redondeados en el siguiente tramo (Fig. 3.37, base de la muestra B, a-color violeta). Se encuentra que la disposición de los meandros en a y en b es correlacionable (Fig.3.37, bases de la muestra A y muestra B). No caben dudas que son las mismas estructuras observadas en distintos niveles horizontales. El ancho máximo

de los flancos de los meandros en el techo del nivel 2 en la muestra A es de 4 mm mientras que en la base del nivel 2 en la misma muestra es de 2 mm. Ninguno de estos anchos presentan cambios en el mismo nivel horizontal. Lo observado de base a techo de la muestra A, con 8.5 mm de diferencia entre ambas superficies, representa una disminución del ancho del *spreite* de aproximadamente el 50%. Cabe señalar que en el techo del nivel 1 se observa también a este espécimen, aunque sin tanto detalle en la preservación como en el nivel 2 tal como se observa en la figura 3.36B. Sin embargo, en algunos sectores se reconocen meandros regulares con arcos redondeados que cuando se los correlaciona con el nivel 2 presentan arcos más puntiagudos (Fig. 3.36B).

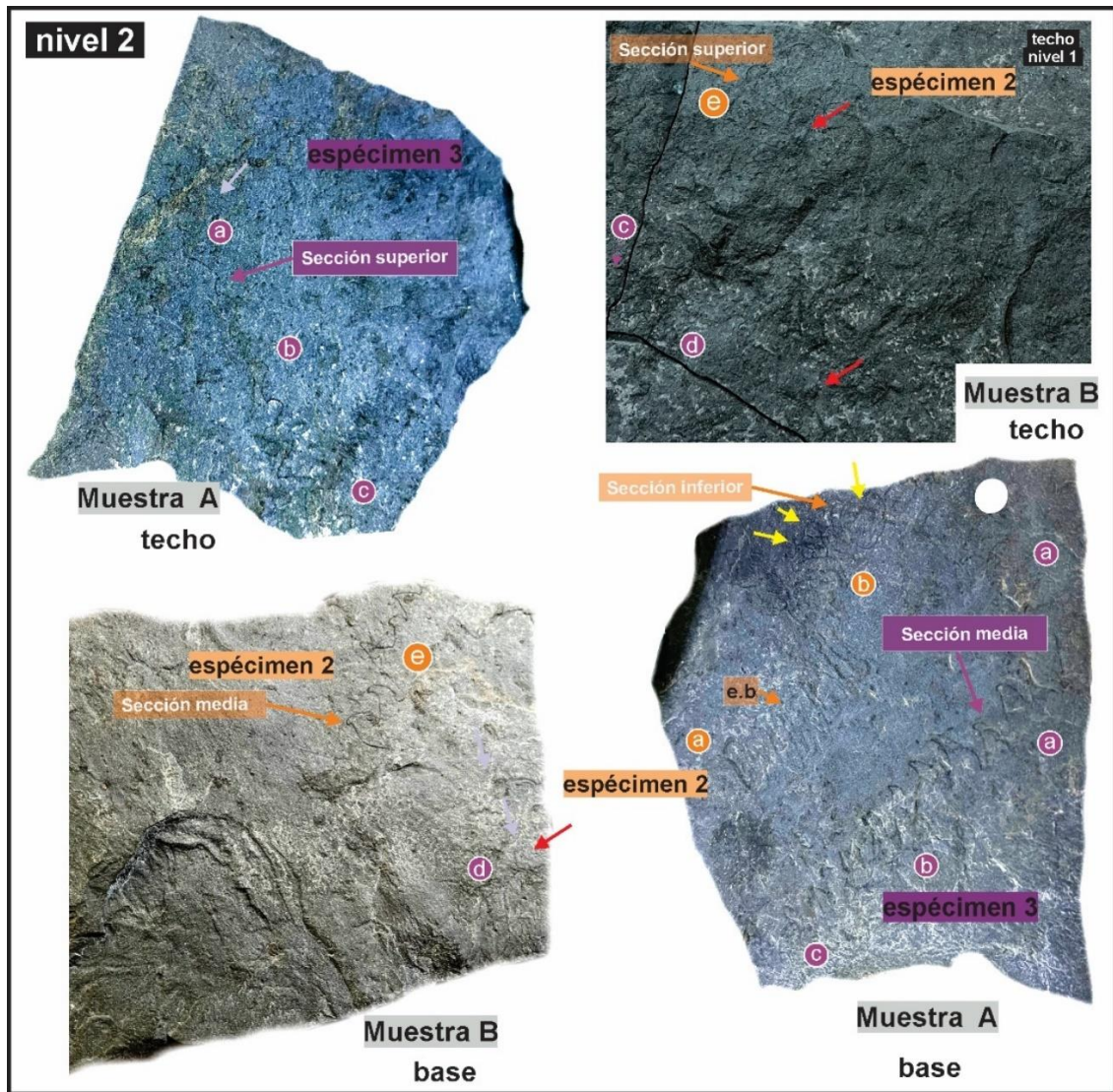


Figura 3.37. Se observan las Muestras A y B de la laja, con sus respectivos techos (arriba) y bases (abajo). Se observan los especímenes 2 y 3. Se distinguen entrecruzamientos y rulos (flechas de color amarillo), estructuras espiraladas (flechas de color violeta), y estructuras circulares a subcirculares (flechas de color rojo). Asimismo, se observa la excavación basal (e.b) del espécimen 2 y las secciones media y superior del *spreite* de los especímenes 2 y 3.

La reconstrucción de este espécimen (3) permite observar y correlacionar en la vertical ambos trayectos horizontales del *spreite* como se observa en la figura 3.38. Esto permite observar que los trayectos correlacionados del *spreite* en ambos niveles (base y techo del nivel 2 en la muestra A) presentan variación en la morfología. Además, el

espécimen presenta variaciones en la lateral, lo cual implica un caso de intergradación al momento de nombrar las morfologías observadas (ver debajo).

El espécimen 4 se observa en el techo del nivel 2. La trayectoria del *spreite* presenta meandros regulares de arcos mayormente redondeados, ilustrados en la figura 3.36C (a- color marrón), luego dos meandros con una longitud de más del doble que los anteriores y una amplitud similar, que continúan en un tramo con dos meandros de menor tamaño y un curso casi recto del *spreite* (Fig. 3.36C, b-color marrón). Este sector de la trayectoria (b) se repite agregándose algunos meandros más con las mismas características morfológicas, que en un tramo posterior presenta una trayectoria irregular sin meandros bien desarrollados (Fig. 3.36C, c- color marrón). Luego, el curso continúa desde meandros irregulares, con arcos tanto redondeados como puntiagudos (Fig. 3.36C, d- color marrón) hasta una trayectoria irregular del *spreite* que se entrecruza con otro sector de la traza (Fig. 3.36C, flecha de color amarillo, e-color marrón). El ancho de la trayectoria del *spreite* es de 1 mm.

Al momento de asignar icnotaxonómicamente a los especímenes se consideraron las características descriptas previamente (Tabla 3.4). En primer lugar, el espécimen 1 presenta morfologías asignables en principio a *Dictyodora atuelica*, ya que se observan cursos meandriiformes regulares con arcos en ángulo agudo, aunque es el espécimen que presenta menor trayectoria respecto al resto de los especímenes. Por otro lado, el espécimen 2 presenta numerosas características asignables a distintas icnoespecies. El primer sector de la trayectoria, la sección inferior del *spreite* (b-color naranja), presenta meandros irregulares con entrecruzamientos y sinuosidad secundaria, características asignables tanto a *D. zimmermanni* como a *D. tenuis*. Por otro lado, la sección media presenta meandros desde irregulares a regulares con arcos redondeados, por lo que podría

ser asignada a *D. scotica*. Esta última se encuentra intergradada con trayectorias irregulares con rulos, característica de *D. zimmermanni*, para continuar con un curso regular meandriforme con arcos desde angulosos a regulares, características morfológicas asignables tanto a *D. scotica* o a *D. atuelica*. Finalmente, este curso presenta numerosos rulos lo cual se correspondería con las características mencionadas para *D. tenuis*. En conclusión, el espécimen 2 presenta en continuidad lateral cuatro de las seis icnoespecies de *Dictyodora*.

El espécimen 3 presenta trayectorias del *spreite* tanto meandriformes como irregulares, aunque esta última presenta una trayectoria más corta. La trayectoria horizontal del *spreite* en la muestra A se puede diferenciar en cuatro sectores (a-d) correlacionadas tanto en la base como en el techo del nivel 2, los mismos se encuentran figurados en 3.38. A continuación se analiza cada sector de la trayectoria:

a) Techo: un sector meandriforme regular que presenta distinta morfología en los arcos de los meandros, siendo mayormente redondeados y presenta poca y pobremente desarrollada sinuosidad secundaria en un meandro; Estas características permiten asignar este sector a *D. scotica*.

Base: un curso meandriforme regular con arcos redondeados y angulosos, siendo estos últimos los mayoritarios; permitiendo asignar este sector a *D. atuelica*.

b) Techo: meandros regulares presentando arcos con una relación A/L cercana a 1 y con arcos más angulosos que en a; estas morfologías son asignables a *D. atuelica*.

Base: un sector meandriforme regular con arcos redondeados con una relación $A/L < 1$; presenta características asignables a *D. scotica*.

c) Techo: sector meandriforme regular con meandros de arcos de ángulo agudo con una relación $A/L = 1$; morfologías asignables a *D. atuelica*.

Base: meandros irregulares más pequeños, algunos con arcos angulosos; es asignable a *D. tenuis*.

- d) Techo: sector con meandros regulares con arcos redondeados; presenta características asignables a *D. scotica*.

Base: trayecto irregular con un meandro irregular del *spreite* de 1 mm de ancho; este sector es asignable a *D. tenuis*.

Entonces, en la base del nivel 2 la trayectoria del *spreite* del espécimen 3 se reconoce una intergradación lateral entre *D. atuelica* - *D. scotica* - *D. tenuis*. Mientras que en el techo del nivel 2 se reconoce al mismo espécimen con las siguientes icnoespecies integradas en continuidad lateral: *D. scotica* - *D. atuelica* - *D. scotica*. Estas diferencias morfológicas continuas se observan tanto en el trayecto de nivel horizontal como en los trayectos correlacionables de los niveles suprayacentes. Este ejemplo, el cual pudo ser reconstruido tridimensionalmente, además presenta un desfase en el trayecto del techo del nivel 2 con el de la base. De acuerdo con el sector en que se observa, el espécimen 3 presenta caracteres asignables a *Dictyodora atuelica* (niveles basales) y a *D. scotica* (niveles superiores), en los trayectos meandriformes correlacionables en la vertical, y viceversa encontrándose a *D. scotica* en los niveles basales y a *D. atuelica* en los niveles superiores. Asimismo, tanto *D. scotica* como *D. atuelica* pueden intergradar con *D. tenuis* en niveles subyacentes.

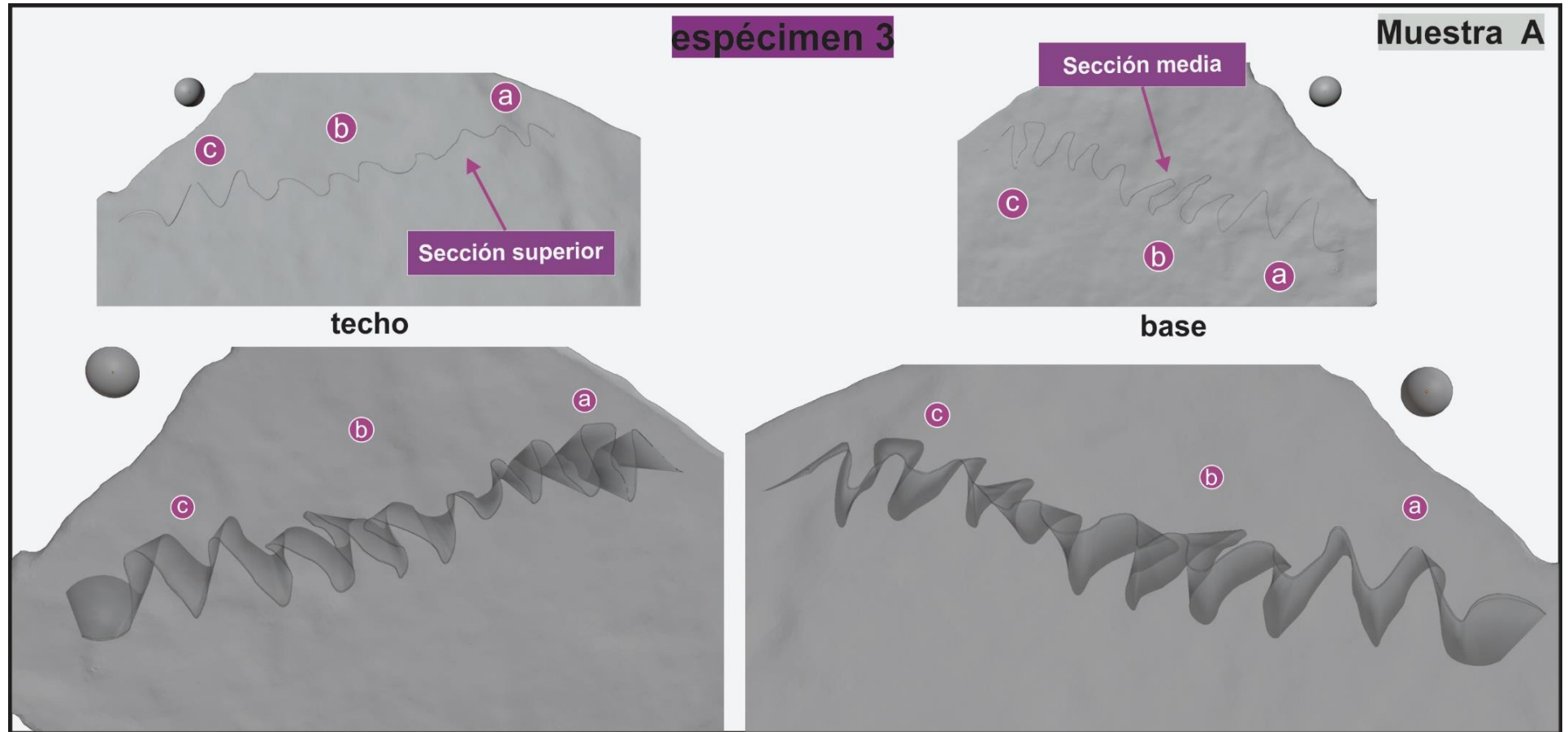


Figura 3.38. Reconstrucción tridimensional de *Dictyodora* isp. en base al espécimen 3 (IANIGLA-Icn 92). Modelo realizado con Bender ver **Sección 1.4**. La esfera mide 5.12 mm de diámetro.

El último caso de intergradación es el que se observa en la trayectoria horizontal del *spreite* del espécimen 4, en donde se reconocen características asignables a *D. scotica* (meandros regulares de arcos mayormente redondeados) con *D. zimmermanni* (trayectoria no meandriforme con entrecruzamientos) y a *D. tenuis* (meandros regulares e irregulares con diferente morfología en los arcos).

3.3.9. Desafíos icnotaxómicos a partir del material estudiado

El material estudiado en detalle junto con el análisis de la literatura del icnogénero *Dictyodora* permite poner de manifiesto algunos problemas relacionados con la asignación icnotaxonómica a nivel icnoespecífico. En primer lugar, tanto las descripciones originales como las posteriores de las icnoespecies creadas y validadas, en muchos casos no son claras y, además, presentan caracteres diagnósticos comunes en más de una icnoespecie. Por otro lado, la pérdida de los ejemplares tipo, tanto holotipos o de la serie tipo, sumado a que las figuras y/o ilustraciones de éstos no son en la mayoría de los casos representativas de las características de las icnoespecies, constituye una dificultad insoslayable al momento de establecer caracteres diagnósticos válidos. En segundo lugar, los casos numerosos de intergradación observados permiten discutir asignaciones icnoespecíficas y analizar si existe una relación entre la etología y la morfología resultante, en particular en los casos de intergradaciones en trayectos horizontales del *spreite*. Al mismo tiempo, el hecho de observar una variación en la morfología del *spreite* en su preservación horizontal y la relación de esa variación con niveles suprayacentes, permite hipotetizar que las diferencias morfológicas observadas no se relacionan con un cambio en la etología, sino que son el resultado de la sección que ha quedado preservada, debido a que no se observaron cambios de nivel del productor, lo que incide en las icnotaxonomía ya que la morfología del trayecto horizontal entre

icnoespecies, no estaría reflejando cambios de comportamiento sino que sería producto de la preservación, la cual no es una icnotaxobase recomendada (Tabla 3.2). Asimismo, los cambios morfológicos en los trayectos horizontales del *spreite* no están relacionados tampoco con la variación en las propiedades del sustrato (ej. Uchman y Pervesler, 2006), ya que ocurren en una misma superficie y a lo largo de un mismo espécimen.

Más allá de lo expuesto y de las decisiones o acciones icnotaxonómicas a seguir, el material estudiado permite describir caracteres nuevos, en particular los relacionados con la excavación basal, en varias icnoespecies, así como agregar información sobre la morfología del curso de la excavación basal, el tamaño, el relleno y la relación entre los trayectos horizontales del *spreite* en distintos niveles. Asimismo, ha sido agregada información nueva sobre el *spreite* a la ya descripta en la literatura. Por otra parte, las estructuras subcirculares o circulares relacionadas a la terminación de la traza fósil han sido halladas en icnoespecies para las cuales no habían sido anteriormente descriptas.

3.3.10. Análisis de intergradaciones a nivel icnoespecífico documentados en la literatura

Si bien son escasas las menciones sobre intergradaciones entre icnoespecies de *Dictyodora* en la literatura, y menor aun las relacionadas con interpretaciones del comportamiento o discusiones icnotaxonómicas, se observan ejemplos de intergradación no reportados como tales, en los trabajos desde el siglo XIX, como por ejemplo *Dictyodora silurica*? con *D. scotica* (Macleay, 1839, fig 27.3), y *Dictyodora silurica* con *D. scotica* (Delgado, 1910, fig XXXII.4). Un ejemplo que ha sido explicitado en Pazos et al. (2015b) es el que se observa al espécimen con características de *Dictyodora tenuis* y *D. zimmermanni*, aunque fue asignado a la primera por Neto de Carvalho (2001, fig 1c, 2a). Otro caso documentado en la literatura más reciente es el mencionado por Mikuláš (2004, fig IV.3) en donde se observa un sector meandriforme similar a *D. scotica* con otra trayectoria irregular asignable a *D. zimmermanni*. En el espécimen figurado de Uchman (2007, fig 15.12) se distingue una trayectoria del *spreite* meandriforme con arcos agudos, que pasan a ser redondeados y una trayectoria irregular que podría ser una transición entre *D. atuelica* - *D. scotica* - *D. zimmermanni*. Este caso es similar al documentado por Baucon y Neto de Carvalho (2008, fig 10d). Sin embargo, en los casos mencionados en la literatura fueron asignados a una única icnoespecie. Por ejemplo, *D. liebeana* (Mikuláš et al., 2004; Uchman, 2007; Baucon y Neto de Carvalho, 2008).

Los casos analizados de intergradación en esta Tesis (Tabla 3.3) reflejan la intergradación entre la mayoría de las icnoespecies de *Dictyodora* con excepción de *D. silurica* y, de *D. tenuis* con *D. liebeana*, *D. silurica* o *D. zimmermanni*. Estos casos son los primeros ejemplos reconocidos y descriptos en la literatura, además de que se registraron en más de un espécimen en el material estudiado.

<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>	<i>D. liebeana</i>	<i>D. scotica</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>
<i>D. atuelica</i>						
<i>D. liebeana</i>						
<i>D. scotica</i>						
<i>D. silurica</i>						
<i>D. tenuis</i>						
<i>D. zimmermanni</i>						
Referencias:	Esta tesis			Literatura		

Tabla 3.6. Intergradación de icnoespecies de *Dictyodora*. Los resaltados en color verde corresponden al material analizado en esta Tesis mientras que los resaltados en color naranja son aquellos que fueron observados en la literatura aunque no fueron descriptos como tales.

3.3.11. Etología y modo de vida del productor.

Existen distintas preguntas a responder en relación con el comportamiento y modo de vida del productor de *Dictyodora*. Una de ellas es la que refiere a en qué parte/s de la estructura se hallaba el productor antes que algún posible órgano u ornamentación. Para contestar este interrogante, se deben considerar las dos estructuras morfológicas que componen a *Dictyodora*: la excavación basal y el *spreite*:

1.-La excavación basal sugiere que el desplazamiento horizontal ha sido efectuado con fines de alimentación (*Fodichnia*) por su retrorelleno, característica observada en numerosos ejemplos de otros icnogéneros (ej., Bromley y Asgaard, 1975; Keighley y Pickerill, 1994; Smith et al., 2008; Carmona et al., 2020).

2.- Si se presume que el cuerpo del organismo ocupa solamente (o mayormente) el *spreite* no se podría explicar la presencia del retrorelleno de la excavación basal. *Dictyodora* presenta cambios en el nivel estratinómico debido a los trayectos helicospirales observados. Es decir, que los cambios notorios de profundidad de excavación basal por parte del organismo productor se ven evidenciados por la variación en la morfología de dicha excavación.

3- Si, además, se tiene en cuenta el tamaño del organismo productor, en el caso de mantener gran parte de su cuerpo en la excavación basal, el ancho máximo de la última estaría limitado por el ancho máximo del productor, y ésto difiere considerablemente con respecto del ancho del *spreite*. Por consiguiente, se sugiere que el organismo productor presentaba al menos gran parte de su cuerpo en la excavación basal, lo que genera nuevos interrogantes:

A. ¿Cómo se formaría el relleno de la excavación basal?

El retrorelleno podría ser el resultado del avance del organismo dentro del sustrato asociado con alimentación con el pasaje por el aparato digestivo del material consumido. Un movimiento con períodos de pausa permite en consecuencia el desarrollo de paquetes meniscados. Esto es ampliamente conocido en otros icnogéneros, particularmente en relación con alimentación depositívora. Dentro del sustrato, los organismos pueden seleccionar partículas de materia orgánica para alimentarse (alimentación detritívora) o ingerir en masa sedimentos ricos en materia orgánica, consumiendo la materia orgánica y descartando (defecando) los granos sedimentarios (alimentación depositívora; Kemp, 1986).

El retrorelleno meniscado podría asociarse a este tipo de alimentación, pero también a la acción de un productor que envía el sedimento selectivamente desde el área anterior a la posterior a medida que avanza, compactando hacia atrás el sedimento, o a una combinación de ambas actividades (ej., Boyd y McIlroy, 2018). Este último comportamiento es discutido para diferenciar *Dictyodora* de *Olivellites* (Pazos y Gutiérrez, 2022). En cualquiera de estos casos, la orientación de los meniscos muestra la dirección del desplazamiento del productor, con la concavidad de los mismos señalando

el lado hacia el que se desplaza el organismo (Bromley y Asgaard, 1975; Keighley y Pickerill, 1994).

B. ¿Qué ocurre con los casos en los que la excavación basal es tripartita?

Se observaron distintas morfologías de la excavación basal: una compuesta por un único elemento, o con una estructura interna cilíndrica, o bien tripartita semejante a *Nereites* (Fig. 3.21). No se puede descartar que, en este último caso, los lóbulos estén formados por algún tipo de apéndices bilaterales de un productor (ver Fernández et al., 2018). En el material de esta Tesis existe un único ejemplar en el que se observó esta característica morfológica y se considera insuficiente como para sustentar esta interpretación. Dicho espécimen no muestra estructuras de tipo *scratch* o asociadas a apéndices como los producidos por artrópodos; ni tampoco han sido descritos en la literatura.

C. ¿Qué representan las diferentes trayectorias de la excavación basal?

Las trayectorias de la excavación basal representarían el avance dentro del sustrato con objetivos de búsqueda de alimento simultáneamente a la exploración y/o al consumo en un nivel rico en alimento por parte del productor. En esta Tesis se describieron distintas formas del curso de la de la excavación basal, que se suman a los pocos los registros de esta estructura en trabajos previos. Las trayectorias son mayormente meandriformes con desarrollo de meandros con mayor o menor distancia entre meandros. Los que presentan mayores distancias serían menos eficientes en la explotación del recurso en contraposición con aquellos meandros que se contactan o presentan menor distancia entre sí. Asimismo, los trayectos que se entrecruzan presentan una mayor abundancia de alimento del recurso en relación a los que no se cruzan (Hauck et al., 2009). Aquellos que

se espiralan formando estructuras helicoidales (3d) representan cambios en el nivel del productor de manera exploratoria (**Sección 3.1.1.2.**). Estos fueron reconocidos en la mayoría de las icnoespecies descritas en esta Tesis con la excepción de *D. silurica*. Como resultado, es posible inferir que a diferencia de lo interpretado previamente, la mayoría de el/los productor/es de las icnoespecies de *Dictyodora* tenían la capacidad de migrar a otros niveles estratinómicos, según resultase necesario.

Otro indicador de migración vertical son las estructuras ovoidales que aparecen en la terminación de la traza fósil y que representarían la sección que recorre el productor- mediante la excavación basal- para llegar a un nuevo nivel estratinómico. Las mismas se disponen en continuidad con la excavación basal o con el *spreite*, y presentan siempre un tamaño menor al ancho de la excavación basal.

D. ¿Cómo se produce el spreite? ¿Por qué no colapsa?

La presencia de estrías oblicuas observadas en las secciones verticales del *spreite* y los chevrones internos de la estructura observados en secciones horizontales está representando momentos de pausa y avance del productor de la traza. Estos movimientos pueden estar dados por una parte móvil del productor o sin movilidad propia, con movilidad pasiva en relación al avance del productor en la excavación basal. Sea cual fuese el mecanismo, estos movimientos están relacionados a su vez, con la acción llevada a cabo en la excavación basal, dada la correspondencia entre las estrías y los meniscos. En el primer caso, al tener cierta libertad de movimiento o flexibilidad, podría tratarse de una estructura retráctil, en cuyo caso cada estría correspondería a un pulso de excavación por extensión de la misma. En el segundo caso, podría ser una estructura rígida o semi-rígida, con la fuerza suficiente para atravesar el sedimento, pero también la flexibilidad necesaria para generar, pasivamente, estrías con distintas orientaciones. No se descarta la

posibilidad de que el productor haya podido secretar alguna sustancia a modo de mucus tal como fue sugerido previamente (Doughty, 1980, p 102) que podría recubrir esta estructura vertical disminuyendo el rozamiento con el sedimento circundante y favoreciendo la adhesión de las partículas sedimentarias hacia ambos los lados de la excavación. Esta opción, además de proteger a la estructura productora del *spreite*, permitiría explicar que no colapse la misma. La ya mencionada reorientación de minerales laminados en el límite del *spreite* con la roca hospedante (*sensu* Benton y Trewin, 1980) podría asociarse a esta adhesión de partículas con mucus o también a la circulación de fluidos intersticiales que pueden resultar en este tipo de reorientación (ej., Herringshaw y McIlroy, 2013; Jumars et al., 2015). La presencia de exudados orgánicos permitiría explicar también el mayor contenido de carbono del *spreite* en relación con la roca hospedante (Pazos et al., 2015b).

E. ¿A qué posibles actividades/comportamientos podría estar relacionado el spreite?

Las trayectorias horizontales del *spreite* fueron interpretadas como distintas estrategias de búsqueda de alimento, o relacionados a la distribución (homogénea o heterogénea) del mismo. En trabajos previos se discute el grado de eficiencia en la búsqueda de alimento de acuerdo con la distancia entre meandros, y/o la presencia de entrecruzamientos, rulos o estructuras espiraladas en el curso de la traza fósil (ej., Seilacher, 1967a; Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Pazos et al., 2015b; Zhang et al., 2020). Sin embargo, a partir del material analizado en esta Tesis se establecen diferencias en los patrones de la trayectoria horizontal del *spreite* que no estarían relacionados con un cambio comportamental (ya sea en el tipo de búsqueda del alimento o en la eficiencia desempeñada) ya que, como se mencionó anteriormente, un mismo espécimen puede presentar distintas morfologías según qué parte del eje vertical

del *spreite* está siendo intersectada (según la sección horizontal que se esté observando). Por lo tanto, los cambios morfológicos observados en la trayectoria horizontal del *spreite* no se relacionan a un cambio en el comportamiento del productor. En resumen, las distintas variaciones morfológicas observadas, en realidad están representando los diferentes niveles del *spreite* pudiendo sufrir modificaciones en los niveles supra- e infrayacentes, pero siempre siendo parte de una misma estructura, con lo cual la expresión morfológica está relacionada con la sección preservada.

A continuación, se consideran distintas actividades a las que podría estar relacionada la estructura formadora del *spreite*: Una función respiratoria asociada a la estructura generadora del *spreite* fue descartada como la única posible, pudiendo presentar otra funcionalidad asociada (Sección 3.3.6; Zhang et al., 2020). Por otro lado, una conexión abierta con la interfase agua-sedimento fue discutida previamente (Sección 3.3.6; Orr et al., 1996). En esta Tesis tampoco se observó el tope de la estructura en ningún espécimen, por lo que se considera que no se puede argumentar sobre una posible conexión abierta. El problema de atribuir a sifones esta estructura consiste principalmente en la relación de estos con el retrorelleno el cual no puede explicarse en caso de tratarse de ellos.

En relación a una posible función alimentaria, la actividad relacionada con el cultivo de bacterias y la captación de alimento en esta estructura fue descartada previamente con análisis composicionales por Pazos et al., (2015b). Existen ejemplos paleozoicos de otros icnotaxones que representan actividad de alimentación a partir de biopelículas (estrategia de tipo *harvester*), en particular en sedimentos bien oxigenados con bioirrigación y con poco material orgánico disponible (Noffke et al., 2022b), pero no es el caso de los niveles que ocupa *Dictyodora* (ver **Secciones 2.3.2.2, 4.2.3**). Algunos autores no descartaron algún otro tipo de estrategia de alimentación (Zhang et al., 2020).

En el caso de asociarse a algún tipo de actividad de sondeo exploratorio de alimento, se requerirían estructuras orgánicas milimétricas que disminuyan su ancho en más de un 50%, tal como se observa en niveles suprayacentes de preservaciones horizontales del *spreite*.

Por otro lado, en el caso de que la estructura que conocemos como *spreite* no se haya formado como tal en sentido estricto, es decir, el mismo sería producto del arrastre de alguna parte del productor. En este caso, la evidencia del desfasaje de la trayectoria en niveles suprayacentes, el arreglo interno en *chevrone*s y la relación con el retrorelleno de la excavación basal no se contradicen con esta propuesta. Podría ser una estructura con funciones de tipo sensorial u otras, pero lo suficientemente rígida para atravesar el sedimento y lo suficientemente flexible como para curvarse sin “desmembrarse”. Ejemplos de esta estructura podrían ser espículas, espinas, cirros, palpos, entre otros. Debería encontrarse en la región dorsal del cuerpo, presentar una morfología más ancha en la base que en el ápice y ser solo una, la que sería lisa o estar cubierta por mucus o cilios.

F., ¿Brinda algún indicio acerca del productor o de su actividad la profundidad de penetración dentro del sustrato?

El ancho de la excavación basal y la altura del *spreite* mantienen una proporción constante independientemente de la icnoespecie. En el Paleozoico superior se registran los dos casos de mayor tamaño en *Dictyodora*, es decir con la mayor altura de *spreite* y el mayor ancho de la excavación basal en *D. liebeana* del Carbonífero (Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008) y *D. scotica* del Pérmico (Zhang et al., 2020). Los ejemplares carboníferos de *D. liebeana* presentan un ancho en la excavación basal de entre 1 y 2 cm (Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008) y un *spreite* con una

altura de al menos 1.8 cm (Baucon y Neto de Carvalho, 2008). Existen menciones de mayores alturas del *spreite* (16 cm a 20 cm) aunque no serían frecuentes (Benton, 1982a, p 123; Orr et al., 1996; Radonjić, 2020). Por otro lado, *D. scotica* presenta en el Pérmico un tamaño mucho mayor, con un ancho de la excavación basal que representa más del doble que en el caso de los registros más antiguos, siendo de 1.4 cm (Tabla 3.4B; Zhang et al., 2020). Se asume que la altura del *spreite* también sería mayor.

Una mayor profundidad de penetración en el sustrato podría indicar una tendencia a una explotación de niveles más profundos y, a su vez, al menos en el caso de *D. liebeana* estar ligada a un patrón de explotación del recurso alimenticio más complejo (**Sección 3.3.12**). Los productores de estos tipos de *Dictyodora* “grandes” serían un orden de magnitud mayor en tamaño a los presentados en esta Tesis y a los que comúnmente se registran a nivel mundial. Independientemente del tamaño total del productor, la estructura generadora del *spreite* sería proporcional en tamaño al resto del cuerpo del organismo (cuando éste es más ancho, la estructura generadora del *spreite* es más larga). Existen otros ejemplos de gran altura del *spreite* pero están asignados a *D. zimmermanni*, con las dificultades que esto conlleva (**Secciones 3.3.2, 3.3.4, 3.3.7**), por lo que su asignación icnosistemática (Hundt, 1912, 1913; Benton, 1982a) no se considera precisa.

G. ¿Quién o quiénes producen a *Dictyodora*?

La morfología y la complejidad de los distintos niveles de este icnogénero y el hecho de que no exista registro post-Paleozoico dificultan la propuesta de un organismo productor con la utilización del actualismo. Sin embargo, de acuerdo con las estructuras que se reconocen en la traza fósil se pueden al menos inferir algunas características del productor:

En esta Tesis se considera que el tamaño del productor se puede inferir con el tamaño de la excavación basal. Los productores del material estudiado tendrían entonces un ancho máximo de 3.44 mm. Las estructuras asignadas a la terminación de la traza fósil presentan un ancho menor al observado en la excavación basal, con lo cual hay que considerar que, o bien el productor presenta un cuerpo que podía contraerse lateralmente al migrar verticalmente dentro del sedimento (de tipo vermiforme), o el ancho de la excavación basal representa el ancho del cuerpo del productor junto con apéndices o estructuras móviles semejantes. El tamaño mínimo (3 mm) está dado por esta estructura siendo el ancho de la excavación basal mayor al del organismo. El incremento del tamaño observado en icnoespecies del Paleozoico superior podría ser considerado una tendencia evolutiva por parte del grupo de organismos productores.

Se han propuesto numerosos productores para *Dictyodora* (**Sección 3.3.6**). De acuerdo con lo observado en la excavación basal, podría pertenecer a los grupos de productores propuestos para otros icnogéneros como *Nereites* (**Sección 3.4.2**): Organismos como enteropneustos, anélidos, poliquetos, sipúnculidos y moluscos vermiformes. Sin embargo, éstos no presentan al menos en la actualidad una estructura que genere algo similar al *spreite*, aunque sí presentan estructuras con una disposición (ej., se disponen lateralmente y no dorsales) y cantidad distinta a la esperable en *Dictyodora* (espículas, espinas, cirros, palpos, etc). Una posibilidad para considerar es que el productor de *Dictyodora* sea un estadio larval o juvenil de algún organismo desconocido pero que forme parte de los grandes grupos mencionados. Existen estadios larvales de muy variados tamaños, y hay invertebrados actuales en cuyos estadios larvales se han detectado tamaños anómalos, alcanzando 10 y hasta 20 mm de longitud (ej., Tzetlin, 1998; Gundi et al., 2020). El hecho de que se trate de estructuras generadas por estadios larvales es más difícil de explicar en el caso de las icnoespecies del Paleozoico

superior debido al mayor tamaño que desarrollan. Se considera que no se cuenta con suficiente información como para definir la afinidad biológica de los productores de *Dictyodora*.

3.3.12. Icnosistemática: propuestas y perspectivas para *Dictyodora*

El análisis icnotaxonómico es particularmente complejo en el caso de los icnofósiles que requieren observaciones tridimensionales o de múltiples secciones para ser interpretados de manera correcta, y finalmente ser nombrados siguiendo un acto de nomenclatura (Pazos y Gutiérrez, 2022). *Dictyodora* representa una estructura tridimensional compleja y, es a causa de esto que históricamente se ha utilizado la morfología de la expresión horizontal del *spreite* como icnotaxobase. Si bien la diagnosis a nivel icnogénérico no fue enmendada formalmente, se han agregado caracteres que permiten diferenciar a *Dictyodora* de otros icnogéneros. Particularmente se adicionaron caracteres sobre la excavación basal, y otras morfologías del trayecto del *spreite* e información sobre el posible organismo productor (Häntzschel, 1962, 1975; Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; Orr y Pickerill, 1995; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Pazos et al., 2015b). Por otro lado, a nivel icnoespecífico, más allá de contar (mayormente) con diagnosis claras, no solo se ha utilizado la expresión horizontal del *spreite* como carácter diagnóstico, sino que en ocasiones se ha utilizado el tamaño de la excavación basal y la edad como criterio para la asignación icnotaxonómica. Cabe señalar que el uso de las icnoespecies de este icnogénero como herramienta icnoestratigráfica fue puesta en duda recientemente (Pazos et al., 2015; Gutiérrez et al., 2021a; b; **Sección 3.3.11**). Estos últimos caracteres (el tamaño y la edad) no son válidos como icnotaxobases y como consecuencia directa existen asignaciones a nivel icnoespecífico cuestionables. En particular, analizando el material de esta unidad en especímenes no intergradados se

observa que distintas icnoespecies comparten características en las expresiones horizontales del *spreite* lo cual conduce a que ciertos especímenes puedan ser asignados a más de una icnoespecie. Este inconveniente, no solo ocurre con el material estudiado, sino que en algunos ejemplos de la literatura asignados a determinadas icnoespecies, paradójicamente no se hallan presentes los caracteres diagnósticos de la icnoespecie asignada.

El hecho de que la excavación basal sea una estructura que generalmente no se preserve, aunque sea una parte imprescindible para estudiar y caracterizar a la traza fósil, conlleva a que los caracteres asociados a ésta no sean de utilidad como criterio de clasificación icnotaxonómica.

A continuación, se incluye tanto la diagnosis del icnogénero como las descripciones de las icnoespecies mencionadas en la literatura, las cuales son comparadas con el material de esta Tesis y de la literatura con el fin de solucionar los problemas que se mencionaron a lo largo de esta sección y, en consecuencia, proponer caracteres diagnósticos útiles y claros para cada icnotaxón. Las características diagnósticas que se utilizaran como icnotaxobases son aquellas sugeridas en la literatura (Bertling et al., 2006, 2022). Se entiende que al no ser la Tesis una publicación periódica se trata de una propuesta icnosistemática como camino a seguir en el futuro.

3.3.12.1. A nivel icnogenérico

Numerosos trabajos icnosistemáticos explicitan la diagnosis de *Dictyodora* enmendanda de Häntzschel (1975) junto con la información provista de otros trabajos posteriores (Benton y Trewin, 1980; Benton, 1982a; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Pazos et al., 2015b). A continuación, se mencionan algunos de los caracteres propuestos

informalmente pero que son utilizados como diagnósticos. Esas características descriptas, posteriormente a 1975, no representan actos nomenclatoriales.

En cuanto a la excavación basal, tanto la morfología en corte transversal como el tipo de relleno fueron descriptos por Pickerill et al. (1987) y Orr y Pickerill (1995), respectivamente. Cabe señalar que estas características que se incluyeron en el icnogénero son propias de la icnoespecie tipo y, no de las icnoespecies restantes. Asimismo, la trayectoria de la excavación basal no fue descripta hasta el momento, aunque sí ha sido esquemáticamente ilustrado en la literatura (ej., Seilacher, 1967a, p 78; Benton, 1982a, fig 10).

Los caracteres que se mencionan a continuación se relacionan con el *spreite*. Tal como se mencionó anteriormente, el trabajo de Weiss (1884b) describe exhaustivamente la variedad de morfologías de la trayectoria horizontal del mismo, aunque esta variedad no fue incluida ni en la diagnosis del icnogénero en la mayoría de los trabajos posteriores que la incluyen. A pesar de la inclusión de los caracteres mencionados de manera informal, los mismos no solucionan las falencias que se encuentran en la diagnosis. En primer lugar, porque la misma no incluye la variabilidad morfológica de las estructuras que componen al icnogénero; en segundo lugar, porque están basadas únicamente en su icnoespecie tipo. Asimismo, tampoco se incluye la forma tridimensional del icnogénero. Tal como fue mencionado anteriormente, es necesario considerar la estructura tridimensional completa de la traza fósil para su correcta asignación icnotaxonómica (Pickerill et al., 1987; Pazos et al., 2015b; Gutiérrez et al., 2021a). Por último, como se mencionó anteriormente otro problema es que las estructuras que componen al icnogénero fueron denominadas con distinta terminología en la literatura (ver **Sección 3.3.3**). En relación a caracteres descriptos previamente y simplificados o excluidos en la diagnosis de Häntzschel (1962, 1975), algunos pueden considerarse útiles (con un

potencial valor diagnóstico, como ser la variabilidad en el trayecto del *spreite*) mientras que otros que fueron incluidos, como el alto del *spreite*, deberían ser descriptivos y no diagnósticos ya que son muy difíciles de determinar (Mikuláš, 1993).

En esta Tesis se propone enmendar la diagnosis del icnogénero para fijar la terminología y ampliar los caracteres diagnósticos, y designar un neotipo (ver **Sección 3.3.7**). Las propuestas de acciones nomenclatorias tienen el fin de unificar y actualizar los criterios icnosistemáticos. Las propuestas se encuentran en el **Anexo 3**. A continuación, en base al trabajo desarrollado en esta Tesis y a lo descripto en la literatura se detallarán las características del icnogénero, unificando criterios por las razones ya expuestas.

Morfología general de la traza fósil:

El icnogénero *Dictyodora* está compuesto por una estructura basal denominada excavación basal (Figs. 3.39, 3.40) y por una estructura medial de poco espesor (*spreite*) dispuesta perpendicular a la excavación basal y con una inclinación variable (40 a 90°; Fig. 3.38). La estructura en su conjunto puede presentar una morfología de tipo prisma triangular si se lo observa en corte vertical en trayectorias rectas, cuyo ancho máximo se encuentra en la excavación basal y mínimo en el tope del *spreite* (Figs. 3.6; 3.39).

La traza fósil se preserva como endicnia generalmente en litologías de grano fino y de un mismo espécimen pueden preservarse múltiples niveles (Figs. 3.6, 3.40, 3.41). Si bien se observa en el registro mayormente representada la preservación horizontal del *spreite*, múltiples niveles horizontales de la excavación basal también pueden encontrarse (Fig. 3.40A). Es observable además de preservaciones horizontales, preservaciones verticales u oblicuas (Figs. 3.6, 3.40, 3.41). El productor de *Dictyodora* podía migrar a diferentes niveles estratinómicos. Esto puede evidenciarse por la terminación de la traza

fósil que representa la sección que recorre el productor-mediante la excavación basal-para llegar al nuevo nivel estratinómico, y presenta formas ovaladas o lenticulares (3d) o circulares a subcirculares (en plano horizontal). Otras evidencias son el cambio en el ancho de la trayectoria horizontal del *spreite*, trayectorias espiraladas concéntricas u helicoespirales tanto de la excavación basal como del *spreite*.

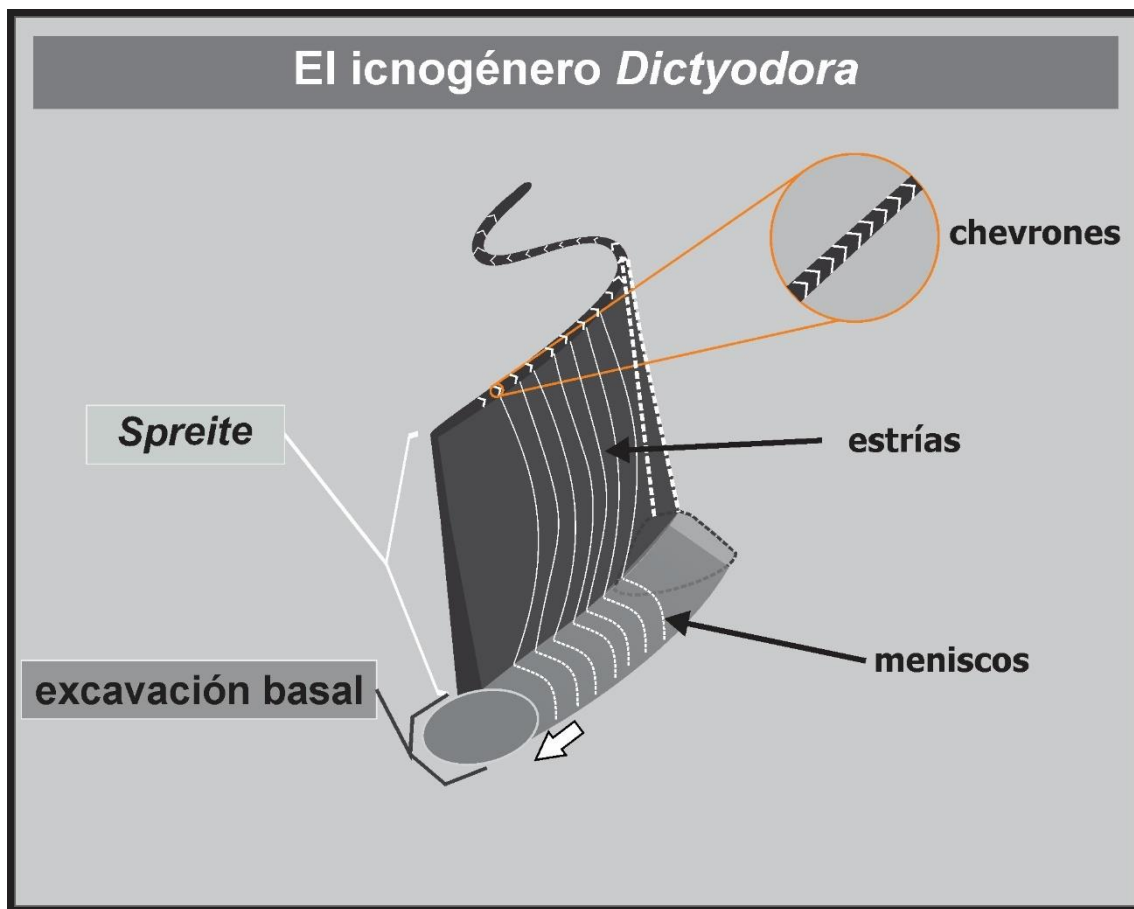


Figura 3.39. Esquema general del icnogénero *Dictyodora* con sus dos componentes: excavación basal y *spreite*.

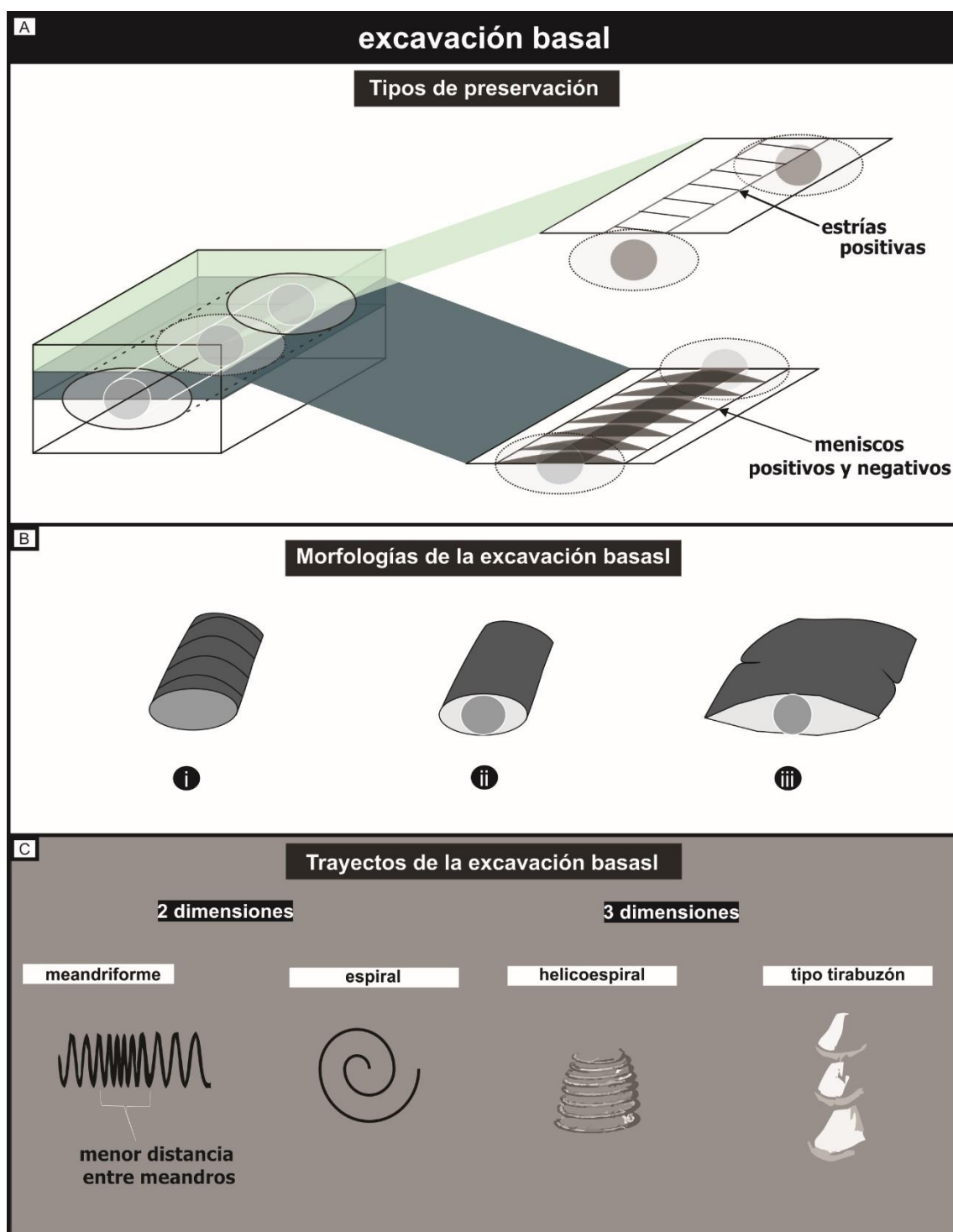


Figura 3.40. Esquema de la excavación basal de *Dictyodora*. A) Tipos de preservación. B) Tipos de morfologías observadas en secciones transversales: i) ovalada. ii) ovalada tripartita. iii) Lenticular compuesta por cilindro central y proyecciones laterales aguzadas, modificada de Benton (1982a) con sus tipos de preservaciones, relleno y morfologías.

Excavación basal:

La excavación basal se encuentra en posición subhorizontal. La trayectoria de la excavación basal puede ser simple presentando cursos irregulares o meandriformes o complejos. En este último caso presenta estructuras de tipo cono, helicoespirales o en tirabuzón producto de la migración del productor hacia otros niveles estratinómicos. Estas últimas morfologías (más complejas) pueden estar en continuidad (o no) con las estructuras más simples mencionadas anteriormente. Generalmente, la trayectoria horizontal frecuentemente observada es la meandriforme que se espirala (Fig. 3.10, 3.12, 3.23H, 3.34A, B). Se reconocen algunos entrecruzamientos independientemente del tipo de trayectoria de la excavación basal (Fig. 3.10).

Externamente la pared de la excavación basal puede presentar estrías superficiales que se corresponden con el relleno meniscado interno (Fig. 3.40A, B) o ser lisa (Orr, 1994, 1995; Orr et al., 1996).

La excavación basal puede estar compuesta por una única estructura central (Fig. 3.40B, i), o esta estructura puede estar rodeada de otro elemento circundante (Fig. 3.40B, ii) o de proyecciones laterales aguzadas (Benton, 1982a; Fig. 3.40B, iii). En el material de esta Tesis se observaron únicamente los casos i e ii. En resumen, la excavación basal puede presentar un único componente o ser tripartita (Fig. 3.40B). El relleno de la excavación basal se compone de paquetes meniscados, los cuales coinciden con el espaciado de las estrías del *spreite* (Fig. 3.39).

Spreite:

La estructura del *spreite* es el carácter diagnóstico más relevante dado que se identifica con mayor frecuencia en el registro y es distintivo del icnogénero. Se dispone alejándose de la excavación basal en posición central, insertándose con una inclinación

entre los 40 ° y los 90° (Radonjić, 2020, fig 10f). Esta inclinación varía por un lado en relación con la trayectoria de la excavación basal. Por ejemplo, en cursos meandriformes, en la curva del meandro o en trayectorias helicoespirales de la excavación basal el *spreite* se inclina hacia el interior (Benton, 1982a, p 128, fig 7b). La inclinación del *spreite* varía también en función de la distancia del mismo respecto de la excavación basal con un aumento del ángulo desde la base al techo del *spreite* (Fig. 3.38). Sin embargo, se observaron ejemplares en preservaciones verticales que muestran una disposición heterogénea en cuanto a la inclinación de esta estructura (ej., Stachacz, 2012, fig 8d, e; Radonjić, 2020, fig 10f). El contacto del *spreite* con la excavación basal no representaría un límite neto (ver Radonjić, 2020, fig. 10).

La trayectoria horizontal del *spreite* presenta morfologías con gran variabilidad desde irregulares hasta formas meandriformes (regulares o irregulares; Fig. 3.6). Los espirales pueden estar formados a su vez por trayectorias meandriformes o por un patrón concéntrico que comienza con un espiral en el centro y continua con vueltas con rulos o meandros irregulares. Además, puede observarse más de un orden de sinuosidad en el curso horizontal meandroso, registrándose como máximo hasta 3 órdenes (Muszer, 2020b) y pudiendo disponerse de manera regular o irregular. La trayectoria horizontal meandriforme del *spreite*, además puede variar entre niveles estratinómicos es decir que puede cambiar la disposición de los meandros, la forma de sus arcos y además el ancho. Por ejemplo, un mismo meandro puede presentar un arco agudo en la sección superior, y en niveles inferiores (más cercanos a la excavación basal) presentar arcos redondeados o darse el caso inverso (Figs 3.37, 3.38; Benton y Trewin 1980, fig. 3E). En ocasiones se observaron entrecruzamientos del *spreite* que pueden quedar registrados como rulos, que se repiten de forma regular (Fig. 3.24A) o irregular (Fig. 3.23H), o bien son tan

abundantes y pequeños que no llegan a distinguirse (Fig. 3.32). Curiosamente, gran parte de la variabilidad morfológica mencionada fue descripta para la icnoespecie tipo (Weiss, 1884b), pero solo se incluyó en su diagnosis el adjetivo “complejo” haciendo alusión a su morfología. Cuando se designaron o incluyeron nuevas icnoespecies al icnogénero no se añadieron estas características. Esta variabilidad morfológica se observó en las distintas secciones del *spreite*, presentándose en esta Tesis la reconstrucción de parte de la estructura tridimensional del *spreite* del espécimen 3 (IANIGLIA-92). Esto permitió observar que gran parte de la variabilidad morfológica del *spreite* en este icnogénero se puede encontrar en un mismo espécimen. Externamente el *spreite* presenta un set de estrías que se disponen oblicuas y se corresponden con los chevrones observados en su interior (Figs. 3.6, 3.14, 3.39) y a su vez, inferiormente con los paquetes meniscados de la excavación basal (Figs. 3.39).

Otros parámetros como la variación vertical en el alto del *spreite* fueron considerados como tendencias evolutivas y una forma implícita de diferenciar icnoespecies (Seilacher, 1967a, 2007). Teniendo en cuenta que, por un lado, el tope de la traza fósil no ha sido registrado y, además que son escasos los ejemplares que preservan la parte vertical u oblicua como para poder estimar la altura, no sería la misma una icnotaxobase válida para considerar. No obstante, es interesante analizar este parámetro en las propuestas etológicas como se mencionó previamente (**Sección 3.3.9**). Otro parámetro cuantitativo es el ancho del *spreite*, el cual presenta un tamaño máximo de 2 mm, el mismo varía acorde a la distancia del nivel de corte de éste con la excavación basal, con lo cual no será considerado como diagnóstico.

3.3.12.2. A nivel icnoespecífico: jerarquización de icnotaxobases y posible sinonimia

Como se menciona en la **Sección 3.1.4** a nivel icnoespecífico se sugiere utilizar características morfológicas secundarias con buen potencial de fosilización. En *Dictyodora* esto es controversial debido a que la estructura reconocida históricamente y que presenta mayor registro fósil, es el *spreite*. A diferencia de lo que ocurre con los icnotaxones compuestos (**Sección 3.1.1.4**), en los casos de intergradación entre icnoespecies de *Dictyodora*, no existe evidencia de que cada tipo morfológico represente un comportamiento diferente (**Sección 3.3.11**). Frente a esta problemática, existen distintas posibles posturas icnotaxonómicas a seguir que se discuten a continuación:

Propuesta 1: Esta propuesta implicaría sinonimizar aquellas icnoespecies en que se encontraron en intergradación mutuas (**Secciones 3.3.8.3, 3.3.8.4**; Bertling *et al.* 2006). En particular el caso de las icnoespecies *D. atuelica* - *D. scotica*- *D. tenuis* las cuales se observaron en un mismo espécimen con una preservación más completa del *spreite*, estando representadas en dos niveles estratinómicos esta variabilidad morfológica (ej., Fig. 3.38). En el caso del comportamiento del productor de estas icnoespecies, el mismo no variaría en particular porque estas icnoespecies presentan una misma trayectoria meandriforme de la excavación basal que se espirala. De realizarse esta propuesta, se sinonimizarían las icnoespecies *D. atuelica*, *D. scotica* y *D. tenuis*. En este caso las icnoespecies que fueron creadas primero, en el año 1851, son *D. scotica* (M' Coy, 1851a, p 395) y *D. tenuis* (M' Coy, 1851a, p 394). Siendo que *D. tenuis* la que tiene prioridad porque se encuentra publicada una página antes que *D. scotica*. (CINZ, 1999, Art. 23.1). Se propone realizar una enmienda de la diagnosis de *D. tenuis* que incluya además de las características previamente mencionadas de la excavación basal, trayectos horizontales

del *spreite* meandriforme con meandros regulares e irregulares, con meandros que pueden presentar arcos redondeados o agudos y pueden desarrollar más de un orden de sinuosidad.

En relación con la icnoespecie *D. zimmermanni*, se propone realizar una enmienda de la diagnosis con caracteres claros y asignar un lectotipo a la misma (**Sección 3.3.7**). Estas acciones nomenclatoriales evitarían los problemas ocasionados en asignaciones de la misma en la literatura por la falta caracteres diagnósticos distinguibles o yuxtaposición de los mismos. Si bien el trayecto de la excavación basal presenta un curso similar al de *D. tenuis* (según esta propuesta), siendo meandriforme con espiralamientos, los mismos presentan una mayor frecuencia con relación a esta icnoespecie (ej., Fig. 3.12). Además, la trayectoria horizontal del *spreite* presenta morfologías distinguibles como ser el curso irregular con entrecruzamientos y rulos tanto regulares como irregulares.

Por otro lado, las icnoespecies *D. silurica* y *D. liebeana* presentan características de la excavación basal diferenciables en corte transversal, exhiben una estructura tripartita mientras que el resto de las icnoespecies presentan un único componente (Fig. 3.40B).

Asimismo, la trayectoria de la excavación basal en *D. liebeana* se caracteriza principalmente por ser helicoidal, formando una estructura de tipo tirabuzón para la estructura completa. Esto genera a su vez, la presencia de estructuras espiraladas concéntricas en la trayectoria horizontal del *spreite*, la cual es el carácter diagnóstico más relevante. A pesar de esto, y por los problemas relacionados a las asignaciones mencionados previamente (**Secciones 3.3.2, 3.3.7 y 3.3.8.2**) se propone que es necesaria la realización de una enmienda en la diagnosis de la icnoespecie tipo.

El patrón de espiralamiento también es reconocido en trayectorias horizontales meandriformes del *spreite*, los cuales son característicos de *D. silurica*. El curso

meandriforme en la excavación basal junto con las características morfológicas de la excavación basal de *D. silurica* son descriptos por primera vez en esta Tesis.

Todas las icnoespecies presentan estructuras ovaladas que representan la terminación de la traza fósil, es decir la estructura que queda reflejada de la excavación basal por el cambio de nivel del productor. Las mismas no son directamente proporcionales al tamaño de la excavación basal, aunque en la mayoría de los casos son mayores al ancho de la misma. La superficie de la excavación basal presenta estrías superficiales en la mayoría de las icnoespecies con excepción de *D. liebeana* (Orr et al., 1994, 1996). La excavación basal presenta un relleno meniscado que se observa en todas las icnoespecies variando el ancho de los meniscos entre icnoespecies (ver **Anexo 3**).

Propuesta 2: otra propuesta es considerar aquellas trayectorias horizontales del *spreite* que se encontraron en intergradación como subunidades morfológicas diferenciables. Cada una de ellas implicaría una variante preservacional del *spreite* en trayecto horizontal. El hecho de que la expresión horizontal del *spreite* sea diferenciable y es la que mayor potencial de fosilización presenta, no implica necesariamente considerarlo una icnotaxobase válida para diferenciar a las icnoespecies por los motivos expuestos previamente (**Sección 3.3.11**). Esto conlleva a considerar a la estructura completa (excavación basal + *spreite*) de la traza fósil, la cual estaría representando un único comportamiento. Icnotaxonómicamente, sería un caso análogo a lo que ocurre con *Nereites missouriensis* (**Sección 3.4**), en donde se reconocen distintas variantes preservacionales informales que portan el nombre de otros icnotaxones. En el caso de *Dictyodora*, se debería establecer una icnoespecie que englobe al resto de las subunidades morfológicas reconocibles como variantes preservacionales. Por lo tanto, las icnoespecies que presentan esta característica como se mencionó en la propuesta 1 son *D. scotica*, *D.*

tenuis, y *D. atuelica*. De seguirse esta propuesta, la icnoespecie con prioridad sería *D. tenuis*, considerándose a las restantes como variantes preservacionales. Es necesario redefinir las características de las variantes preservacionales (ex icnoespecies) ya que como se mencionó anteriormente, se detectaron problemas como la yuxtaposición de morfologías o bien la falta de consideración de la variabilidad morfológica intraespecífica (**Anexo 3**). Bajo esta mirada la incertidumbre posible relacionada con las diagnósicos icnoespecíficos se verían subsanadas (**Secciones 3.3.2, 3.3.7 y 3.3.8.2**). De realizarse, esta propuesta, la icnoespecie tipo requiere igualmente una enmienda de la diagnósico, al igual que *D. silurica* y *D. zimmermanni* como se ha mencionado anteriormente, en donde se unificaría la terminología descriptiva y se adicionan las nuevas características observadas en el material de la Tesis.

Mas allá de la propuesta sistemática que se elija, una enmienda de la diagnósico icnogénica requiere un ajuste de la terminología que se considera adecuada en esta Tesis (**Sección 3.3.3; Anexo 3**). Asimismo, es necesaria la enmienda de las icnoespecies/variantes preservacionales para subsanar todas las problemáticas mencionadas en esta Sección (**3.3**). Las discusiones y propuestas buscan reparar estos aspectos (**Anexo 3**).

Se destaca que más allá de la propuesta icnosistemática a seguir, es necesario siempre tener presente que el trayecto horizontal del *spreite*, presenta morfologías resultantes de situaciones preservacionales y es por esto, que al momento de interpretar y/o asignar icnotaxones es necesario por un lado considerar a la estructura completa, y de no encontrarse preservada la excavación basal, lo más parsimonioso sería dejarlo con nomenclatura abierta. Por otro lado, en el caso de que el trayecto del *spreite* observado

represente más de una icnoespecie/variante preservacional, la utilización del término intergradación es recomendable en vez de la asignación a un único icnotaxón.

3.3.13. *Dictyodora* como herramienta icnoestratigráfica

Dictyodora fue utilizada tradicionalmente como ejemplo de la aplicación de icnotaxones como indicadores icnoestratigráficos acorde con los registros encontrados hasta el momento de la propuesta, los mismos provenían exclusivamente del Hemisferio Norte (Uchman, 2004, fig 3; Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011). Esta utilización fue puesta en duda con los registros encontrados en Gondwana, los cuales extendieron el límite temporal inferior del registro de algunas de las icnoespecies (Pazos et al., 2015a, b; Fig. 3.41), es por esto por lo que se sostiene que el uso icnoestratigráfico de *Dictyodora* tiene una baja resolución (Zhang et al., 2020). Con las propuestas icnosistemáticas sugeridas y con la revisión bibliográfica realizada, se reconoce que la icnoespecies *D. liebeana* se restringe al menos hasta el momento al Carbonífero (Orr et al., 1996; Baucon y Neto de Carvalho, 2008). Sin embargo, muchos de los especímenes asignados a ésta deben ser reanalizados, pudiendo ser reasignados a otras icnoespecies (**Anexo 3**). Como consecuencia estas icnoespecies extenderían su registro al Carbonífero. Recientemente, se registraron dos icnoespecies en el Pérmico: *D. scotica* y *D. zimmermanni* (Zhang et al., 2020) extendiendo el biocrón del icnogénero (Fig. 3.41). Actualmente el rango estratigráfico de *Dictyodora* es Cámbrico—Pérmico.

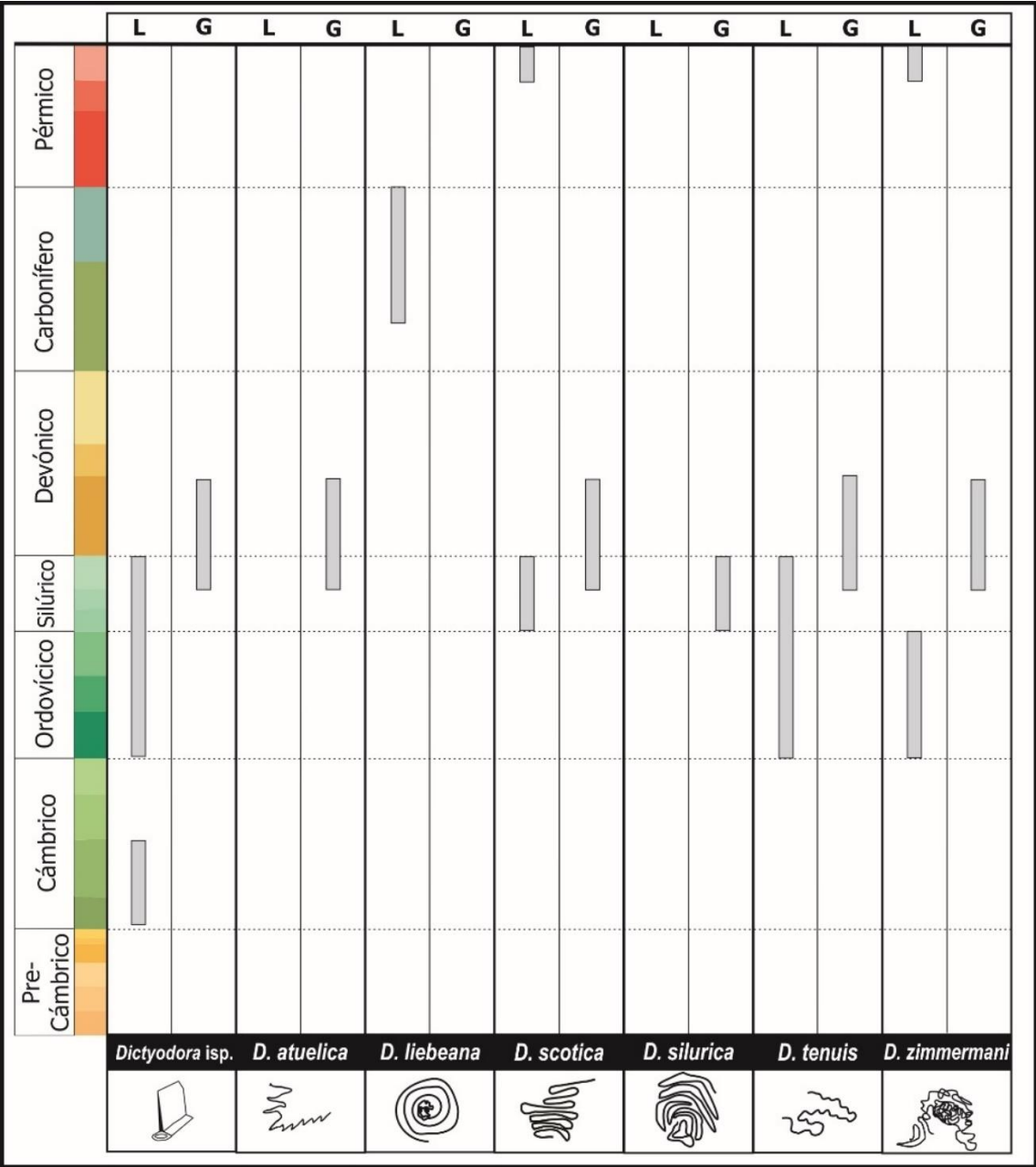


Figura 3.41. Rango estratigráfico de las icnoespecies de *Dictyodora* mencionadas en la literatura. La misma está citada en el **Anexo 4**. L: Laurentia/Laurasia; G: Gondwana.

3.3.14. Consideraciones sobre tendencias evolutivas

Considerando los nuevos hallazgos, la revisión de la literatura, teniendo en cuenta toda la variabilidad morfológica presente en el icnogénero, y la discusión etológica (Sección 3.3.11), se analizan las propuestas evolutivas postuladas en la literatura. Las

mismas son basadas en especímenes provenientes de *Laurentia* (ej., Seilacher, 1967a, p 78, 2007, p 85; Benton, 1982a, fig 10) en primer lugar presentan un problema de asignación a nivel icnoespecífico. En el caso de los trabajos de Seilacher (1967a, p 78, 2007, p 85), los especímenes figurados de *Dictyodora* presentes en el Carbonífero inferior (1967a, p 78, 2007, p 85;ejemplar b) es similar al ejemplar ilustrado por Zimmermann (1892), *D. zimmermanni*, el cual como se mencionó en apartados anteriores estaba incluido dentro de *D. liebeana* (**Secciones 3.3.4, 3.3.7, 3.3.10**) pero presenta una edad silúrica. En particular, Seilacher (2007, p 84) señala que este ejemplar b (junto con los otros representados de esta edad) provienen de diferentes secciones de Alemania y Austria, y que “su relación estratigráfica no está establecida”. Por otro lado, la representación de *D. zimmermanni* (Benton, 1982a, fig 10, A) presenta solo dos meandros irregulares con características que se asemejan a *D. tenuis* y se contradicen con las descritas para esta icnoespecie (**Sección 3.3.4**), además si bien está basada en especímenes que no consideran el trayecto irregular del *spreite* de esta traza fósil, el cual sí se observa en el material sinonimizado en ese trabajo (**Sección 3.3.7**). Esto ha llevado a proponer a esta icnoespecie como la “más simple”, haciendo alusión a un patrón poco eficiente de explotación del alimento. Sin embargo, como se observó en material de esta Tesis, esta icnoespecie junto con otras que representan el primer registro de las trayectorias horizontales del *spreite* de icnoespecies de *Dictyodora* en el Ordovícico Temprano (el primer registro del Cámbrico se preserva vertical), presentan trayectos de la excavación basal meandriforme con tendencia a espiralarse. Este tipo de patrón es lo que Seilacher (2007, p. 85) denomina la segunda etapa en el programa de excavación y lo asigna al Carbonífero inferior. Esta explotación del sustrato es más compleja a la previamente propuesta para el Paleozoico inferior y a su vez, es más antigua de lo hipotetizado previamente. Estos registros indicarían que este patrón de explotación

comienza junto con la aparición de estas icnoespecies (Fig. 3.41), siendo más eficiente en *D. zimmermanni* ya que presenta un mayor desarrollo de sectores espiralados en el trayecto de la excavación basal.

Por otro lado, en el registro del Silúrico de China prevalecen trayectorias meandriformes que no presentan migración del productor, pero cuyos patrones meandriformes regulares cubren mayores áreas, con lo cual el patrón es más complejo que aquellos postulados como meandrosos simples previamente. El aumento de la regularidad de los meandros se ha propuesto como una mayor eficiencia en la alimentación (Seilacher, 1974; Muszer, 2020a).

El desarrollo de una mayor eficacia en la búsqueda y explotación de alimento se observa en el Carbonífero inferior con *D. liebeana*, la cual presenta espirales concéntricas más desarrollados y una extensión vertical dentro del sustrato mucho más eficiente y profunda, desarrollando formas tridimensionales de tipo tirabuzón. Presenta, además, otras estrategias de movilidad dentro del sedimento (**Sección 3.3.11**). Esta tendencia a desarrollar un tamaño mayor se observa también en otras icnoespecies post- carboníferas (Zhang et al., 2020), permitiendo un patrón de explotación que permitía una mayor penetrabilidad del sustrato.

3.3.15. Distribución espacial y temporal de *Dictyodora*: un icnogénero de origen perigondwánico

El registro más antiguo de *Dictyodora* es en facies de plataforma distal por debajo del nivel de olas de tormenta en el Cámbrico de Polonia (Stachacz, 2012; Fig. 3.41; **Anexo 4**). A partir de la radiación ordovícica, se registran distintas icnoespecies de *Dictyodora* en diferentes facies y posición paleogeográfica. Durante el Ordovícico las icnoespecies presentan variada morfología del *spreite* presentando trayectorias horizontales irregulares

o presentando desarrollo de meandros o rulos, pero sin enroscamiento tridimensional complejo en forma de tirabuzón. Por un lado, durante todo el Ordovícico *Dictyodora* se registra en facies distales turbidíticas de abanicos submarinos en cuencas del Océano Iapetus a largo del margen de Avalonia y de Laurentia (Benton, 1982b; Orr, 1996; Chlupáč, 1997; Orr y Howe, 1999; Uchman et al., 2005; Smelror et al., 2022). Por otro lado, el icnogénero se registra en facies más someras, de plataforma distal tanto en el Ordovícico Medio del terreno de Cadomia (Portugal y España) (Delgado, 1910; Neto de Carvalho, 2001; Jensen et al., 2016) como en plataformas dominadas por tormenta tanto en Laurentia (Reynolds, 2015) como en Avalonia (Mikuláš, 1993).

Durante el Ordovícico Tardío—Silúrico temprano *Dictyodora* se encuentra presente tanto en facies de talud (Pickerill et al., 1987) como en llanuras abisales de Laurentia (Orr et al., 1995; Orr y Pickerill, 1995a, b; Benton y Trewin, 1980; Crimes y Crossley, 1980, 1991; McCann, 1990, 1993; Emmons, 1884). No es sorprendente que los registros de *Dictyodora* acompañen el desplazamiento de Avalonia desde Gondwana hacia Laurentia desde el Ordovícico Temprano, encontrándose en terrenos asociados a Laurentia como es el ejemplo del registro en Alabama de Estados Unidos (Chowns y Rindsberg, 2015; Cocks y Torsvik, 2002; Nance et al., 2010). Esta es una de las razones por las que se propuso que el origen de *Dictyodora* fue en terrenos perigondwánicos (Fan y Gong, 2016). Por lo tanto, durante el Ordovícico Medio-Tardío el productor podría encontrarse en terrenos perigondwánicos.

A partir del Silúrico tardío se registran las primeras evidencias de *Dictyodora* en el hemisferio sur, tanto en Gondwana como en los terrenos insulares asiáticos. Es en facies de estos últimos que en ambientes de tipo *flysch* se registra *Dictyodora silurica* (en China, Yang y Hu, 1992). En referencia a Gondwana durante el Silúrico tardío—Devónico Temprano, la mayoría de las icnoespecies de *Dictyodora* están representadas

en facies de plataforma del proto-océano Cuyano en el terreno de Cuyania (Pazos et al., 2015a, b; Gutiérrez et al., 2021; **Sección 2.1.1**). Por otro lado, en el Silúrico de Laurusia *Dictyodora* se registra en facies de plataforma distal (Frey y Chowns, 1972; Chowns y Rindsberg, 2015). Es en el Paleozoico medio (Silúrico—Devónico) en donde *Dictyodora* presenta mayor dispersión geográfica encontrándose tanto en el Ecuador como en latitudes más altas entre los 30° y los 60°, y la mayor variedad morfológica incluyendo formas espiraladas, aunque no siguiendo un patrón concéntrico. El registro más alejado es en el Silúrico de China (Oeste de Qinling), el cual en el Ordovícico no estaría tan alejado del noreste de Gondwana ya que se desplazaría en dirección a China del Norte (Meng et al., 2005; Dong et al., 2011; Yan et al., 2016). Es por esto por lo que el productor podría haber migrado desde sectores ligados a las plataformas continentales. En función de los primeros registros, el productor no parece haber requerido atravesar grandes masas oceánicas como por ejemplos aguas abiertas del Océano Proto-Tetis/Océano Asiático o del Océano Reico, y el hecho del probable cierre del brazo del Este del Proto-Tethys postulado por algunos autores en relación con el acercamiento de los terrenos de Serindia (China del Norte y Tarim) con Gondwana (Stampfli y Borel, 2002; von Raumer et al., 2002, 2003).

Durante el Carbonífero se registra a *Dictyodora* mayormente en facies marinas profundas desde abanicos submarinos a planicies abisales en Laurusia (**Anexo 4**); Sin embargo, existe un único registro en facies de prodelta en Polonia (Muszer, 2020a). La extensa distribución durante el Carbonífero temprano en sucesiones marinas profundas podría estar relacionada a una efectiva dispersión de un posible estadio larval del productor (Fan & Gong, 2016), aunque no se registran ejemplos con *Dictyodora* para el Carbonífero temprano de Gondwana. La ausencia de estos registros puede deberse a un sesgo histórico

y geográfico o bien, estar relacionado a la ausencia de depósitos de facies que contienen a *Dictyodora* o probablemente estar relacionado con control climático.

Recientemente el registro más joven de *Dictyodora* fue hallado en el Pérmico superior en China en facies de talud (Zhang, 2020), lo que plantea nuevos interrogantes sobre ¿por qué *Dictyodora* no se encuentra preservada en el Carbonífero de China?

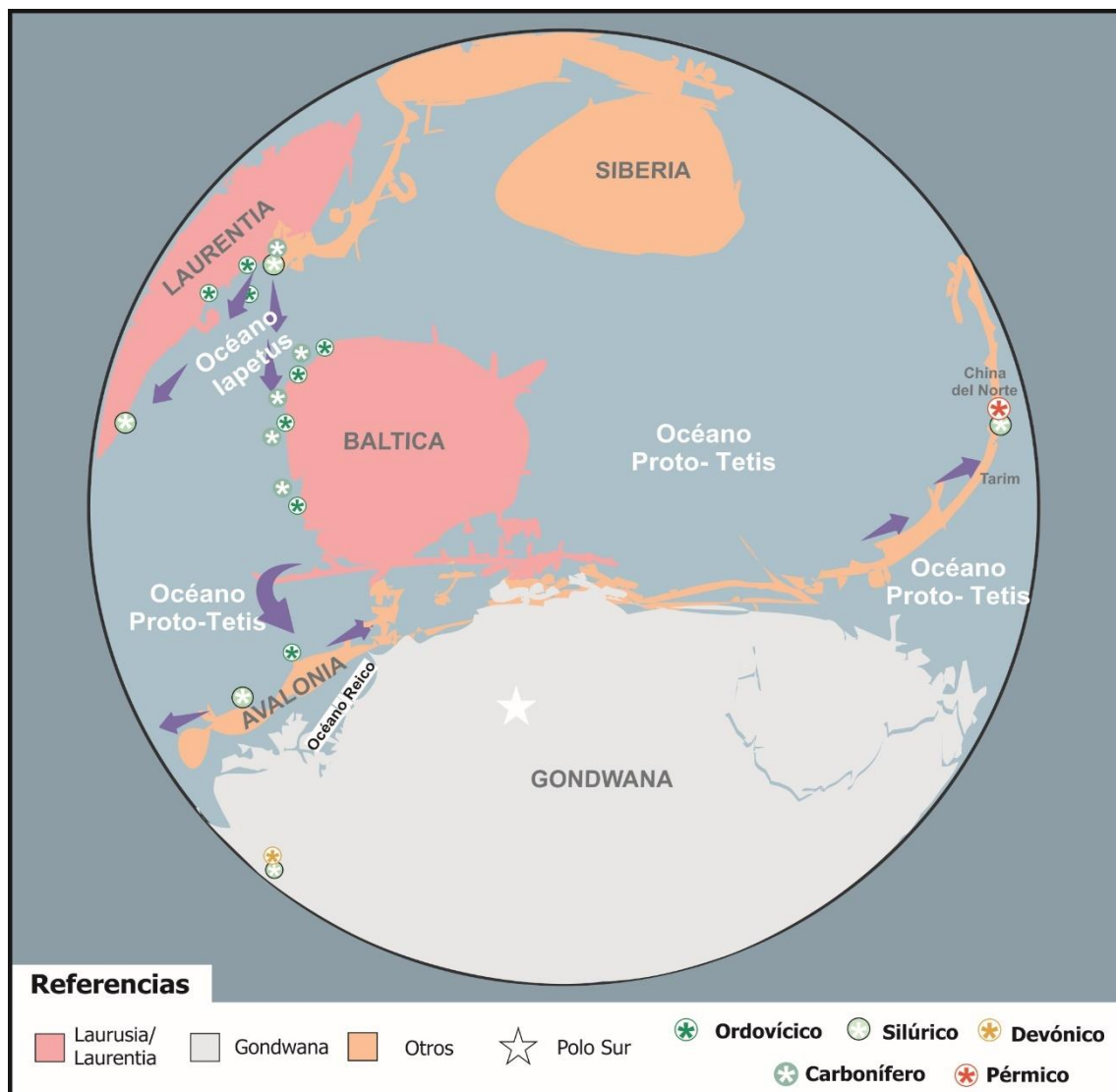


Figura 3.42. Paleogeografía del Ordovícico Temprano con registros de *Dictyodora* y propuesta de migración del productor. Modificado de von Raumer et al. (2003, fig 2). Las flechas de color violeta indican la migración propuesta para el productor de *Dictyodora*.

3.4. El icnogénero *Nereites* Macleay 1839 (en Murchison, 1839)

3.4.1. Introducción

El icnogénero *Nereites* es muy frecuente en el registro fósil desde el Neoproterozoico (ej., Callow y McIlroy, 2011; Knaust, 2017). Se registra en facies marinas desde someras (ej., Crimes y Anderson, 1985; Schlirf, 2000) hasta facies de ambiente marino profundo, donde es más frecuente (Wetzel, 2002). En depósitos paleozoicos de Norteamérica y Europa se desarrollaron los estudios pioneros de este icnogénero, debido a su abundancia y frecuencia en afloramientos de esa edad y región y, además, se definieron la mayoría de las icnoespecies (Murchison, 1839; Emmons, 1844, 1855; Delgado, 1910). En particular, *Nereites* se ha registrado en el Paleozoico en facies desde plataforma externa hasta planicies abisales en el hemisferio norte (ej., Hakes, 1976; McCann, 1989, 1990; McCann, 1993; Crimes y Fedonkin, 1994; Rindsberg, 1994; Crimes y McCall, 1995a; Orr, 1995, 1996; Orr y Pickerill, 1995; Orr et al., 1996). Por otro lado, en Sudamérica en particular, los registros paleozoicos son escasos. En el Paleozoico inferior se registra en el noroeste y Centro-este de Argentina (Aceñolaza y Aceñolaza, 2006; Melchor et al., 2013) y en Bolivia (Toro et al., 1990). Por otro lado, en el Paleozoico medio se registra en Brasil (Campanha, 1974; Memória et al., 2021; Neto et al., 2023), y en Argentina, tanto en Precordillera (Aceñolaza y Peralta, 1985) como en el Bloque de San Rafael, en la unidad de estudio (Pazos et al., 2015a; Gutiérrez et al., 2021b). Se ha sugerido que *Nereites* es un icnotaxón común en facies turbidíticas del Paleozoico más que en sucesiones post-paleozoicas (Callow y McIlroy, 2011). Esto es cuestionable por hallarlo en facies más someras paleozoicas (Mángano et al., 2000; Pazos et al., 2015a; Gutiérrez et al., 2021b), y porque en registros post-paleozoicos se lo encuentra tanto en facies de depósitos abisales (ej., McCann y Pickerill, 1988; Crimes y

McCall, 1995b; Uchman, 1995; Olivero et al., 2009) como en facies más someras (ej., Carmona et al., 2009; Fernández et al., 2018).

En relación con la icnotaxonomía existe un largo debate sobre el estatus de icnotaxones como *Nereites*, *Neonereites* Seilacher 1960 y *Scalarituba* Weller 1899. Asimismo, existen otros icnotaxones también comparados con *Nereites* como ser *Phyllodocites* Geinitz 1867b, *Helminthoida* Schäfhautl 1851, *Paleohelminthoida* Ruchholz 1967, *Myrianites* Delgado 1910, "*Spirophycus*" Häntzschel 1962, y *Protovirgularia* M' Coy 1850. Numerosos autores han sinonimizado varios icnotaxones con *Nereites* argumentando por ejemplo que *Neonereites* y *Scalarituba* son variantes preservacionales de *Nereites* (ej., Seilacher y Meischner, 1965; Chamberlain, 1971a, 1980; Chamberlain y Clark, 1973; D'Alessandro y Bromley, 1987; Rindsberg, 1994; Uchman, 1995; Mángano et al., 2000). Rindsberg (1994) y Uchman (1995) sinonimizaron formalmente otros icnogéneros con *Nereites* como *Scalarituba*, *Neonereites*, *Paleohelminthoida* y *Helminthoida*. Otros autores, sin embargo, retienen o abogan por el mantenimiento de *Neonereites* como un icnotaxón separado (ej., Benton, 1982b; Pickerill y Fillion, 1983; Crimes y McCall, 1995a; Orr et al., 1996). Los trabajos de Uchman (1995), Mángano et al. (2000) y Fernández et al. (2018) permiten sustentar interesantes discusiones icnotaxonómicas. En esta tesis se seguirán las propuestas y las recomendaciones para *Nereites* de Uchman (1995) y Mángano et al. (2000). A continuación, se detalla la diagnosis de este icnogénero.

***Nereites* Macleay 1839**

Ichnoespecie tipo. *Nereites cambriensis* Murchison 1839, por designación subsiguiente de Häntzschel, 1975.

Diagnosis. Pistas selectivamente preservadas, curvas a regularmente meandriformes, no ramificadas, más o menos horizontales, y consistentes de un túnel medial con retrorelleno (núcleo; *core*) encerrado o envuelto en una zona uniforme (lisa) a lobulada de sedimento retrabajado (manto; *mantle*). Comúnmente, sólo se preserva la parte externa de la zona envolvente como una cadena densamente empaquetada de depresiones o pústulas pequeñas uni o multiseriadas (enmendada por Uchman, 1995, 1998; con ligera modificación de Mángano *et al.* 2000).

En relación a las icnotaxobases propuestas, varios caracteres morfológicos han sido sugeridos a nivel icnoespecífico, lo cual dificulta la asignación y obliga a seguir una determinada propuesta icnotaxonómica ya que las icnotaxobases no concuerdan (ej., Rindsberg, 1994; Orr & Pickerill, 1995; Uchman, 1995). Algunas de las características que Uchman (1995) considera para las asignaciones icnoespecíficas son: el curso (meandriforme *versus* no meandriforme), el ancho del túnel medial y la zona envolvente, la naturaleza de la envoltura (incluida la forma de los lóbulos), el tipo de preservación y la preservación de rasgos accesorios (*sensu* Fürsich, 1974). A pesar de que el estatus icnotaxonómico de muchas icnoespecies de *Nereites* aún no fueron aclaradas, existe un consenso general de que *N. macleayii* (Murchison), *N. cambriensis* Murchison 1839, *N. jacksoni* Emmons 1844, y *N. pugnus* Emmons 1844 son icnoespecies válidas (Benton, 1982; Orr & Pickerill, 1995; Mángano *et al.*, 2000). Como así también *Nereites irregularis* Schafhäutl 1851 y *Nereites missouriensis* (Uchman, 1995; Mángano *et al.*, 2000); el debate sobre *Neonereites* como icnogénero válido no está completamente resuelto (Pazos *et al.*, 2015a). La última icnoespecie propuesta es *Nereites imbricatus* Mángano *et al.*, 2000, y en el mismo trabajo numerosas icnoespecies definidas por Delgado (1910) fueron sinonimizadas o bien declaradas inválidas (Mángano *et al.*, 2000).

En esta tesis se considera a *Neonereites* como una variante preservacional de *Nereites* sensu Uchman (1995), contemplándose los siguientes casos *Neonereites uniserialis*, *N. biserialis* y *N. multiserialis*. (Fig. 3.43).

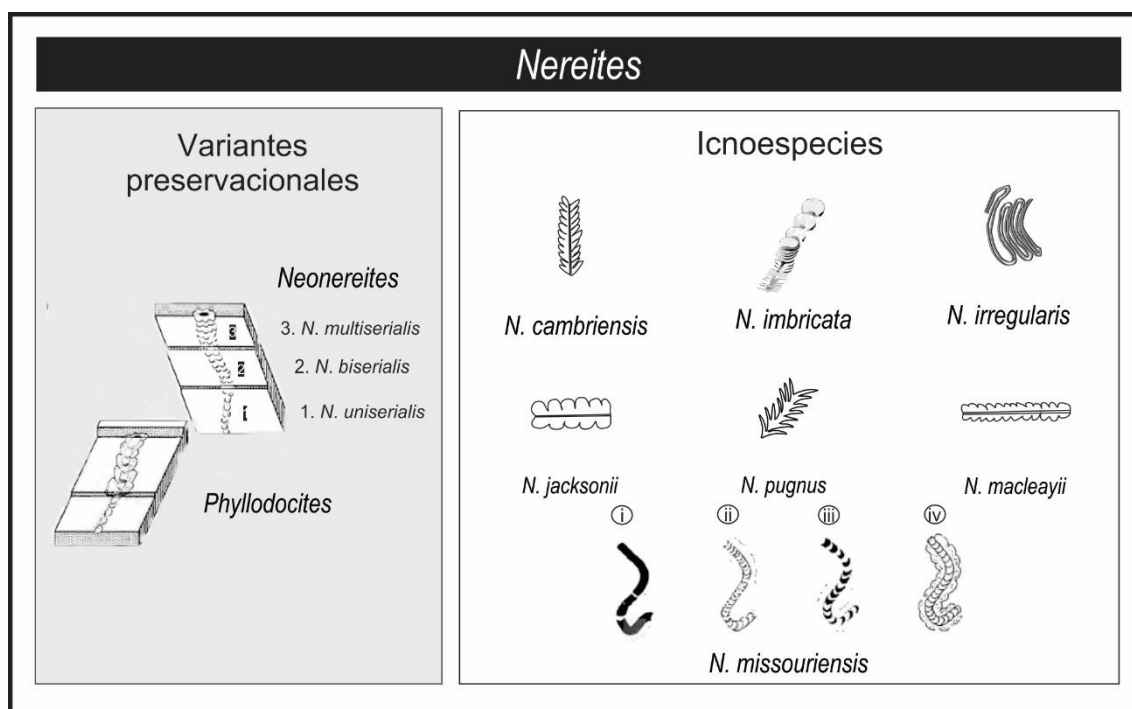


Figura 3.43. Icnoespecies de *Nereites*. Modificado de Uchman (1995, fig. 8) y Mángano et al. (2000). Casos de preservación de *Nereites missouriensis*: i) forma de cinta con pellets fecales; ii) forma meniscada fina; iii) forma meniscada gruesa; y iv) forma lobada.

3.4.2. Etología y Productores: antecedentes

Nereites es una traza fósil de pastoreo producida por organismos móviles infaunales que se alimentan de detritos (Wetzel, 2002, 2010; Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011; Fernández et al., 2018). Los productores propuestos tradicionalmente para esta estructura han sido principalmente organismos vermiformes depositívoros (Seilacher, 1986), en cuyo caso el núcleo de la estructura estaría compuesto de pellets fecales. De acuerdo con esto, se propusieron dos posibilidades en la generación de los

lóbulo del manto (Chamberlain, 1971, text-fig. 5A-I). Recién en el 2007 surge, a partir de estudios neoicnológicos, la propuesta de nuevos posibles productores de *Nereites*, los juveniles de xifosúridos (Martin y Rindsberg, 2007). Estos estudios dieron lugar a considerar a grupos de artrópodos como posibles productores (Fernández et al., 2018). Otros organismos propuestos fueron enteropneustos, anélidos, poliquetos, sipuncúlidos, moluscos como gasterópodos, e incluso equinodermos (Abel, 1935; Chamberlain, 1971a; Seilacher, 1986; Rindsberg, 1994; Mángano et al., 2000; Uchman, 2007; Pazos et al., 2015a; Fernández et al., 2018). Las afinidades biológicas de los posibles productores son muy variables y permanecen abiertas.

3.4.3. *Nereites* en la Formación Río Seco de los Castaños

3.4.3.1. Caracterización del material estudiado

El icnogénero *Nereites* es, junto con *Dictyodora*, uno de los icnotaxones más abundantes de la unidad. Se registró en las tres localidades (Figs. 1.1, 2.2A). En la Localidad 1 se encuentra en los niveles pelíticos de los depósitos heterolíticos de las Asociaciones de Facies 2a y 2b. La coocurrencia de *Nereites* con otras trazas es inusual; sin embargo, fue documentada en menos de cinco ocasiones a pocos centímetros de *Dictyodora*, en un mismo nivel, y dos ejemplares en contacto. En uno de los casos, se reconoce a *Nereites* como un colonizador pionero que posteriormente es atravesado por *Dictyodora* (Pazos et al., 2015b, fig 5) y en el otro caso, el colonizador pionero es *Dictyodora* (Fig. 3.20). Otro ejemplo de coocurrencia se da con *Chondrites* (ver **Sección 3.5.3**), siendo los casos más abundantes los de la Localidad 3. Curiosamente, se han encontrado numerosos ejemplos de *Nereites* en asociación con ESIAM o con superficies brillantes (Pazos et al., 2015a).

En esta Tesis se han registrado nuevas icnoespecies de *Nereites*, y se documentaron la mayoría de las icnoespecies válidas (Tabla 3.3, Fig. 3.44). En particular, *Nereites missouriensis* está presente en la mayoría de los intervalos ricos en icnofósiles. En la Localidad 1 se han documentado icnoespecies previamente mencionadas (Pazos et al., 2015a), y se confirma la presencia de *Nereites cambriensis* y *Nereites irregularis* (Fig. 3.44), en esta localidad junto con la Localidad 3 se presenta la mayor diversidad de *Nereites* en la unidad (Tabla 3.3, Fig. 3.44). Por su parte, en la Localidad 2 se identificó únicamente *Nereites missouriensis*. Además de estos icnotaxones se hallaron por primera vez casos de intergradación entre *N. missouriensis* y *N. jacksoni* (Gutiérrez et al., 2021b, fig 8A).



Figura 3.44. Mapa del área con las localidades estudiadas de la Formación Río Seco de los Castaños. Se señalan las icnoespecies de *Nereites* halladas en cada una de las localidades.

A continuación, se describe el material asignado a las distintas icnoespecies de *Nereites* ordenadas de manera alfabética.

Nereites cambriensis

Figuras: 3.44, 3.45

Especímenes: IANIGLA-Icn 39, 47, 110, 160

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b y en la primera aparición de esta asociación en la sección superior. También se registró en la Localidad 3 en intervalos heterolíticos.

Descripción:

Los especímenes se preservan con un túnel medial y una zona envolvente formada por lóbulos o pústulas a ambos lados, aproximadamente 3-6 por centímetro. Los lóbulos presentan una forma ovalada y casi arqueada con extremos agudos; dispuestos en ángulo agudo en lugar de perpendiculares al túnel medial (Fig. 3.44 A-E), y con un relleno meniscado, aunque pobremente preservado, en un único espécimen (Fig. 3.45A). El ancho máximo es de 12 mm y el curso de la traza es regularmente meandriforme (Pazos et al., 2015a, fig 2a; Fig. 3.45A, B, C), aunque se observa en un espécimen una parte en la que se enrosca (Fig. 3.45C; cf. Orr y Pickerill, 1995, fig 3a). Los meandros presentan curvas redondeadas que se agrandan en algunos casos (cf. Orr y Pickerill, 1995; Fig. 3.45E). Los lóbulos están dispuestos en ángulos de 45° a 65° con respecto al túnel medial (Benton, 1982b; Orr y Pickerill, 1995; Uchman, 1995). El túnel medial es menos ancho con respecto al tamaño de los lóbulos, en todos los casos.

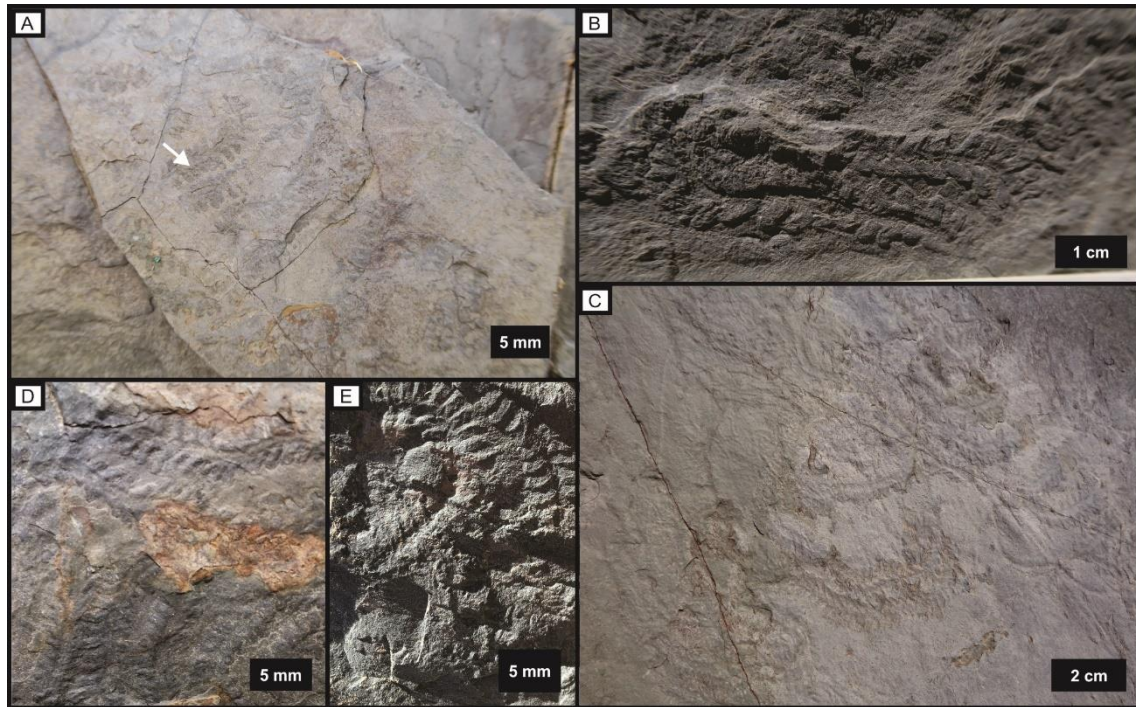


Figura 3.45. *Nereites cambriensis*. Fotografías de campo. A) *Nereites* con túnel medial con relleno meniscado pobremente preservado (flecha) en la sección inferior de la Localidad 1. B) *Nereites* con túnel medial y lóbulos de forma ovalada y extremos puntiagudos en la sección inferior de la Localidad 1. C) *Nereites* con curso mayormente regular con sección que se espirala en la Localidad 1. D, E) *Nereites* con túnel medial y lóbulos con extremos puntiagudos en la Localidad 3.

Nereites irregularis

Figuras: 3.44, 3.46

Especímenes: IANIGLA-Icn 99, 164

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b. También se registró en la Localidad 3 en intervalos heterolíticos.

Descripción:

Los especímenes presentan un curso meandriforme irregular con meandros que presentan distancias entre meandros muy estrechas con tendencia a enroscarse. Presenta un túnel medial más ancho que la zona envolvente, la cual se preserva en muy pocos sectores de la traza fósil.

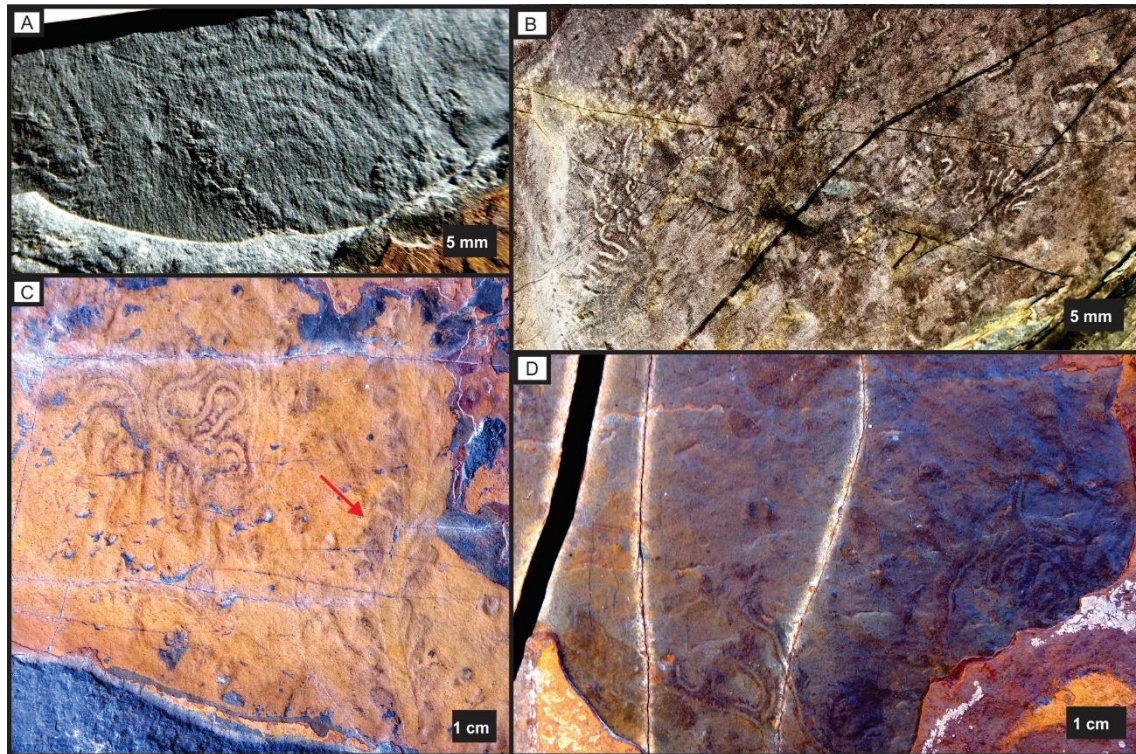


Figura 3.46. *Nereites irregularis*. A) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 1 donde se observa el curso meandriforme, y se distingue el túnel central. B) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 1. C) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 3 en el mismo nivel con *Nereites missouriensis* (flecha roja). D) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 1.

Nereites jacksoni

Figuras: 3.44, 3.47

Especímenes: IANIGLA-Icn 154, 155

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b.

Descripción:

Estos especímenes presentan cursos rectos. El túnel medial se observa con un ancho estrecho en relación con la zona que lo envuelve. La morfología de los lóbulos es ovalada; éstos se preservan como relieves cóncavos y convexos (el

espécimen se conserva de ambas formas en dos niveles adyacentes: IANIGLA-Icn 154 y 155). Las pústulas, estructuras que conforman los lóbulos, son ovaladas con extremos redondeados. Los ejemplares presentan como máximo 1,5 pústulas por centímetro. Los lóbulos ovalados muestran gran variabilidad no solo a lo largo del mismo lado de la traza sino también con los lóbulos del otro lado.

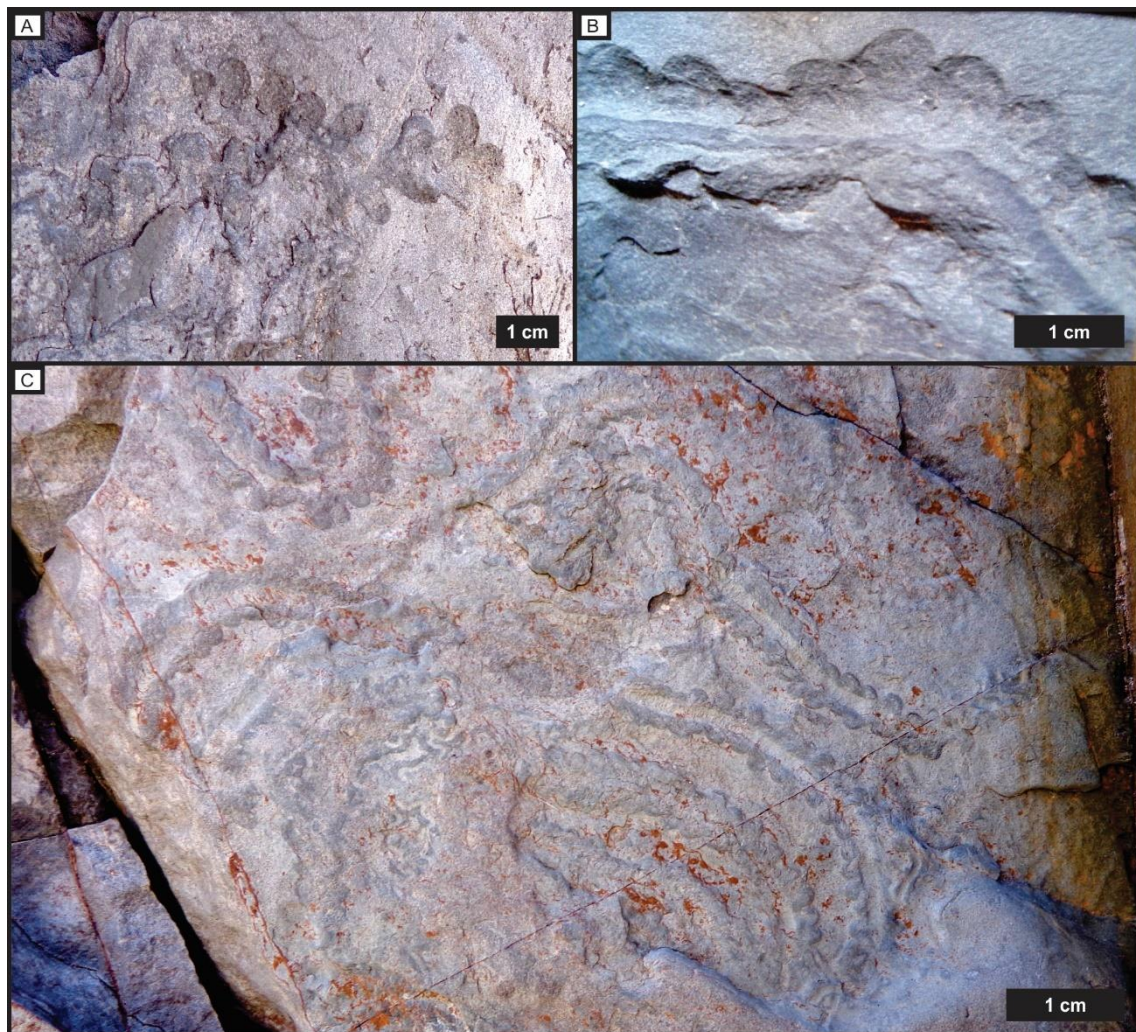


Figura 3.47. *Nereites jacksoni*. A) Fotografía de campo de *Nereites* con lóbulos ovalados en la Localidad 1. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 154, modificada de Pazos et al (2015b, fig. 2c). C) Fotografía de campo de *Nereites* con lóbulos ovalados con variabilidad en la Localidad 1.

Nereites macleayi

Figuras: 3.44, 3.48, 3.49A

Especímenes: IANIGLA-Icn 150, 151, 159, 162, 180.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b.

Descripción:

Los especímenes presentan un túnel medial con pequeños lóbulos redondeados y en algunos casos completamente ovalados y se encuentran tanto conectados como desconectados con el túnel medial. La distancia entre pústulas es variable y a veces difiere entre los lados; son perpendiculares con respecto al túnel medio (Fig. 6). El mismo, se observa en algunos especímenes con preservación positiva, mientras que en otros se encuentra con preservación negativa. El relleno de este no se distingue en ningún espécimen. El curso de las trazas es sinuoso a irregularmente serpenteante y presentan en algunos casos tendencia a enrollarse, aunque el primer tipo de curso es el que presenta mayor frecuencia. Es pertinente remarcar que esta icnoespecie ha sido encontrada en niveles con ESIAM (Pazos et al., 2015a, b).

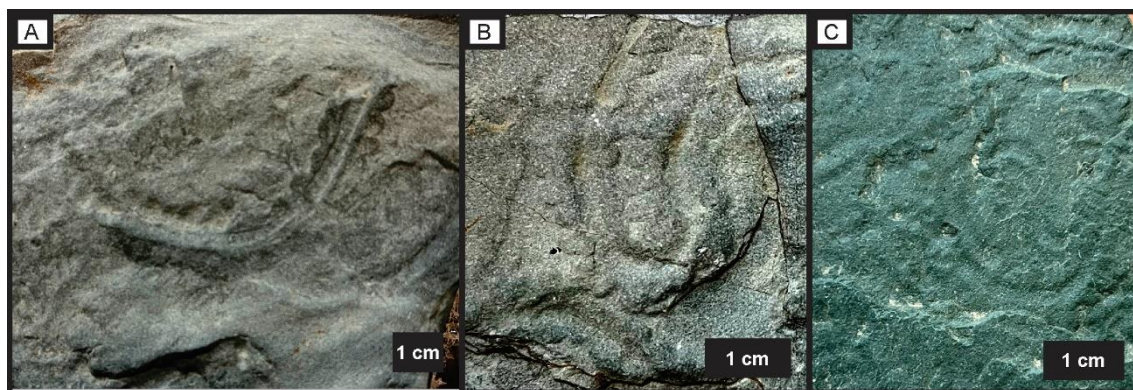


Figura 3.48. *Nereites macleayi*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 150. B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 151. C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 162.

Nereites missouriensis

Figuras: 3.20C (flecha de color amarillo), 3.44, 3.46C (flecha de color rojo), 3.49; 3.51D, E.

Especímenes: IANIGLA-Icn 36, 38, 51, 60, 68, 71, 74, 75, 83, 95, 111, 112, 114, 115, 118, 119, 122, 129, 136, 139, 158, 161, 163, 170, 177.

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en la primera aparición de las Asociaciones de Facies 2a y 2b en el tope de la sección inferior. En la sección superior se registra en la primera aparición de la Asociación de Facies 2b y en la 2a hacia el tope de esta sección. También se registra en las Localidades 2 y 3 en niveles heterolíticos.

Descripción:

Esta icnoespecie es la más abundante y se halla presente en todas las localidades (Fig. 3.44). Se encuentra en asociación con otras icnoespecies de *Nereites* (Fig. 3.49A) y con otros icnogéneros como *Chondrites* y *Dictyodora* (Figs. 3.20C, flecha de color amarillo, 3.51D, E). Es la única icnoespecie de *Nereites* presente en el tope de la sección superior en la Localidad 1. En particular, se distingue a simple vista a los ejemplares de *N. missouriensis* por su tamaño, que es mucho mayor que el documentado en el resto de las icnoespecies. Además, es una de las icnoespecies que se encuentra en niveles con ESIAM tal como fue mencionado en trabajos previos (Pazos et al., 2015a; b).

El curso de la traza fósil es irregular, meandroso, ondulado o enroscado (Fig. 3.49A-G). Se observaron la mayoría de las variantes preservacionales mencionadas en la literatura: i) forma de cinta con pellets fecales; ii) forma meniscada fina; iii) forma meniscada gruesa; y iv) forma lobada (Figs. 3.44, 3.49). Se observa en algunos especímenes el túnel medial meniscado (Fig. 3.49C, F). La zona externa es lobulada (Fig. 3.49) y los lóbulos están alineados presentando formas desde redondeada hasta

ligeramente elongada u ovoidal en grupos superpuestos de dos o más de ellos
(Fig.3.49C, E, F).

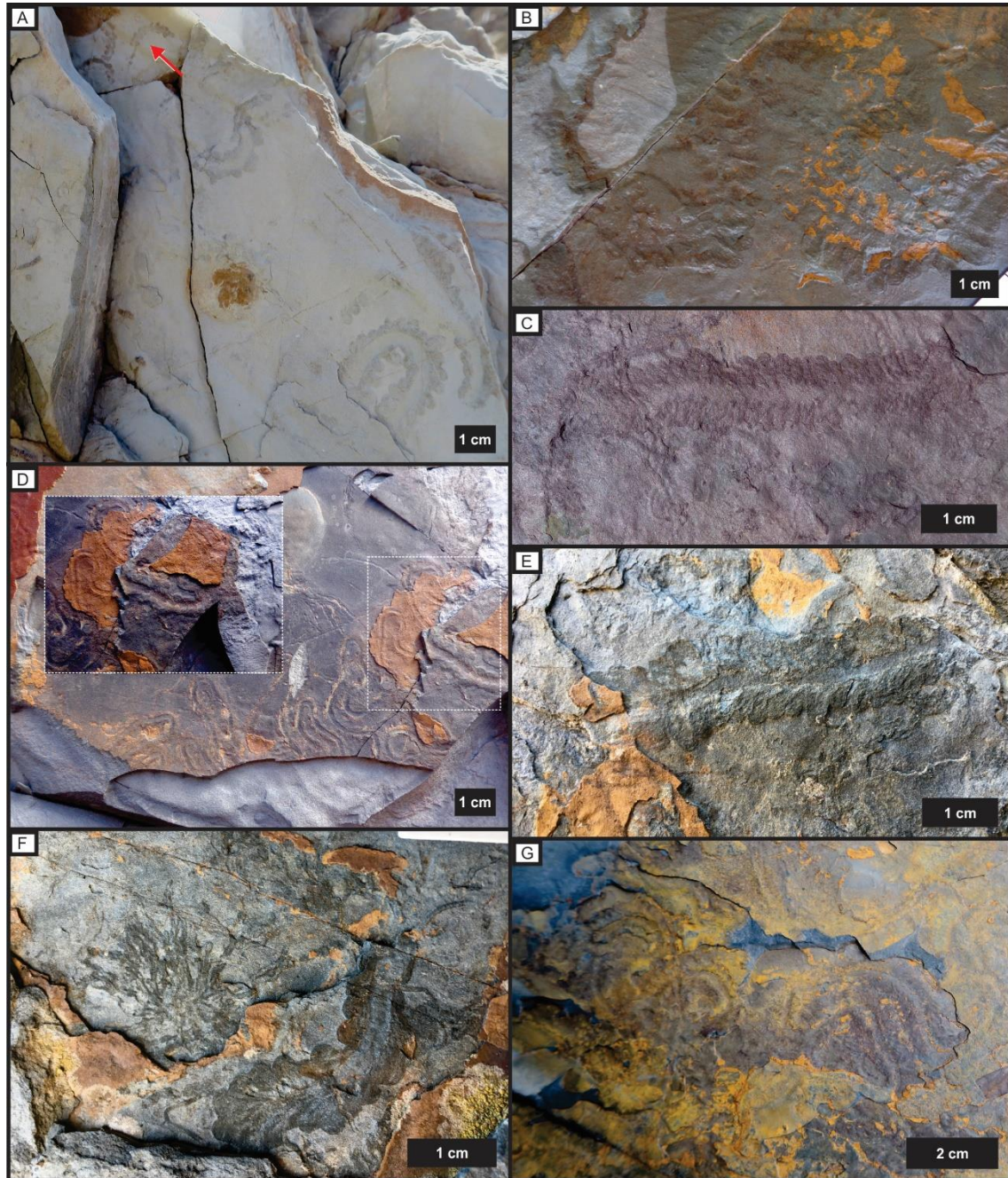


Figura 3.49. *Nereites missouriensis*. A) Fotografía de campo de *N. missouriensis* con *N. jacksoni* (flecha de color rojo) en la sección inferior de la Localidad 1. B) Fotografía de campo de espécimen en la sección superior de la Localidad 1. C) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 2. D) Distintas preservaciones donde se observa el túnel medial y la zona envolvente lobulada. E) Fotografía de campo de espécimen en la Localidad 2. F) Fotografía de campo de espécimen de *Nereites missouriensis* con *Chondrites* en la Localidad 2. G) Especimen con curso espiralado en la sección superior de la Localidad 1.

Nereites pugnus

Figuras: 3.44, 3.50, 3.51 flecha de color rojo)

Especímenes: IANIGLA-Icn 157

Registro:

En la Localidad 1: se encuentra en el tope de la sección inferior en la Asociación de Facies 2b. También se registró en la Localidad 3.

Descripción:

Los especímenes presentan grandes lóbulos con pústulas arqueadas o en forma de cuña (Fig. 3.50). El túnel medio presenta un ancho pequeño en relación con el resto de las icnoespecies. Se la ha encontrado en un único nivel con otras icnoespecies de *Nereites* en la Localidad 3 (Fig. 3.50A, flecha de color rojo).



Figura 3.50. *Nereites pugnus*. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 157, modificado de (Pazos et al., 2015a, fig 2g). B) Fotografía de campo de espécimen en el tope de la sección inferior en la Localidad 1 C) Fotografía de campo de especímenes de la Localidad 3.

Nereites isp.

Figuras: 3.44, 3.51, 3.52

Especímenes: IANIGLA-Icn 41, 42, 45, 65, 96, 100, 106, 108, 109, 113, 120, 121, 125, 166, 167, 181, 182, 183.

Registro:

En la Localidad 1 se encuentra en las Asociaciones de Facies 2a y 2b, en la sección inferior y superior. También se registra en las Localidades 2 y 3 en niveles heterolíticos.

Descripción:

Los especímenes se encuentran en las tres localidades (Figs. 3.44, 3.51). Se disponen de manera horizontal a subhorizontalmente como preservaciones epicnias, presentando cursos sinuosos a meandriiformes. Se encuentran preservados en epirrelieve positivo. En la mayoría de los casos, puede observarse al túnel medio, que a ambos lados presenta una zona externa envolvente. El túnel medial puede presentarse uniforme (liso y continuo), conformado por meniscos más o menos separados entre sí, o presentar pústulas (pequeños abultamientos subesféricos) uniseriados con diferente grado de empaquetamiento. La zona externa envolvente (dos franjas, una a cada lado del túnel medio), puede presentarse lobulado (con diferente grado de incisión entre los lóbulos) o más bien difuso (sin una morfología lobulada bien definida, pero con evidencia de retrabajo), e incluso puede desaparecer a lo largo de un mismo ejemplar o directamente no estar presente. Cabe mencionar que se observaron variantes preservacionales tipo *Neonereites* (sensu Mángano et al., 2000; Fig. 3.51A, B, C).

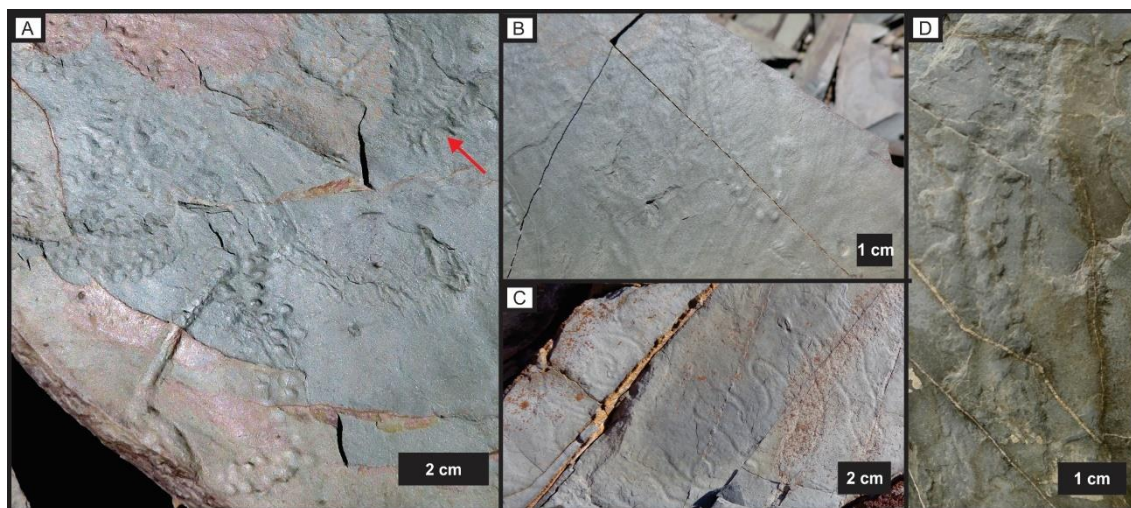


Figura 3.51. A) Fotografía de campo de especímenes de la Localidad 3 de *Nereites* isp. con preservación de tipo *Neonereites multiserialis* en asociación con *Nereites pugnus* (flecha de color rojo). B) Fotografía de campo de especímenes de la Localidad 3 de *Nereites* isp. con preservación de tipo *Neonereites uniserialis*. C) *Nereites* isp. en la sección inferior de la Localidad 1. D) *Nereites* isp. en la Localidad 2.

3.4.3.2. Casos de intergradación entre icnoespecies

Tal como fue discutido para *Dictyodora*, se registraron tres casos de intergradación entre icnoespecies de *Nereites*, ambas tienen lugar en el tope de la sección inferior de la Localidad 1. Dado que no se registra una variación etológica entre ellas, los casos de intergradación no son considerados como trazas fósiles compuestas. El primer caso es la intergradación entre *N. macleayi* con *N. missouriensis* (IANIGLA-Icn 170), el cual fue previamente documentado por Pazos et al (2015a, fig 2e, 4a). En esta Tesis se ha encontrado además la intergradación entre *N. missouriensis* con *N. jacksoni* (Fig. 3.52A) y entre *N. macleayi* con *N. cambriensis* (IANIGLA-Icn 180; Fig. 3.52B).

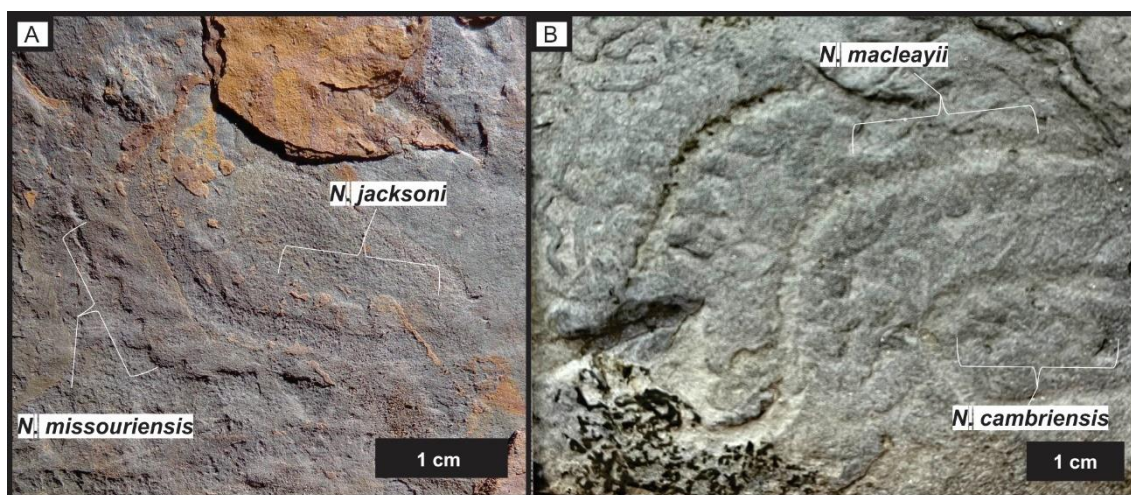


Figura 3.52. Casos de intergradación entre icnoespecies de *Nereites*. A) Fotografía de campo de un caso de intergradación entre *Nereites missouriensis* con *Nereites jacksoni*. Modificada de Gutiérrez et al. (2021, fig.8a). B) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 180 con el caso de intergradación entre *N. macleayi* con *N. cambriensis*.

3.5. El icnogénero *Chondrites* von Sternberg, 1833

3.5.1. Introducción

El icnogénero *Chondrites* es uno de los icnofósiles más comunes y reconocidos desde el Cámbrico al Holoceno en ambientes marinos (ej., Webby, 1969a; b; Häntzschel, 1975; Zhao y Tong, 2010; Sedorko et al., 2018a). Este icnogénero se caracteriza por presentar un sistema de túneles que se ramifican en profundidad de manera análoga a un sistema radicular, razón por la cual se lo asignó originalmente a plantas, tal como ocurrió con otros icnotaxones (Fürsich, 1974; Uchman y Wetzel, 1999). *Chondrites* es característico en depósitos pelíticos de ambientes silicoclásticos y carbonáticos (Knaust, 2017). Se registra frecuentemente en facies turbidíticas características de depósitos de aguas profundas, aunque también se lo ha registrado en facies más someras (ej., Miller William, 2007; Buatois y Mángano, 2011; Callow y McIlroy, 2011; Fernández y Pazos, 2012; Fan y Gong, 2016; Knaust, 2017; Baucon et al., 2020). Este icnogénero ha sido considerado como un buen indicador de entornos disóxicos, en los que el oxígeno disuelto en las aguas de fondo y de poros intersticiales se sitúa entre 0.2 y 1 ml/l (Bromley y Ekdale, 1984; Savrda y Bottjer, 1991; Martin, 2004), aunque también se hallaron en entornos no disóxicos (Wetzel y Uchman, 2012). Sin embargo, en el caso de encontrarse en icnoasociaciones monoespecíficas, indicaría condiciones de disoxia (Bromley y Ekdale, 1984; Buatois y Mángano, 2011). Esto se relaciona con la disminución de la icnodiversidad, producto de la reducción del oxígeno y a que *Chondrites* es la última traza fósil en aparecer antes de que las condiciones anóxicas prevalezcan (Savrda y Bottjer, 1991; Buatois y Mángano, 2011).

En relación con la icnotaxonomía de este icnogénero, existe una amplia variabilidad morfológica lo que llevó a reconocer hasta 170 icnoespecies (von Sternberg, 1883; Baucon et al., 2020). Posteriormente, se sinonimizaron muchas de estas

icnoespecies, proponiéndose criterios diagnósticos precisos como ser el ángulo de las ramas, la dirección, el orden de ramificación, la relación entre el ancho de las ramas, el radio de la estructura completa, y la etología (Fu, 1991; Uchman y Demirkan, 1999; Uchman y Wetzel, 2012). De acuerdo con estos criterios se reconocieron como válidas a las siguientes icnoespecies: *C. affinis* Sternberg 1883, *C. caespitosus* (Fischer-Ooster 1858), *C. intricatus* Brongniart, 1823, *C. patulus* Fischer-Ooster 1858, *C. recurvus* (Brongniart 1823), *C. stellaris* Uchman 1999, y *C. targionii* (Brongniart 1828).

3.5.2. Etología y Productores: antecedentes

Diferentes modelos etológicos se han propuesto para *Chondrites* relacionados con la complejidad y variabilidad de su estructura. En algunos de éstos, se lo considera trazas de alimentación o de *chemichnia* (Sección 3.1.1.2) aunque los modelos continúan en discusión (Osgood, 1970; Seilacher, 1990, 2007; Baucon et al., 2020). Debido a su amplia extensión estratigráfica y ambiental es muy probable que diferentes grupos de animales fueran productores de este icnogénero. Es por esto por lo que productores como anélidos, poliquetos (Tauber, 1949; Hertweck et al., 2007), sipuncúlidos (Simpson, 1956) y bivalvos quimiosimbióticos (ej., Fu, 1991; Dufour y Felbeck, 2003; Baucon et al., 2020) fueron propuestos como productores potenciales.

3.5.3. *Chondrites* en la Formación Río Seco de los Castaños

En la unidad de estudio se registraron por primera vez *Chondrites* en las Localidades 1, 2 y 3 (Tabla 3.3; Figs .2.4, 3.53, 3.54). Se reconocieron dos icnoespecies: *Chondrites targionii* y *Chondrites intricatus*. En la Localidad 1 se lo encuentra en las Asociaciones de Facies 2a y 2b en ambas secciones. En los niveles de la sección inferior en los que se encuentra vinculado con depósitos generados por flujos oscilatorios y óndulas

hambrientas (*starved ripples*). Por otra parte, aparece asociado con *Nereites*, aunque con mayor frecuencia en niveles de la Localidad 1 (Fig. 3.53A-D, G). Hacia el tope de la sección inferior se encuentra en asociación con *Zoophycos*, pero no presentan relaciones de corte (Fig. 3.53F). Se reconocieron niveles con una alta densidad de *Chondrites* en la base de la sección superior en la Asociación de Facies 2b (Fig. 3.54A, B), y en la segunda aparición de la misma facies hacia el tope de la misma sección.

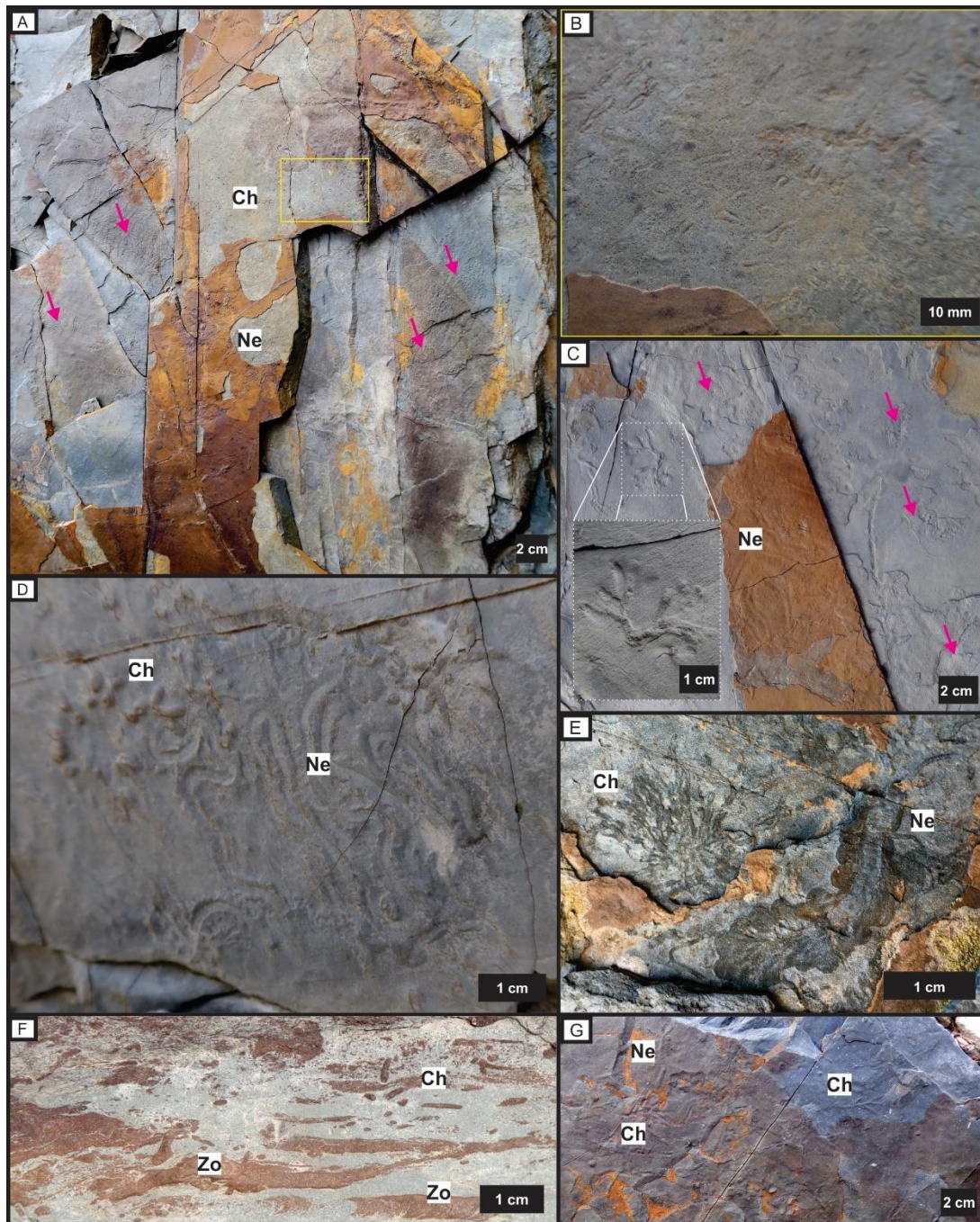


Figura 3.53. Fotografías de campo de casos de *Chondrites* (Ch) en asociación con otros icnogéneros y con ESIAM (flechas de color rosa). A) Fotografía de campo en la Localidad 1 en la base de la sección superior donde se observan ESIAM, *Nereites* (Ne) y *Chondrites* en la Asociación de Facies 2b. B) Detalle del cuadrado amarillo de A donde se observa *Chondrites* isp. C) Nivel de *Chondrites* isp. con *Nereites* y ESIAM. Modificado de Gutiérrez et al (2021, fig. 8k) en el tope de la sección inferior en la Localidad 1. D) *Chondrites* isp. en relación de corte con *Nereites* (Ne) en la base de una arenisca de la Asociación de Facies 2b en el tope de la sección inferior en la Localidad 1. E) *Chondrites* isp. con *Nereites* en la Localidad 3. F) *Chondrites* en el tope de la sección inferior de la Localidad 1 en el mismo nivel que *Zoophycos* (Zo). Modificado de Gutiérrez et al. (2021, fig. 8f). G) *Chondrites intricatus* (Ch) en el mismo nivel que *Nereites* (Ne) en la sección inferior de la Localidad 1.

Chondrites isp.

Figuras: 2.4, 3.53C, E, 3.54A-D

Especímenes: IANIGLA-Icn 58, 67, 77, 94, 98, 127, 130-132.

Registro:

En la Localidad 1 se encuentra en Asociación de Facies 2, en el tope de la sección inferior mientras que en la sección superior se registra en Asociación de Facies 2b y hacia el tope en la Asociación de Facies 2a. Además, se registra en la Localidad 3 en niveles heterolíticos.

Descripción:

Estructuras en galería preservadas en epichnia, con ramas de 0.4 y 6 mm de ancho (Fig. 3.54A, B) preservadas longitudinalmente a la estructura mayor. En otros ejemplares se observan los túneles solamente en corte transversal y no se distinguen las ramificaciones (Fig. 3.54D). El relleno observado es activo, de tipo meniscado, de color más oscuro que el de la roca hospedante (siendo ambos de material pelítico). No se los puede asignar icnoespecíficamente ya que presentan pocas ramas preservadas y no se puede medir ni su disposición en el sistema completo ni las proporciones de los túneles y el sistema de galerías.

Chondrites intricatus

Figuras: 2.4, 3.53C, E, 2

Registro:

En la Localidad 1 se encuentra en las Asociación de Facies 2b, en el tope de la sección inferior mientras que en la sección superior se registra en las Asociación de Facies 2b y hacia el tope en la Asociación de Facies 2a. Además, se registran en la Localidad 3

en niveles heterolíticos. En esta última, los especímenes presentan mayor frecuencia que en la Localidad 1.

Descripción:

Especímenes compuestos por numerosas ramas mayormente rectas (Fig. 3.54E-G). El ángulo de ramificación es de 20 ° a 45°. Las ramas tienen un espesor de 0.8 mm como máximo (Fig. 3.54F) y la disposición del sistema de galerías es radial.

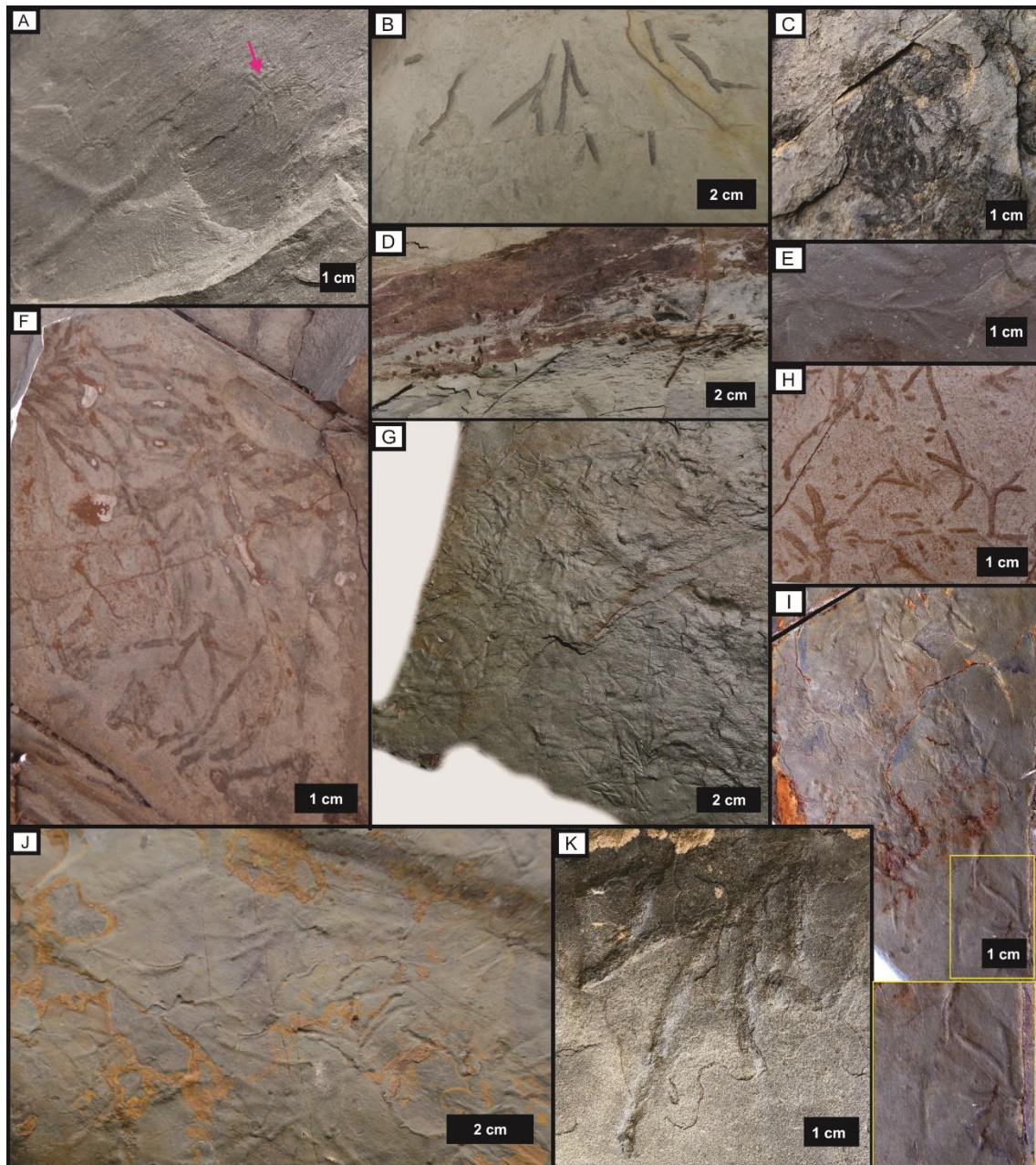


Figura 3.54. *Chondrites* isp. A) Fotografía de campo en la Asociación de Facies 2a en la sección superior de la Localidad 1. B) Fotografía de campo en la Asociación de Facies 2b en la base de la sección superior de la Localidad 1. C) *Chondrites?* en la Localidad 3. D) *Chondrites* isp. en corte transversal donde se observan numerosas ramificaciones. E) Base de banco en la sección inferior de la Localidad 1 con *Chondrites intricatus*. F) Fotografía de campo en la sección superior de la Localidad 1 de *Chondrites intricatus*. G) Fotografía de campo de la Localidad 3 de *Chondrites intricatus*. H-J) *Chondrites targionii* preservado en la Asociación de Facies 2b en el tope de la sección inferior de la Localidad 1. K) Fotografía de campo de *Chondrites targionii* en la Localidad 2 con detalle en parte de un espécimen en el rectángulo de color amarillo.

Chondrites targionii

Figuras: 2.4, 3.54H-K

Registro:

En la Localidad 1 se encuentra en las Asociación de Facies 2b, en el tope de la sección inferior mientras que en la sección superior se registra en las Asociación de Facies 2b y hacia el tope en la Asociación de Facies 2a. Además, se registran en la Localidad 2 en niveles heterolíticos.

Descripción:

Sistema de galerías, las que presentan túneles cercanos a 1 mm de ancho con ramas de al menos tres órdenes de ramificación (Fig. 3.54 H-L). Las ramas se insertan de forma alterna y presentan ángulos de 45° con respecto a la rama principal. Presentan extremos más curvados en las zonas más distales. Se distinguió en un caso relleno meniscado (Fig. 3.54H).

3.6. El icnogénero *Zoophycos* Massalongo 1855

3.6.1. Introducción

El icnogénero *Zoophycos* es una traza fósil compleja, que presenta una amplia distribución temporal y espacial (Knaust, 2017). A pesar de que su registro es extenso tanto temporal como espacialmente, encontrándose en diferentes facies continúa siendo un icnogénero emblemático. Su registro abarca desde el Cámbrico hasta la actualidad (Miller, 1991; Wetzel, 1992; Gaillard et al., 1999; a; Löwemark y Schäfer, 2003a; Rodríguez-Tovar y Uchman, 2004; Cabrera et al., 2008; Knaust, 2009; Sappenfield et al., 2012; Dorador et al., 2016; Monaco et al., 2017; Sedorko et al., 2018b; Belghouthi et al., 2020; Nasiri et al., 2020; Thomka, 2021; Rodríguez-Tovar et al., 2023) y se lo encuentra desde facies marinas someras hasta profundas tanto en ambientes silicoclásticos como carbonáticos (ej., Olivero, 2003). Presenta controversias en cuanto a la icnotaxonomía y una amplia variabilidad de morfologías. Las implicancias paleoambientales del icnogénero han sido también discutidas *in extenso* (Olivero y Gaillard, 1996, 2007; Giannetti et al., 2017; Sedorko et al., 2018b; Bayet-Goll et al., 2020). No existe tampoco consenso acerca de aspectos relacionados con la etología y posibles productores (Seilacher, 1967a; b; Kotake, 1989, 1991; Bromley, 1991; Wetzel, 1992; Bromley y Hanken, 2003; Olivero y Gaillard, 2007; Löwemark, 2012; Zhang y Zhao, 2016). Existen distintas propuestas sobre su posible evolución a lo largo del tiempo (ej., Seilacher, 1986; Bottjer et al., 1988; Zhang et al., 2015).

Zoophycos es una traza fósil subvertical sin ramificaciones que presenta relleno activo y una amplia variabilidad morfológica. Tiene conexión abierta con la interfase agua-sedimento y se caracteriza por ocupar niveles profundos (*tier*) dentro del sustrato (Bromley, 1996). El icnogénero se compone de un tubo marginal, y una lámina que se corresponde al conjunto del *spreite*, la cual puede tener un contorno simple y plano, o

complejo, lobulado y espiralado (Olivero, 2003). Las láminas pueden presentar distintas morfologías: circulares, planas/ con forma de lengua, y helicoidales (Olivero y Gaillard, 2007; Kotake, 2014; ej., Löwemark, 2015). Las formas helicoidales, espiraladas o lobuladas se desarrollan desde un eje central. En el interior de la lámina se observan estructuras, denominadas lamelas primarias. Entre éstas se pueden observar otras estructuras curvadas paralelas y pequeñas, que se denominan lamelas secundarias.

Como se mencionó anteriormente, algunos autores utilizan "grupo *Zoophycos*" en vez del nombre del icnogénero al momento de identificar o asignar ejemplares. También es común el uso de morfotipos al momento de clasificar ejemplares (ej., Uchman y Demircan, 1999; Olivero, 2003, 2007). En esta Tesis se utilizará el nombre icnogénérico y se utilizará la nomenclatura abierta para la asignación icnoespecífica. Los ejemplares se describen siguiendo la terminología propuesta por Olivero (2003); en el caso en que se introduce algún otro término de otro autor, se lo explicita puntualmente.

3.6.2. Etología y Productores: antecedentes

Tal como se mencionó anteriormente la etología y la asignación de productores a este icnogénero es controvertida. Numerosos productores han sido propuestos, desde organismos vermiformes, equiuros (ej., Kotake, 1992), poliquetos (ej., Knaust, 2009) hasta sipunculados (Wetzel y Werner, 1980; Kotake, 1992; Rodríguez-Tovar y Uchman, 2004; Olivero y Gaillard, 2007). En cuanto a la interpretación etológica de *Zoophycos* se considera resultante de la acción de un organismo depositívoro y/o detritívoro. Otras propuestas fueron la de vertedor de residuos (estrategia de *refuse dumping*) y la de cultivador o *harvester* (Wetzel y Werner, 1980; Kotake, 1989; Bromley y Hanken, 2003; Löwemark y Schäfer, 2003; Löwemark et al., 2007; Olivero y Gaillard, 2007; Löwemark, 2012; Monaco et al., 2017). Además, se propuso una combinación de estas

estrategias para explicar algunas morfologías específicas (Miller, 1991; Buatois y Mángano, 2011; Löwermark, 2012; Bayet-Goll et al., 2020), aunque su variabilidad morfológica parece responder en algunos casos a etologías opuestas (Löwermark, 2012; Knaust, 2017). Asimismo, se propuso que los productores pueden utilizar distintas estrategias ecológicas o comportamientos, dependiendo de las condiciones ambientales y, por ende, presentar diferentes morfologías en las estructuras generadas (Bayet-Goll et al., 2020).

3.6.3. Distribución paleoambiental de *Zoophycos* durante el Fanerozoico

Parámetros ambientales tales como la batimetría, la tasa de sedimentación y el aporte de nutrientes han sido discutidos como factores limitantes para la distribución de *Zoophycos* (Olivero y Gaillard, 1996; Löwermark et al., 2006; Kotake, 2014; Dorador et al., 2016; Bayet-Goll et al., 2020; Nasiri et al., 2020; Song et al., 2021). Como se mencionó anteriormente, la fluctuación de estos parámetros podría afectar el comportamiento de los organismos productores y, como consecuencia, a las características morfológicas de este icnogénero (Löwermark et al., 2006; Buatois y Mángano, 2011; Dorador et al., 2016; Bayet-Goll et al., 2020). *Zoophycos* ha sido documentado en diferentes rangos batimétricos durante el Fanerozoico (Bottjer et al., 1988; Olivero, 2003). Se ha registrado en ambientes marinos poco profundos, donde dominan tormentas, hasta zonas más profundas con condiciones más estables; también en deltas o zonas protegidas caracterizadas por presentar sedimentos fangosos ricos en materia orgánica (Gaillard et al., 1999; Richiano, 2015; Zhang et al., 2015, fig 4). En particular, en el Paleozoico, *Zoophycos* presenta grandes diferencias en la morfología y en el hábitat en relación con los ejemplos de edad jurásica en adelante (Miller, 1991; Zhang et al., 2015, fig 2; Giannetti et al., 2017). En el Paleozoico se registra

principalmente en depósitos de plataforma bajo importantes fluctuaciones ambientales, y presenta morfologías más simples, es decir no lobuladas, en comparación con su registro post-Paleozoico (Zhang et al., 2015; Sedorko et al., 2018b). Cabe señalar que a medida que la morfología se complejiza, también aumenta la profundidad dentro del sustrato alcanzada por los productores (ej., Zhang et al., 2015, fig 3).

Los primeros registros de *Zoophycos* se encuentran en el Cámbrico en ambientes de plataforma (Bryant y Pickerill, 1990; Goldring y Jensen, 1996; Sappenfield et al., 2012; Doucek y Mikuláš, 2014; McIlroy y Brasier, 2017; Thomka, 2021). En el Ordovícico es frecuente en facies marinas profundas (ej., Mikuláš, 1993; Ainsaar y Meidla, 2001; Kakuwa y Webb, 2007)). En el caso de los registros silúricos, los cuales son escasos, los *Zoophycos* se encuentran tanto en facies interpretadas como abanicos submarinos (en Australia; Shi et al., 2009) o facies de plataforma afectadas por tormenta (en Bolivia, (Toro et al., 1990)) mientras que también se encuentra en facies marinas someras con salinidad normal (Pickerill, 2007; Vinn y Toom, 2015). A partir del Devónico Temprano se registra en ambientes cercanos a la costa (Gaillard y Racheboeuf, 2006; Sedorko et al., 2018a; b). En este periodo se observa un incremento en la icnodiversidad del icnogénero (Zhang et al., 2015, fig 4, 2022, fig 3; Zhang y Zhao, 2016).

Desde el Jurásico Temprano hasta el Paleógeno se registra una migración del icnogénero hacia batimetrías más profundas, encontrándolo en facies de plataforma distal y abisales, siendo común en éstas en la actualidad (Bottjer et al., 1988; Olivero, 2003; Knaust, 2004; Zhang et al., 2015; Giannetti et al., 2017; Rodríguez-Tovar et al., 2023).

En cuanto a la morfología se observa una complejización en la disposición de las láminas, desde formas simples y planas, circulares o elípticas, hacia morfologías más complejas, espiraladas, con múltiples láminas y lóbulos, principalmente a partir del

Jurásico (Chamberlain, 2000; Knaust, 2004; Olivero y Gaillard, 2007; Zhang et al., 2015; Zhang y Zhao, 2016). En relación con las formas lobuladas se reconocen dos “Edades de oro” siendo la primera en el Paleozoico superior y la segunda en el Cretácico-Neógeno (Fiorillo et al., 2022).

3.6.4. *Zoophycos* en la Formación Río Seco de los Castaños

El icnogénero *Zoophycos* ha sido hallado en la unidad y ha aportado información en las discusiones acerca de la paleobatimetría e icnofacies (Pazos et al., 2015a; Gutiérrez et al., 2021b; **Capítulo 5**). Este icnogénero fue hallado en las Localidades 1 y 3 de la unidad presentando diferentes morfologías (Figs. 2.4, 3.55). Se encontraron ejemplares en planta y en corte (sección vertical; Fig.3.55). En la Localidad 1 se documenta en el tope de la sección inferior en las Asociaciones de Facies 2a y 2b, presentando la mayor frecuencia en esta última, en donde se los encuentra con óndulas de oleaje, ondulas unidireccionales y estructuras de deformación. Previamente se identificaron ejemplares de *Zoophycos* con lámina lunada (Pazos et al., 2015a, fig 3c). En esta Tesis se reconocieron nuevas morfologías en ese mismo intervalo y, además, se documentaron en otros niveles de la sección inferior y en la segunda aparición de la Asociación de Facies 2b en la sección superior. Asimismo, se reconocieron dos morfologías de *Zoophycos* por primera vez en la Localidad 3 (Fig. 3.55D).

***Zoophycos* isp.**

Figuras: 2.4, 3.55

Especímenes: IANIGLA-Icn 142, 143, 168, 169, 171.

Registro:

Localidad 1: *Zoophycos* con lámina circular, lunada o planar. Se registran en la Asociación de Facies 2b tanto en la sección inferior como en la sección superior.

Localidad 3: *Zoophycos* con lámina helicoidal o lunada.

Descripción:

La mayoría de los *Zoophycos* están orientados subhorizontalmente y se preservan en el tope de bancos tanto de fangolita como de arenisca de la Asociación de Facies 2b. Se reconocieron tres morfologías distintas de láminas/*spreite*: circular (Fig.3.55A),

lunada (Fig. 3.55B), planar (Fig. 3.55C, E) y helicoidal (Fig. 3.55D). El tubo marginal se corresponde al borde externo de la lámina y esta preservado en alguno de los especímenes (Fig. 3.55A, C, E). El ancho máximo de la lámina en las formas lunadas y planares varía entre 9 y 13.5 cm mientras que en la forma helicoidal es de aproximadamente 7 cm (medido desde el borde de la lámina hasta el ápice). En los especímenes se distinguen lamelas primarias y secundarias (Fig. 3.55A, C). El ápice puede observarse en algunos especímenes (Fig. 3.55C, D). Además, se identificaron ejemplares de *Zoophycos* en corte vertical (Figs. 3.53F; 3.55F-I). En estos, se observa un *spreite* de entre 0.06 mm y 0.14 mm de ancho. La orientación de los meniscos varía entre las láminas, lo cual representa la juxtaposición vertical de las láminas horizontales separadas y no un conjunto de láminas espiraladas (Knaust, 2009; Fig. 3.55G-I).

La presencia de *Zoophycos* en la unidad concuerda con la morfología de especímenes encontrados en otros niveles paleozoicos en donde predominan las morfologías no lobuladas, planares o helicoidales (Miller, 2003; Knaust, 2009; Sedorko et al., 2018b). El hallazgo del icnogénero sugiere batimétricamente a la unidad a un ambiente marino somero por encima del talud (Pazos et al., 2015a; Gutiérrez et al., 2021b). El hecho de que las morfologías son en su mayoría planares indicaría que el productor estaría explotando la materia orgánica dentro del sustrato (Sedorko et al., 2021). Además, su morfología indicaría que se desarrolló en ambientes con una tasa de sedimentación alta y constante y con abundante disponibilidad de nutrientes (Giannetti et al., 2017) aunque esto se observa cuando hay densidades altas de especímenes (Olivero y Gaillard, 2007). Por el contrario, y a pesar de su morfología, al analizar la distribución de *Zoophycos* en la Localidad 1, éste se encuentra disperso y no presenta una alta densidad de ejemplares por nivel, lo cual estaría reflejando condiciones estresantes (Sedorko et al.,

2018a; b). Algo similar ocurre en depósitos de edad similar tanto en Bolivia como en Brasil en donde existe una baja icnodiversidad en los niveles con *Zoophycos* y en donde pueden estar asociados con icnogéneros como *Chondrites* (como es el caso de los niveles en el tope de la sección inferior y en la sección superior) y, en donde se interpretan a esos niveles como disóxicos (Gaillard y Racheboeuf, 2006; Sedorko et al., 2018a; b).

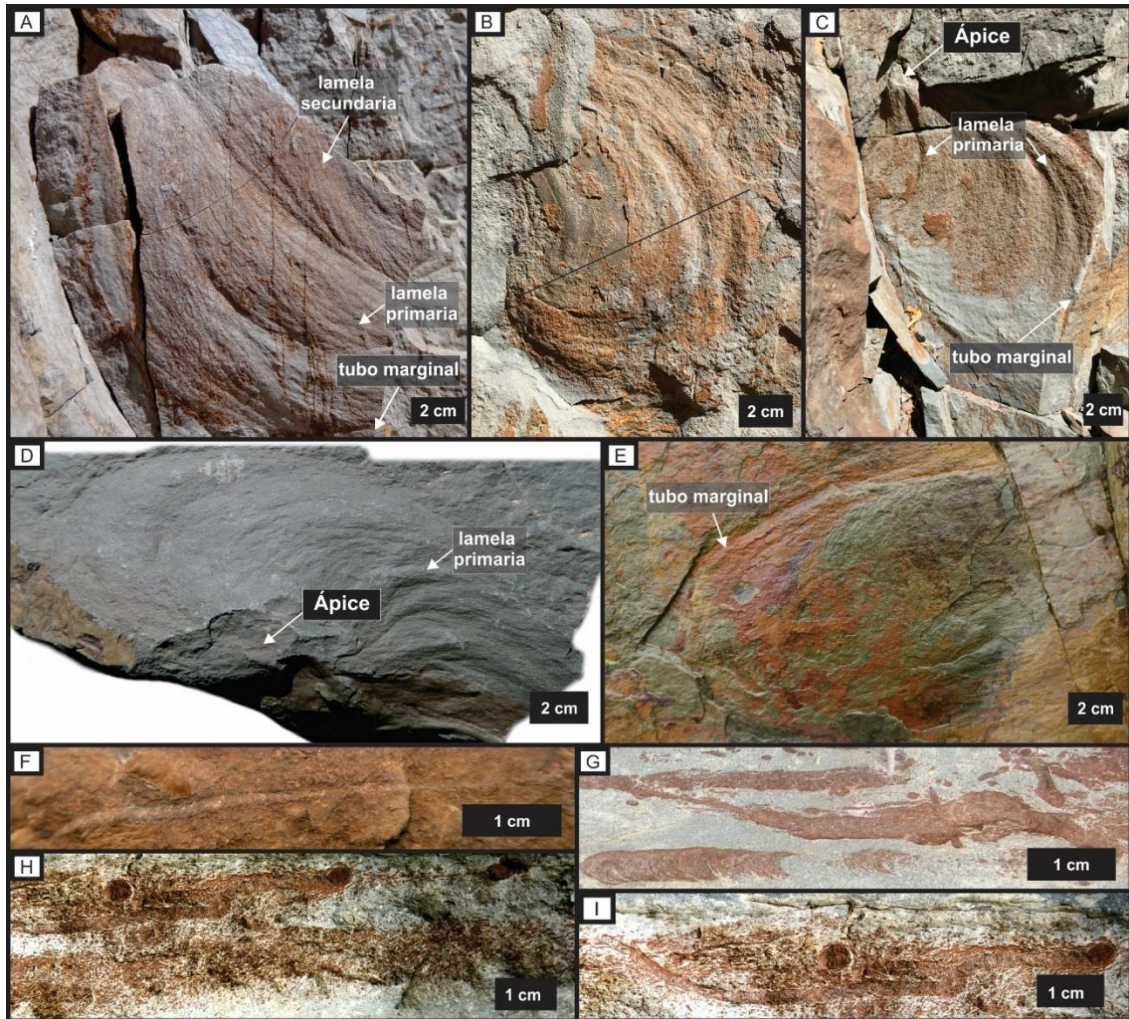


Figura 3.55. *Zoophycos* isp. A) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 168 de la sección inferior de la Localidad 1. B) Fotografía de campo de *Zoophycos* en la sección inferior de la Localidad 1. C) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 142 de la sección inferior de la Localidad 1. D) Fotografía del ejemplar IANIGLA-Icn 143 de la Localidad 3. E) Fotografía de campo de *Zoophycos* en la sección inferior de la Localidad 1. F-I) Fotografía de campo de *Zoophycos* en el tope de la sección inferior de la Localidad 1. G) Fotografía de campo de *Zoophycos* en el tope de la sección inferior de la Localidad 1.

3.7. Contenido icnológico accesorio

3.7.1. Localidad 1

En la Localidad 1 se identificaron previamente a *Helminthoidichnites* isp. y a *Gordia* isp. (Pazos et al., 2015b; Tabla 3.3). Además de los icnotaxones más abundantes previamente descriptos (*Chondrites*, *Dictyodora*, *Nereites* y *Zoophycos*) en esta Tesis se reconocieron nuevos icnotaxones para la unidad. En la sección inferior se identificaron, en la Asociación de Facies 2b, las siguientes estructuras:

- Estructuras oblicuas con *spreite* en forma de U, asignadas a *Rhizocorallium commune*? (Figs. 2.4, 3.56A)
- Estructuras horizontales conformadas por un par de surcos sinuosos que se encuentran desfasados, ligeramente discontinuos, y que se entrecruzan, asignadas con duda a *Undichnia* (Figs. 2.4, 3.56B).
- Estructuras cilíndricas meniscadas cuyo ancho es menor a 0.5 cm que en planta se observan como trayectos sinuosos subhorizontales (Figs. 2.4, 3.56C); estas estructuras se asignaron a *Taenidium* isp.
- Estructuras pequeñas simples no ramificadas con trayectos de rectos a curvos; las mismas fueron asignadas a *Helminthoidichnites* isp. (Figs. 2.4, 3.56D, E).

En la sección superior, en los niveles con plantas de la Asociación de Facies 2a se identificó a *Helminthoidichnites* isp. (Figs. 3.56F) y se observaron estructuras subhorizontales que se bifurcan en forma de Y asignables a *Thalassinoides* isp. (Figs. 3.56G).

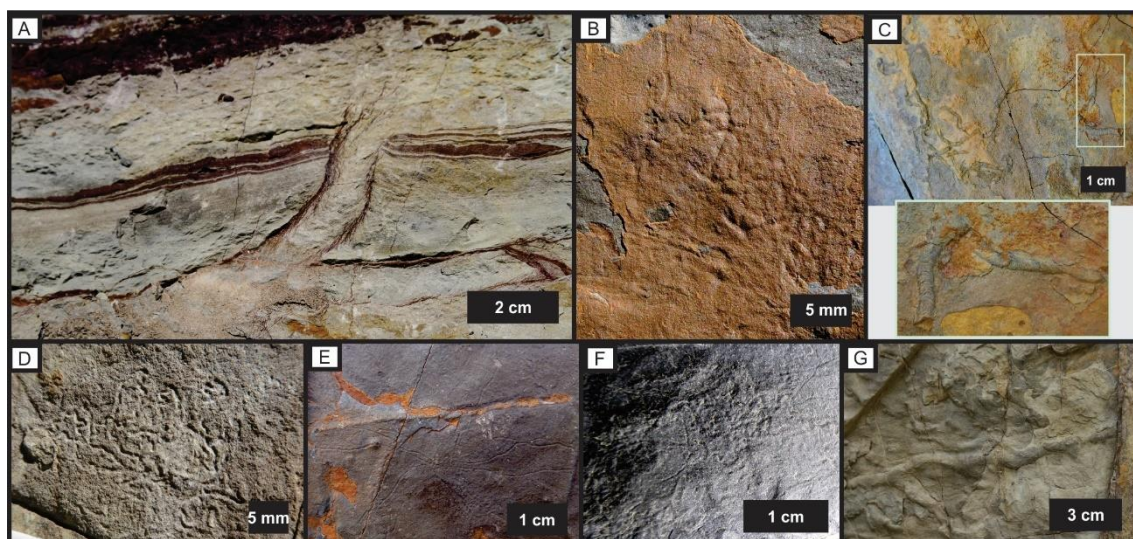


Figura 3.56. Otras trazas fósiles encontradas en la Localidad 1. Fotografías de campo. A-E: Asociación de Facies 2b de la sección inferior. F-G: Asociación de Facies 2a de la sección superior. A) *Rhizocorallium commune?*. B) *Undichnia?*. C) *Taenidium* isp. D-F) *Helminthoidichnites* isp. G) Fotografía de campo de *Thalassinoides* isp.

3.7.2. Localidad 2

En la Localidad 2 se identifica por primera vez a *Arthropycus?* (Fig. 3.57A). Su asignación es tentativa debido a la pobre preservación de los anillos. No puede descartarse totalmente la posibilidad de que se trate de un ejemplar de *Chondrites*. Asimismo, se observaron estructuras cilíndricas predominantemente subhorizontales y con *spreite* preservadas tanto en corte como en epirelieve asignables a *Taenidium* isp. (Fig. 3.57B).

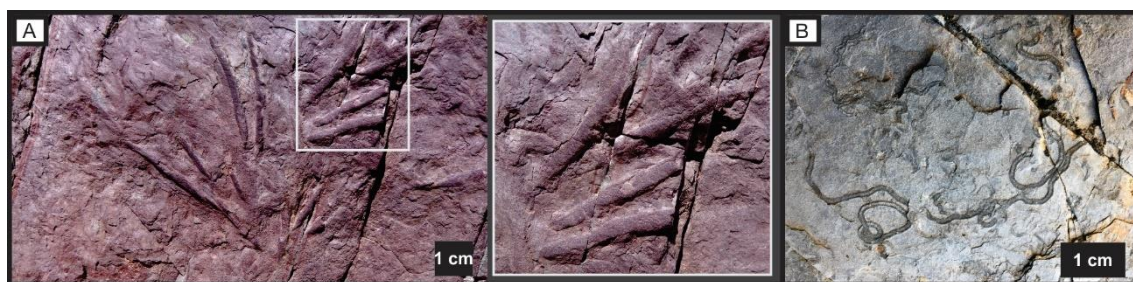


Figura 3.57. Otras trazas fósiles de la Localidad 2. A) *Arthropycus?*. B) *Taenidium* isp.

3.7.3. Localidad 3

En la Localidad 3 además de *Chondrites*, *Dictyodora*, *Nereites* y *Zoophycos* solo se identificó niveles con estructuras pequeñas irregulares no ramificadas las cuales algunas presentan trayectos más rectos u ondulados asignables a *Helminthoidichnites* isp. y, otras que presentan numerosos entrecruzamientos asignadas a *Gordia* isp. (Fig. 3.58). Ambas estructuras están asociadas a niveles que portan ESIAM.

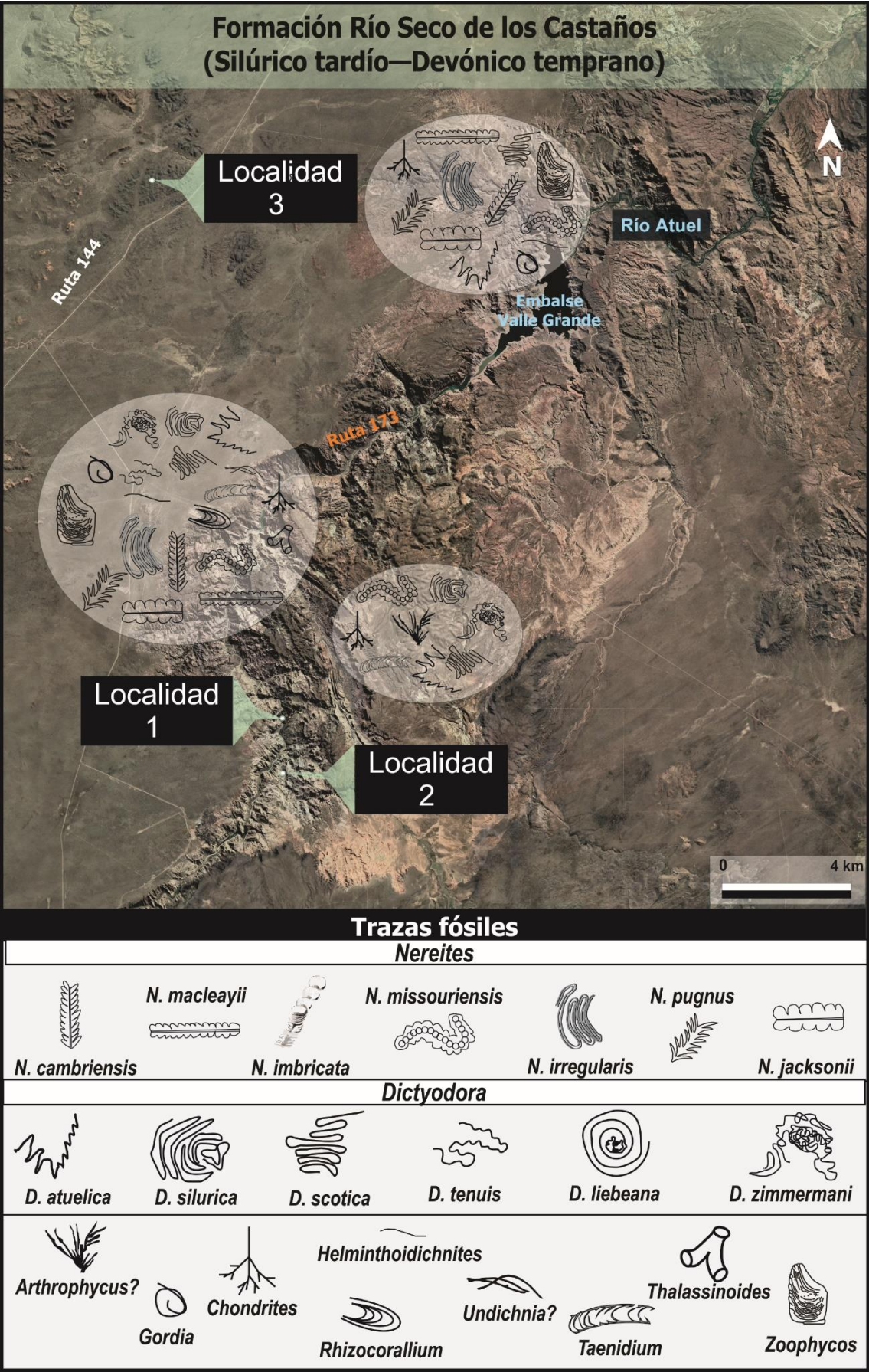
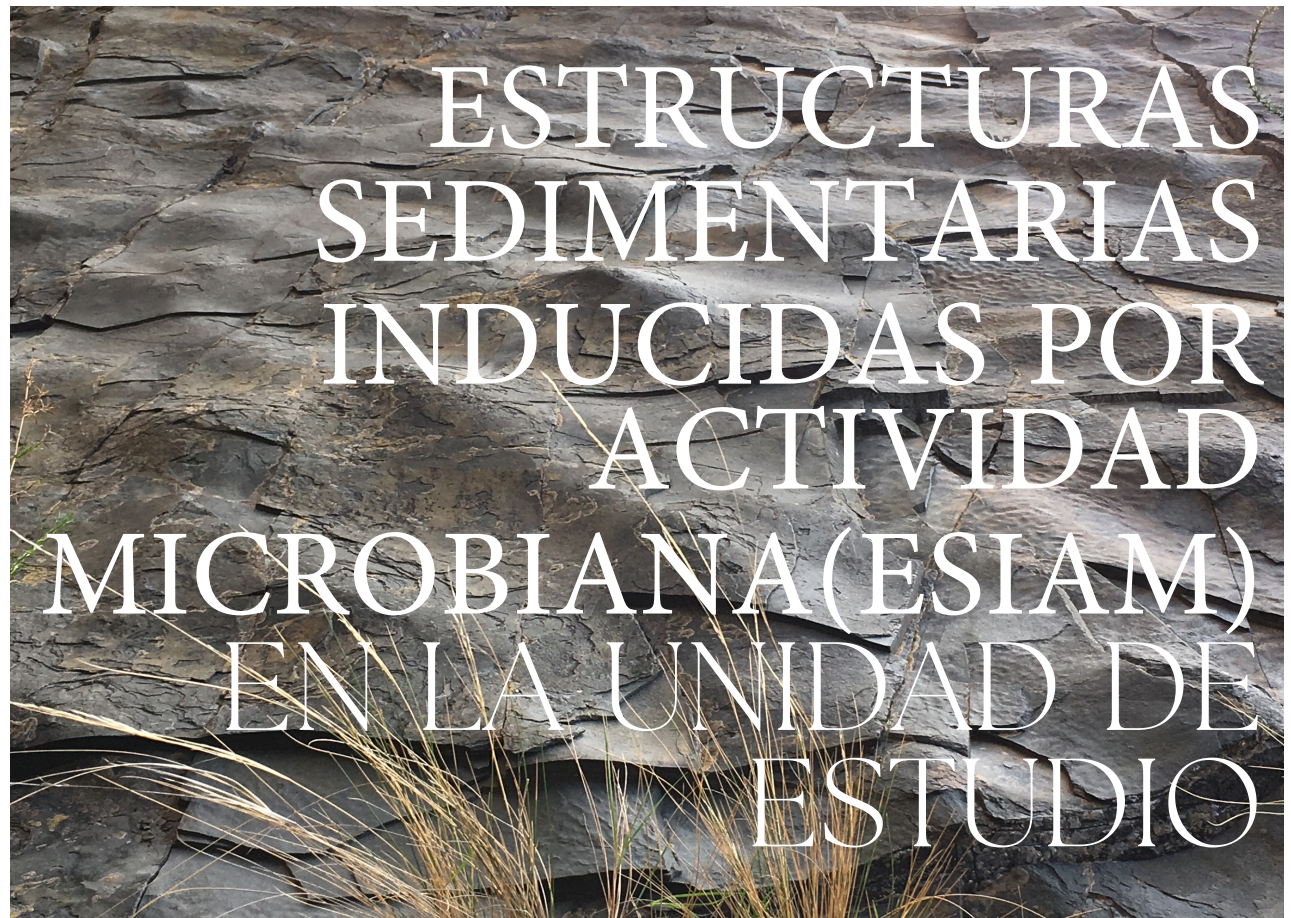
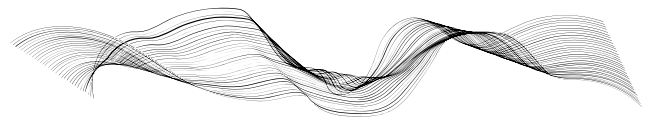


Figura 3.58. Trazas fósiles halladas en cada una de las localidades estudiadas.



CAPÍTULO 4



4.1. Comunidades microbianas bentónicas: una síntesis

En las últimas dos décadas ha habido un incremento en el estudio de las comunidades microbianas bentónicas y la relación con su entorno. Estas comunidades han sido el objeto de numerosos análisis que se abordan generalmente con objetivos muy particulares. Algunos de ellos se centran en estudiar los aspectos estructurales (Noffke et al., 2002, 2003; Gerdes, 2007), las relaciones tróficas y ecológicas (Ordoñez et al., 2009; Carpentier et al., 2014; Passarelli et al., 2014), la composición química (Pierre et al., 2014; Pratt et al., 2014) y la relación de las comunidades microbianas con el sedimento (Carmona et al., 2012; Bournod et al., 2014; Maisano et al., 2019; Cuadrado, 2020b). La interacción de estas comunidades con el ambiente ha sido reconocida también en el registro fósil (Noffke et al., 2003; Mata y Bottjer, 2009). El término “microbialitas” se ha propuesto para denominar aquellos depósitos órgano-sedimentarios que se han acumulado/producido como resultado de una comunidad microbiana bentónica que atrapa y une sedimentos detríticos, generando precipitación mineral (Kennard y James, 1986; Burne y Moore, 1987).

Las comunidades microbianas bentónicas se distribuyen de manera organizada y son muy resistentes a cambios ambientales (Costerton et al., 1995; Donlan y Costerton, 2002), pudiendo desarrollarse como microagregados, biopelículas (*biofilms*), o matas microbianas (Burne y Moore, 1987; Flemming y Wuertz, 2019). Actualmente incluyen a cianobacterias, bacterias arqueas, y organismos unicelulares eucariotas como diatomeas y hongos (Pan et al., 2013). En estas comunidades se encuentran sustancias poliméricas extracelulares (SPE), polímeros de origen orgánico que cumplen un rol fundamental ya que forman una matriz en la cual las células de las comunidades y el sedimento se encuentran “embebidas” (Stoodley et al., 2002; Flemming y Wingender, 2010; Decho et al., 2011; Flemming y Wuertz, 2019). El SPE ofrece un soporte estructural que al mismo

tiempo permite la formación de canales por los que migran gases y fluidos, la absorción de nutrientes, y amortiguar los rangos de salinidad (Noffke y Awramik, 2013). El SPE también favorece la precipitación de carbonatos (Dupraz et al., 2009).

Las biopelículas se desarrollan en sedimentos detríticos poco consolidados. Las biopelículas pueden limitarse a envolver un grano sedimentario (Noffke et al., 2022, fig. 2.1) o bien pueden convertirse en estructuras visibles macroscópicamente mucho más complejas (Noffke et al., 2022, fig. 2.2–2.3). La formación y el desarrollo de las biopelículas ha sido estudiado por diversos autores (Stoodley et al., 2002, fig. 1). Existen tres mecanismos por los cuales pueden generarse (la redistribución, la división binaria o el reclutamiento de células) dependiendo de los organismos involucrados, de la naturaleza del sustrato y de las condiciones físico-químicas del ambiente (Stoodley et al., 2002).

Las estructuras más complejas en sentido de organización e interrelación de las comunidades microbianas son las matas microbianas, las cuales constituyen microambientes con una gran diversidad de organismos con procesos metabólicos diversos (Baumgartner et al., 2006; Dupraz et al., 2011; Pan et al., 2013; Mallet et al., 2014; Pan, 2021). Tanto las biopelículas como las matas microbianas son abundantes en ambientes mareales, de lagunas costeras y de plataforma (Noffke, 2010a). La formación de una mata microbiana comienza de manera activa con una capa microbiana de tipo biopelícula. La formación de las matas microbianas se da en tres etapas que se relacionan de manera directa con las condiciones dinámicas del ambiente (ver Stoodley et al., 2002; Dupraz et al., 2011; Noffke y Awramik, 2013).

Las matas microbianas influyen tanto en la disminución de la erosión del sustrato en el control de la tasa de sedimentación. Los mecanismos que ocurren en las matas microbianas pueden categorizarse como: el crecimiento (relacionado con el enriquecimiento de masa celular), el *baffling* y el *trapping*, y el *binding*, anteriormente

mencionado. El aglutinamiento y la distribución de los granos dentro de la mata microbiana es un tipo de depositación mediada por microbios conocida como *baffling* y *trapping* (Noffke, 2010a; Noffke y Awramik, 2013). Estos procesos junto con la bioestabilización permiten que los tapetes microbianos se establezcan y soporten condiciones ambientales dinámicas (Cuadrado, 2020a). Además, la presencia de biopelículas y de matas microbianas aumenta el potencial de preservación de los sedimentos, en particular de los arenosos (Noffke, 2021). Por lo tanto, las matas microbianas influyen significativamente en la respuesta de los sedimentos a los flujos hidrodinámicos de olas y corrientes (Noffke, 2010a). La comunidad está íntimamente relacionada con el sustrato, pudiendo el microbentos verse afectado ante cualquier inestabilidad del mismo; las matas pueden erodarse, romperse, enrolarse y soterrarse, entre otros procesos (Maisano et al., 2019; Cuadrado et al., 2021; Noffke et al., 2022a). La comunidad microbiana puede desarrollar distintos mecanismos que conlleven a la supervivencia de ésta, por ejemplo, escapando del soterramiento mediante la migración a otro nivel (Bebout y Garcia-Pichel, 1995; Cuadrado et al., 2011).

A su vez, la dinámica (procesos físicos) pueden modificar la comunidad microbiana bentónica y las condiciones del sustrato (por ejemplo, su cohesividad), formando estructuras conocidas como *Microbially Induced Sedimentary Structures* (MISS) o Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM) (Pettijohn y Potter, 1964; Noffke et al., 2001, 2006; Bournod et al., 2014) que surgen como respuesta a cambios en las condiciones hidrodinámicas del ambiente. Las mismas representan una de las evidencias indirectas de la presencia de matas microbianas o biopelículas (Gerdes et al., 2000; Cuadrado y Pizani, 2007; Noffke, 2009; Bournod et al., 2014; Maisano et al., 2019). La interacción entre la actividad microbiana y la dinámica sedimentaria genera la formación de biolaminitas (Gerdes et al., 2000), que es una

sucesión de matas microbianas con intercalaciones de sedimentos clásticos. Los mecanismos de estructuración de las comunidades microbianas han sido utilizados para clasificar a las ESIAM en cinco categorías y dieciocho tipos (Noffke, 2009, 2010a; Noffke et al., 2022; Fig. 4.1). En esta Tesis se clasificará a las ESIAM según las descripciones y propuesta de clasificación de Noffke (2009; Fig. 3.1A). También se realizará en base a comparaciones con material descripto en la literatura tanto del registro fósil como de ejemplos análogos de matas microbianas modernas. Paralelamente existen otras clasificaciones alternativas, en donde categorizan los procesos de las ESIAM teniendo en cuenta el metabolismo de los microorganismos, siendo cinco principales: el crecimiento, que incluye al entrapamiento y al aglutinamiento; el metabolismo, que influye la precipitación mineral; la destrucción, que incluye la deshidratación, la erosión y el transporte; el decaimiento, dominado por el desarrollo de gases; y la diagénesis (Schieber, 2004; Schieber et al., 2007). Por otro lado, se ha discutido si las ESIAM deben ser consideradas trazas fósiles. Desde un punto de vista teórico, las ESIAM no son icnofósiles debido a que no registran la actividad de un grupo homotípico de organismos en interacción con un sustrato, sino que son el resultado de las actividades fisiológicas de comunidades de organismos modificados por procesos físicos (Bertling et al. 2006, 2022). Además, se reconocen distintos esquemas de clasificación existentes (ej., Noffke et al. 2001; Schieber et al. 2007; Davies et al. 2016).

Existen distintos criterios utilizados para reconocer el carácter biogénico de las ESIAM, como ser la presencia de precipitación de minerales autigénicos, la disposición de granos en una matriz más o menos laminar, la formación diagenética temprana de pirita, la acumulación de materia orgánica en forma laminar, entre otros (Schieber, 1986; Gerdes et al., 2000; Noffke, 2009). En el registro fósil se puede reconocer a nivel microscópico por la presencia de túneles producto de la bioturbación dada por los

minadores de sustrato (*undermatminers*) (Crimes y Gerard, 1982; Gingras et al., 2011; Noffke et al., 2021), por láminas onduladas (Thomas et al., 2013), y por la presencia de SPE. En ejemplos actuales estas mismas características son observadas (ej., Cuadrado & Blasi, 2018). Existen además casos de preservación excepcional de estructuras celulares intactas, filamentos microbianos fosilizados y/o rastros de SPE (Callow y Brasier, 2009; Fernández y Pazos, 2013; Pazos et al., 2015a). Recientemente se han categorizado las Texturas Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (TSIAM) observadas en secciones delgadas de ESIAM, reconociéndose cinco clases de texturas relacionadas con la génesis de éstas (Noffke et al., 2022; Fig. 3.1B). Macroscópicamente, pueden reconocerse como superficies brillantes, las cuales contienen biopelículas y a las cuales se las denominó con superficies con "*bioglue*" (Seilacher, 2008).

Las ESIAM se reconocen en los ambientes marinos someros y marginales desde el Arqueano siendo muy abundantes en depósitos de esa edad en relación con los registros fanerozoicos (ej., Schieber, 1998; Hagadorn y Bottjer, 1999; Bouougri y Porada, 2002; Banerjee y Jeevankumar, 2005; Sur et al., 2006; Dornbos et al., 2007; Noffke, 2007, 2009, 2010; Eriksson et al., 2010; Noffke et al., 2003b, 2006, 2008, 2013; Sarkar et al., 2004, 2006, 2014; Lan y Chen, 2012; Tang et al., 2012; Banerjee, S., 2012; Banerjee et al., 2010, 2014; Fig. 3.2.). Se las reconoce en ambientes marinos profundos (Buatois y Mángano, 2003; Heijs et al., 2005) aunque presentan mayor cantidad de registro, particularmente fósil, en ambientes someros (Fernández y Pazos, 2013; Mata y Bottjer, 2013; Pazos et al., 2015a; Davies et al., 2016; Gutiérrez et al., 2017, 2021b) siendo dominantes los registros en ambientes influidos por mareas (Cuadrado y Pizani, 2007; Bose y Chafetz, 2009a; Cuadrado et al., 2011, 2012, 2021; Bouougri y Porada, 2012; Carmona et al., 2012; Fernández y Pazos, 2013; Pan et al., 2013; Agogué et al., 2014; Dupuy et al., 2014; Orvain et al., 2014; Maisano et al., 2019; Ahmad y Duane, 2020). En

la actualidad abundan en ambientes marinos marginales e hipersalinos (ej., Davies et al., 2016; Gingras et al., 2011; Porada et al., 2008). Noffke (2002) sugiere que eran frecuentes en sustratos arenosos poco profundos debido a la alta translucidez de la arena de cuarzo que ofrece oportunidades para matas fototróficas. En sucesiones monótonas compuestas por areniscas, limolitas y arcilitas, las ESIAM resultan útiles para detectar y cuantificar las oscilaciones del nivel del mar (Noffke, 2010b; a).

Si bien no existe un consenso sobre la utilización de ESIAM como indicadores batimétricos, el patrón de distribución y las diferencias morfológicas de las mismas en combinación con criterios sedimentológicos permite la identificación de las condiciones ambientales durante el desarrollo de las matas microbianas (Davies et al., 2016; Bayet-Goll y Daraei, 2020; Duperron y Scasso, 2020).

Las ESIAM se registran en ambientes fluviales meandriformes del Paleozoico inferior, en particular en depósitos heterolíticos (Davies y Gibling, 2010; Buatois y Mángano, 2012; Davies et al., 2016; Bayet-Goll y Daraei, 2020). Por otro lado, las facies fluvio-estuarinas favorecen el desarrollo y la preservación de ESIAM, en particular en las llanuras aluviales debido a que se reduce la erosión, y el alto aporte de sedimentos como consecuencia de la disminución del gradiente topográfico (Bayet-Goll y Daraei, 2020, fig 15a). Las planicies de marea supramareales son las que presentan la mayor abundancia de ESIAM (Mata y Bottjer, 2009; Carmona et al., 2012; Pan et al., 2013; Eoff, 2014; Maisano et al., 2019; Bayet-Goll et al., 2020; Cuadrado, 2020a). En ambientes de plataformas abiertos como en planicies de mareas restringidas se registran abundantes ESIAM (Gerdes et al., 2000; Noffke et al., 2003; Draganits y Noffke, 2004; Mángano y Buatois, 2004; Schieber, 2007; Tang et al., 2012) con una tendencia de distribución de patrones definida (Bayet-Goll y Daraei, 2020, fig 17). Se las encuentran preservadas, por un lado, en facies heterolíticas finas (limolitas y arcilitas) con estratificación entrecruzada

o areniscas laminadas, interpretadas como depositadas en una plataforma por encima del nivel de base de olas de tormenta o como depósitos de plataforma externa. Por otro lado, se las encuentra en facies heterolíticas más gruesas (areniscas, limolitas y arcilitas) con estratificación *flaser* o lenticular, interpretadas como depositadas en la zona intermareal de una planicie de marea (Mata y Bottjer, 2009; Bayet-Goll y Daraei, 2020).

En relación a la utilización de las mismas con fines estratigráfico-secuenciales se han realizado numerosos estudios (ej., Noffke et al., 2006; Mata y Bottjer, 2009; Sarkar et al., 2014). Se las considera como presentes en superficies limitantes (desde superficies de máxima inundación a superficies transgresivas), con lo cual, el desarrollo y la preservación de las mismas se encuentran controlados por las fluctuaciones del nivel del mar. Es por esto que las ESIAM pueden indicar condiciones del ambiente depositacional, pero no pueden utilizarse para identificar con seguridad sistemas depositacionales o parasecuencias (Bayet-Goll y Daraei, 2020).

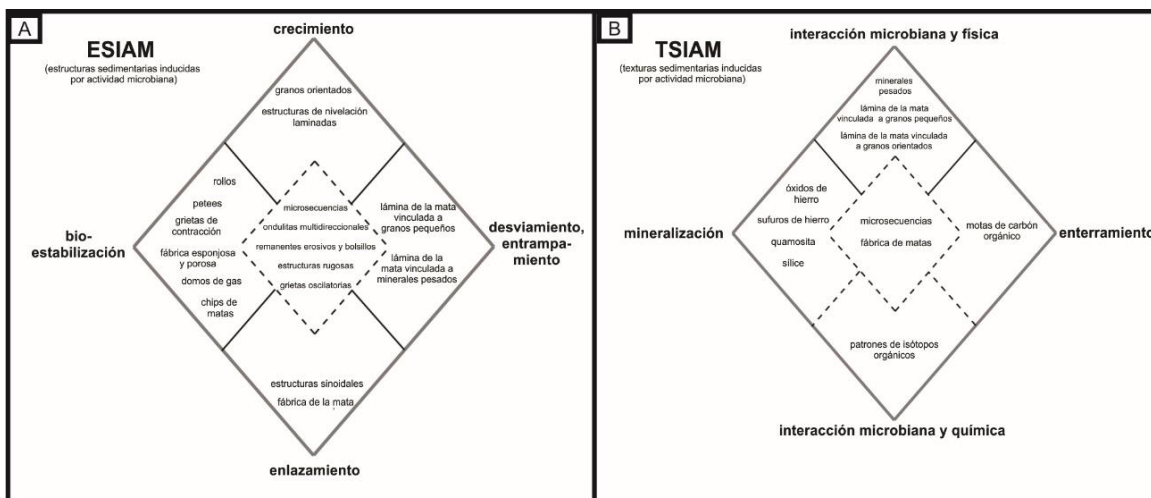


Figura 4.1. A) Clasificaciones de ESIAM de acuerdo con los procesos y mecanismos influyentes. Las estructuras individuales se clasifican según sus principales modos de formación (crecimiento, unión, bioestabilización, *baffling* y el *trapping*). El pequeño rombo del centro incluye las ESIAM que surgen de la interacción de los cuatro procesos. Por razones prácticas, las estructuras individuales recibieron nombres descriptivos. B) Clasificación de texturas microscópicas microbianamente inducidas (TSIAM). Se reconocen cinco clases según la génesis: 1, texturas causadas por interacción microbiana; 2, texturas causadas por enterramiento de carbono; 3, texturas causadas por la mineralización de la materia orgánica; 4, texturas causadas por interacción microbiana-química; y 5, texturas que surgen de la combinación de los cuatro procesos. La presencia de TSIAM apoya el origen biogénico de ESIAM. Modificado de Noffke (2009, fig. 3; 2010) y de Noffke *et al.* (2022, fig. 17).

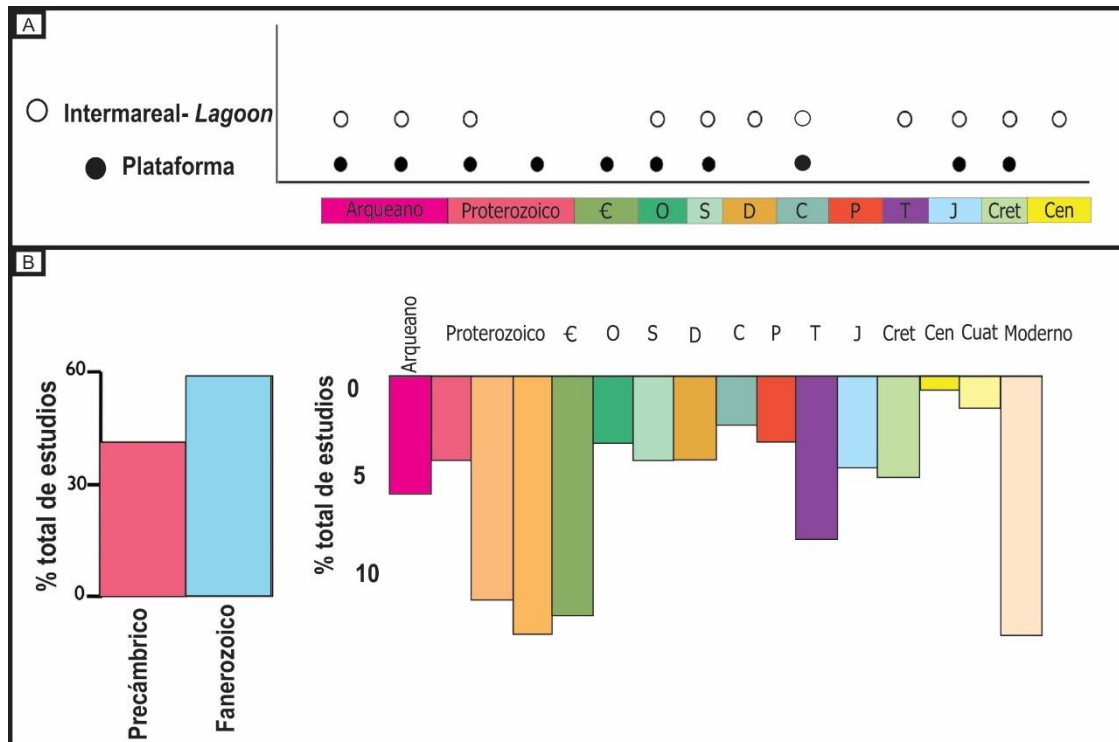


Figura 4.2. A) Registro de las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) desde el Arqueano hasta la actualidad (el gap del Paleozoico superior se relaciona a la falta de información en rocas de esa edad). Modificado de Noffke (2010, fig. I.6). B) Distribución de los registros de ESIAM en el registro estratigráfico mundial. Tomado y modificado de Davies et al. (2016, fig 2).

4.1.1. El caso de las estructuras rugosas en el registro fósil

Dentro de las ESIAM existe una estructura comúnmente reconocida en el registro fósil: las estructuras rugosas (*wrinkle structures*). Las mismas presentan relieves positivos (crestas/*ridges*) y negativos (depresiones/*pits*) dentro de un mismo plano de estratificación con una dirección variada y, generalmente, se preservan en el techo de bancos de areniscas (Noffke et al., 2022a). Las mismas fueron reconocidas en el registro (Hagadorn y Bottjer, 1997; Mata y Bottjer, 2009; Huang et al., 2011; Fernández y Pazos, 2013; Noll y Netto, 2018; Callefo et al., 2019), y a veces descriptas como estructuras sedimentarias sin importar su génesis (Hagadorn y Bottjer, 1997, 1999). Se las ha descripto como un tipo de marcas de base, como ondulitas de adhesión, como producto de deformación debida al cizallamiento de la corriente, o también como producto de

sismitas (Porada y Bouougri, 2007; Thomas et al., 2013; Pratt, 2021). Sin embargo, desde que el estudio de las comunidades microbianas bentónicas cobró más importancia en estudios interdisciplinarios, la utilización del término “estructuras rugosas” conlleva implícitamente un origen microbiano, es decir están incluida dentro de las ESIAM (Porada y Bouougri, 2007; Stimson et al., 2017; Noffke et al., 2022; Hagadorn y Bottjer, 1997, 1999). La presente Tesis se referirá a las estructuras rugosas de esta forma.

La formación de estas estructuras ha sido hipotetizada y discutida en numerosos trabajos (Hagadorn y Bottjer, 1997; Noffke et al., 2002; Thomas et al., 2013; Mariotti et al., 2014). Por un lado, se propone que son el resultado de la litificación de matas microbianas (Noffke, 2000) o la consecuencia de la presión ejercida por la depositación de sedimento sobre sustratos tapizados por matas microbianas; en este último caso las estructuras rugosas serían el producto del escape de agua (Noffke et al., 2002). Otros proponen que estas estructuras rugosas son generadas por debajo de las matas microbianas producto de la acción física de las corrientes, las olas y el viento (Hagadorn y Bottjer, 1997; Bouougri y Porada, 2002; Gerdes, 2007; Porada et al., 2008). Otra propuesta menciona que estas estructuras se formarían en la interfase sedimento-agua en entornos dominados por olas de una amplitud orbital muy pequeña en bancos de arena fina o muy fina (Mariotti et al., 2014), o que se encuentran relacionadas con la formación de óndulas en entornos de matas microbianas fragmentadas o bien en agregados microbianos (Mariotti et al., 2014). Para poder reconocerlas como estructuras rugosas deben encontrarse en asociación con otras evidencias relacionadas con actividad microbiana y deben tener una geometría específica y un tamaño en el rango milimétrico (Bouougri y Porada, 2007). Asimismo, deben analizarse secciones delgadas para observar las TSIAM (Noffke et al., 2022a). En el caso de no poder realizar secciones delgadas se propone utilizar Tomografía Computarizada de Rayos X (Noffke et al., 2022).

Se han reconocido diferentes tipos de estructuras rugosas, lo cual ha permitido clasificarlas de acuerdo con su morfología y origen (Fig. 4.3). Se reconocen las siguientes estructuras incluidas dentro de las estructuras rugosas:

- De tipo 1: incluye a las denominadas Piel de elefante (*elephant skin*; Gehling y Droser, 2009; Fig. 4.3, 1) Patrones reticulados de crestas estrechas y afiladas y depresiones poligonales anchas con un perfil cóncavo hacia arriba. Son producto de la migración de organismos filamentosos (Gerdes, 2007; Shepard y Sumner, 2010; Cuadrado y Pan, 2018).
- De tipo 2: incluye superficies de mata plegada (Fig. 4.3, 2): producto de la acción de flujos tractivos como oleaje.
- De tipo 3 y 4: incluyen a las estructuras de tipo “Kinneyia” (Fig. 4.3, 3—4): estructuras con pequeños surcos ovalados formadas por el movimiento de agregados de organismos (Mariotti et al., 2014; Noffke et al., 2022). Dentro de éstas se diferencian a su vez:
 - Estructuras rugosas transparentes en crestas y depresiones de ondulitas: producto de matas microbianas endobentónicas y son aquellas en las que se observan estructuras físicas sedimentarias subyacentes bajo las arrugas (ej. ondulitas).
 - Estructuras rugosas no transparentes en ondulitas palimsépticas: producto de matas microbianas epibentónicas y cubren completamente el plano de estratificación (Noffke, 2000, 2010, fig. III.40).

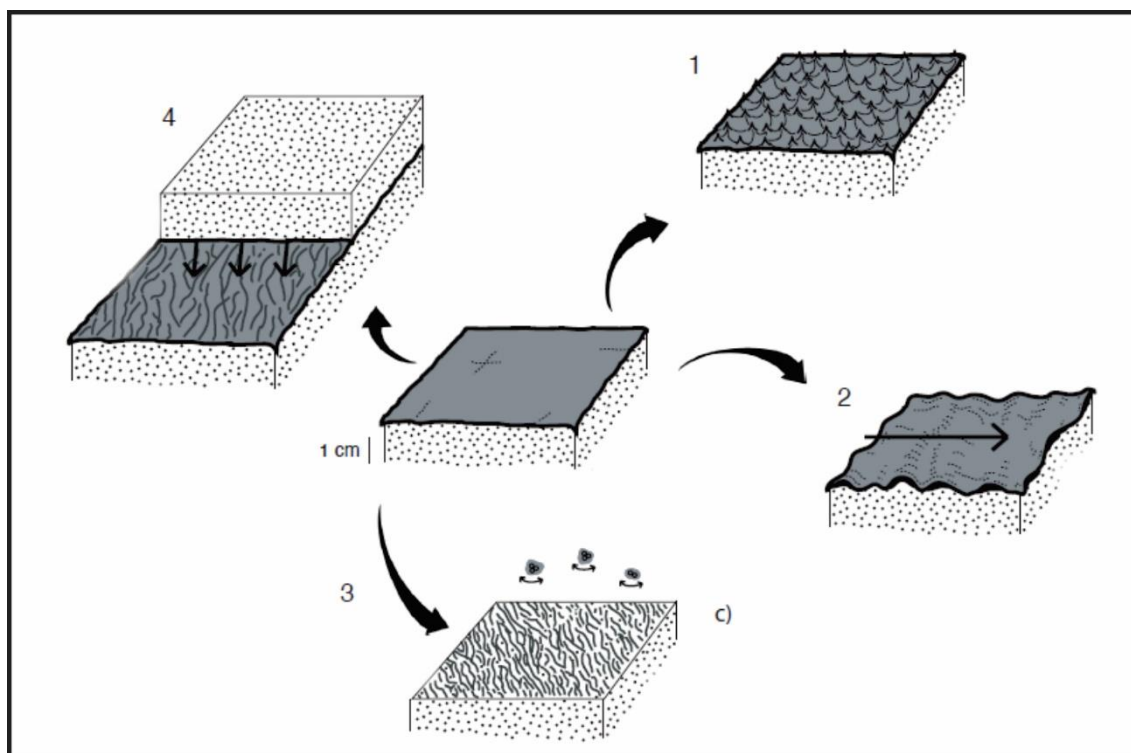


Figura 4.3. Diferentes tipos de estructuras rugosas y su origen. En el centro de la figura se encuentra representada una mata microbiana plana. Los diferentes tipos de estructuras rugosas se muestran del 1—4. 1) La comunidad microbiana filamentosa forman copetes (*tufts*) y patrones reticulados en respuesta a estrés ambiental, causando Texturas de Superficies Orgánicas (TSIAM, TOS). 2) Mata microbiana epibentónica es afectada por una corriente, se pliega y forma una superficie de mata plegada. 3-4) Estructuras de tipo “Kinneyia” que pueden formarse por agregados microbianos movidos por oleaje (3) o pueden producirse por escape de agua a través de la mata microbiana cuando es enterrada. Tomado de Noffke *et al.* (2022, fig. 15).

Existen numerosos estudios sobre las estructuras rugosas en depósitos del Precámbrico, y se encuentran analizadas exhaustivamente en cuanto a su registro, distribución paleoambiental y las facies que las contienen. Su registro fanerozoico no presenta el mismo tratamiento (Pruss *et al.*, 2004; Mata y Bottjer, 2009). Algunos autores las consideran indicadores paleobatimétricos de ambientes marinos poco profundos, por encima del borde de la plataforma. (ej., Buatois *et al.*, 2014) y otros sugieren que habrían dominado los ecosistemas por debajo del nivel de base de olas de buen tiempo (Mata y Bottjer, 2009), aunque no hay consenso sobre su interpretación ya que se las ha registrado

en distintos ambientes bajo condiciones ecológicas similares (Davies et al., 2016; Bayet-Goll y Daraei, 2020). Las estructuras rugosas endobentónicas/transparentes son registradas en la plataforma por encima de la base de las olas de tormenta. Mientras que las estructuras rugosas no transparentes se desarrollaron principalmente en zonas tranquilas por debajo de la base de las olas de tormenta (Noffke, 2010a; b). Esta tendencia de facies proximales a distales en la plataforma está relacionada con el desarrollo de menor SPE (matas endobentónicas) a mayor desarrollo de SPE (matas epibentónicas), lo que explica una preservación menos favorable de la morfología original de la superficie (Noffke et al., 2008; Noffke, 2010a).

En particular el potencial de preservación de estructuras rugosas en los sistemas deltaicos es bajo en comparación a los de plataforma siendo el desarrollo de comunidades microbianas bentónicas muy restringido. Esto se debe probablemente por las condiciones de alta tasa de sedimentación y retransporte de sedimentos allí presentes, por lo que pocos estudios han informado de este tipo de estructuras en sistemas deltaicos (ej., Parizot et al., 2005; Homann et al., 2015; Bayet-Goll y Daraei, 2020, fig 18). En otros ambientes como de laguna costera (Noffke, 2000)) o turbidíticos de aguas profundas (Buatois y Mángano, 2003) también han registrado estructuras rugosas.

El patrón de distribución de las estructuras rugosas muestra que las comunidades microbianas bentónicas que han conformado las matas microbianas asociadas deben haber sido fotoautótrofas, lo cual restringe a dichas comunidades hasta aproximadamente los 200 m de profundidad de columna de agua (Noffke, 2010). Además de las condiciones de luminosidad, las condiciones energéticas del ambiente deberían ser bajas y el sustrato de grano fino (pero no arcilloso) para que las comunidades microbianas bentónicas puedan desarrollarse (Noffke et al., 2002).

4.2. ESIAM en la Formación Río Seco de los Castaños

La unidad de estudio presenta uno de los pocos registros de ESIAM, en particular de estructuras rugosas, del Paleozoico medio a nivel mundial (Pazos et al., 2015a; b; Davies et al., 2016; Sedorko et al., 2019; Gutiérrez et al., 2021b). Además de las estructuras rugosas se reconocen superficies con *bioglue*, matas microbianas, bolsillos de erosión y remanentes de matas microbianas (Pazos et al., 2015b, fig. 2b; Gutiérrez et al., 2021a). En esta Tesis se contextualizaron a las ESIAM estratigráfica y sedimentológicamente.

En la Localidad 1, las ESIAM se registran en intervalos heterolíticos en la Asociación de Facies 2 (Fig. 2.4). Se observaron también en las Localidades 2 y 3. Se documentaron estructuras relacionadas con la bioestabilización como por ejemplo fragmentos de matas microbianas (*mat chips*) y estructuras producto de la interacción de todos los procesos relacionados a la formación de ESIAM (Fig. 4.1). En estas últimas se encontraron abundantes estructuras rugosas, depresiones y remanentes erosivos (*erosional pockets* y *remnants*; Fig 4.4). Se destaca la presencia de ESIAM en niveles sin bioturbación que se encuentran por debajo y por encima de niveles con icnofósiles (Fig. 2.4). Dos tipos de análisis fueron llevados a cabo a nivel macroscópicos y a nivel microscópico (**Sección 4.2.1**). Los niveles de ESIAM en asociación con icnofósiles tienen un tratado aparte en la **Sección 4.2.3**.

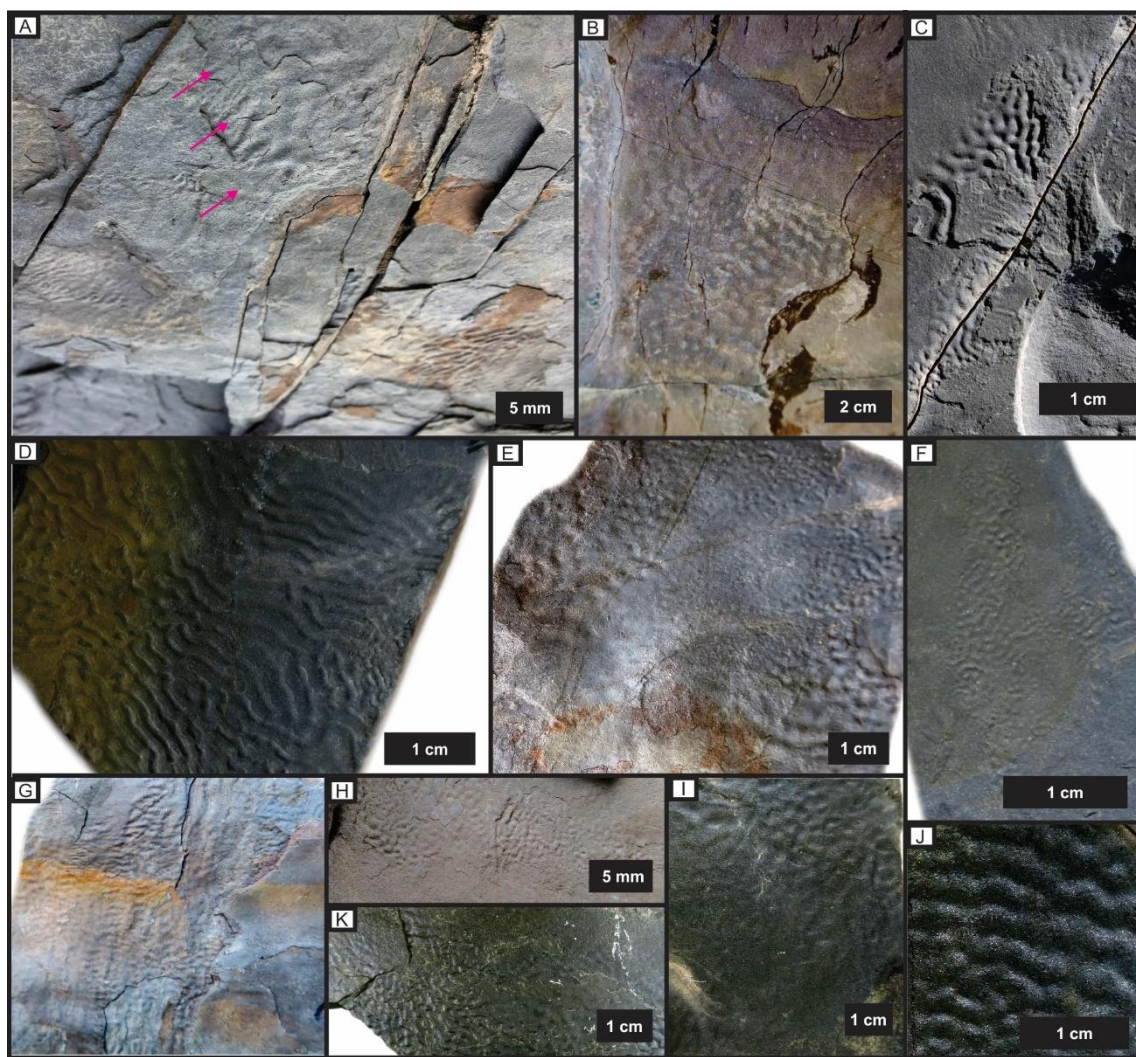


Figura 4.4. ESIAM en la Formación Río Seco de los Castaños. A—F) ESIAM en la sección inferior de la Localidad 1. A) Depresiones, doblez y fragmentos de matas microbianas en remanentes erosivos (flechas de color rosa). B) Fragmentos de matas microbianas en arenisca fina en la Asociación de Facies 2a. C) Fragmento de mata microbiana en limolita en la Asociación de Facies 2b. D—G) Estructuras rugosas con pequeñas depresiones y crestas. H—K) Estructuras rugosas en la sección superior de la Localidad 1.

4.2.1. Análisis macroscópico

En la sección inferior de la Localidad 1 se reconocen ESIAM en el techo de los bancos de las Asociación de Facies 2a y 2b siendo muy abundantes en los niveles pelíticos. Dentro de estos niveles se distinguen, además de las superficies con *bioglue*, fragmentos de mata microbiana (Fig. 4.4A—C, flechas de color rosa), depresiones, remanentes erosivos (Fig. 4.4B) y estructuras rugosas (Fig. 4.4D—G). En la sección superior, se observan con mayor frecuencia en la misma asociación de facies (Figs. 4.4, 4.4H—K). En particular hacia el techo de esta sección, en los niveles donde se encontraron fragmentos de macroflora, se observan depresiones, en donde se preservaron senos de ondulitas, y remanentes erosivos que conservan fragmentos de matas microbianas (Fig. 4.5).

En la Localidad 2 se registraron formas de lecho tapizadas por matas microbianas (Fig. 4.6A—E). En algunos niveles, las óndulas presentan estructuras rugosas en crestas y senos, mientras que en otros se observaron sólo en las crestas (Fig. 4.6C). También se reconocieron bolsillos de erosión (líneas de color blanco) y remanentes de mata microbiana (Fig. 4.6 F). Se reconocen numerosos niveles sucesivos de óndulas con ESIAM (Fig. 4.6E, G). A su vez, en la Localidad 3 se registraron estructuras rugosas (Fig. 3.7) y numerosas superficies con *bioglue*.

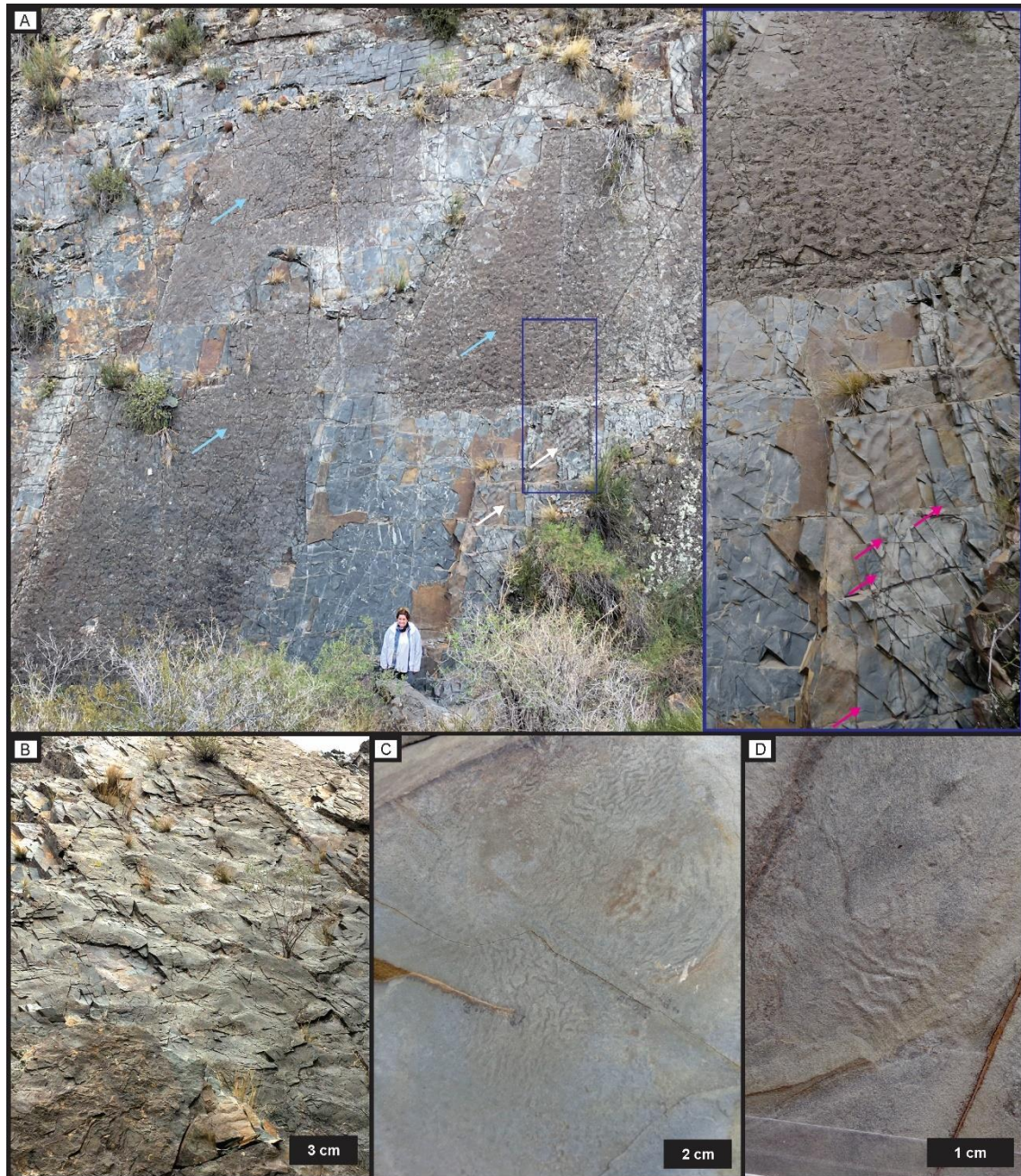


Figura 4.5. Niveles en el tope de la sección superior en la Localidad 1 donde se registran restos de paleoflora, niveles de depresiones con senos de ondulitas (flechas de color celeste), y remanentes erosivos que conservan fragmentos de matas microbianas entre los topes de las crestas de las ondulitas (flechas de color blanca). Detalle del rectángulo azul (derecha) con ESIAM (flechas de color rosa). B) Detalle de las óndulas palinsépticas, protegidas por matas microbianas. C) Estructura rugosa de uno de los niveles de A. D) Mata microbiana en un nivel de arenisca fina.

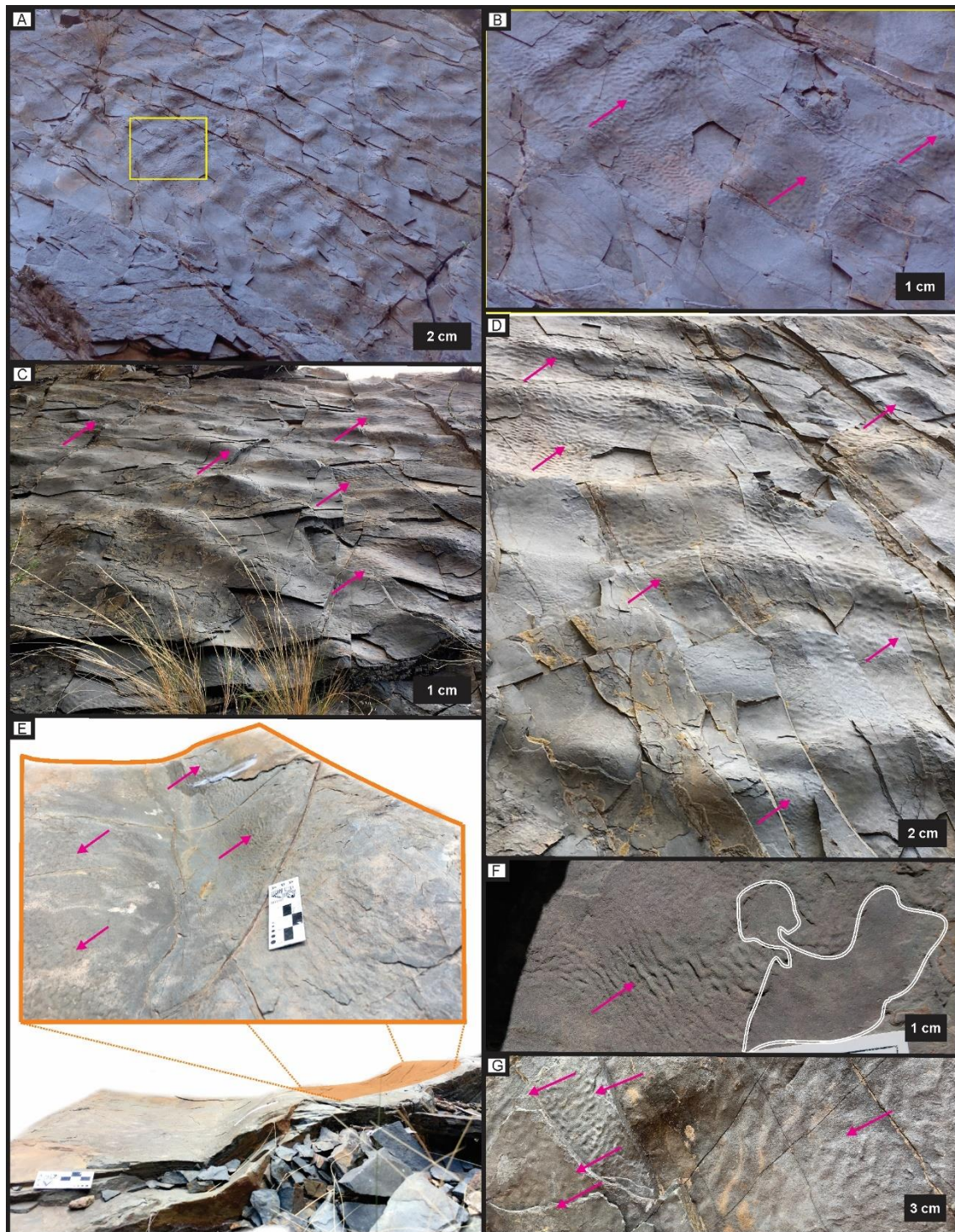


Figura 4.6. Niveles con ESIAM en la Localidad 2. A) Superficie con óndulas con estructuras rugosas que las recubren. B) Detalle del cuadrado amarillo de A con estructuras rugosas (flechas de color rosa). C) Trenes de óndulas tapizadas por estructuras rugosas (flechas de color rosa). D) Estructuras rugosas relacionadas con la actividad microbiana. E) Forma de lecho preservada con estructuras rugosas (flechas de color rosa). F) Bolsillos de erosión (líneas de color blanco-nivel inferior) y remanentes de mata microbiana (flechas de color rosa). G) ESIAM (flechas de color rosa) en numerosos niveles de ESIAM tapizando niveles subyacentes.

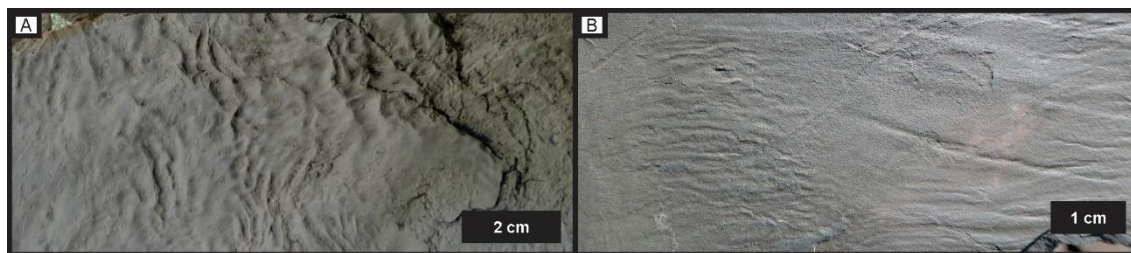


Figura 4.7. Niveles con ESIAM en la Localidad 3. A) Estructuras rugosas de tipo piel de elefante. B) Estructuras rugosas poco definidas. Se observa erosión en la capa superior, indicando laminación en el sustrato.

Las estructuras rugosas observadas en las tres localidades están dispuestas en parches en los planos de estratificación, o tapizando formas de lecho. Se encuentran formadas por pequeñas depresiones y crestas. Se pueden diferenciar tres tipos morfológicos en las estructuras rugosas de la unidad:

- *Morfotipo A*: crestas y depresiones pobremente definidas o con relieve poco marcado (Fig. 4.4A; 4.6). En este tipo no hay tanta continuidad. Presenta desde formas de tipo reticuladas o de panal de abeja (Figs. 4.4B, F, G, H, I, K) con crestas redondeadas irregulares, a formas isométricas (Fig. 4.4C, E), o formas lineales o formas ovoalargadas.
- *Morfotipo B*: las crestas y depresiones se observan bien definidas, con relieve marcado (Fig. 4.4D, J; 4.6). En este tipo, tanto crestas como depresiones presentan continuidad pudiendo seguirse por varios centímetros sin entrecortarse. Se pueden distinguir crestas redondeadas con un relieve marcado y de orientación mayormente paralela.
- *Morfotipo C*: crestas irregulares de distintos tamaños con aspecto corrugado (Fig. 4.7A).
- *Morfotipo D*: crestas convexas con un relieve muy poco marcado, con orientación paralela (Fig. 4.7B).

Los morfotipos A y D se asemejan a la clasificación de tipo 1 de Noffke *et al.* (2022; Fig. 4.3), mientras que el morfotipo B se asemeja al tipo 3 o 4. El morfotipo C es asignable al tipo 2. Estas últimas están interpretadas como el producto de desplazamiento de la mata microbiana por una fuerte corriente que la pliega en arrugas irregulares. En las de tipo 1 (Fig. 4.3) están incluidas aquellas morfologías con patrones reticulares, copetes y las de morfología de piel de elefante. Se las interpreta como el resultado de la migración de microorganismos (Gerdes, 2007; Shepard y Sumner, 2010; Cuadrado y Pan, 2018). En estudios actuales se observó que se desarrollan después de una inundación bajo condiciones de baja energía y que se preservan luego de desecarse por radiación solar y deshidratación. Estas estructuras reticuladas se interpretaron como características de la zona intermareal superior a la zona supramareal, sujetas a una agitación moderada del agua. El régimen hidrodinámico asociado a la presencia de las mismas en entornos costeros suele estar relacionado con la baja energía (Gehling, 1999; Shepard y Sumner, 2010). Aunque en estudios actuales se observó que pueden soportar flujos de alta energía esporádicos (Cuadrado y Pan, 2018). Por lo tanto, se puede relacionar su formación con condiciones de calma, aunque pueden estar expuestas a pulsos de alta energía (Cuadrado y Pan, 2018).

Otras estructuras producto del movimiento de agregados microbianos en la interfase agua-sedimento son las de tipo 3, comúnmente denominadas de tipo “Kinneyia” en términos descriptivos (Mariotti *et al.*, 2014). A las de tipo 4 se las interpreta como el producto de la expulsión de agua de una mata microbiana producto del cubrimiento con sedimentos (Noffke *et al.* 2022). En estas se pueden distinguir las estructuras arrugadas: transparentes (Fig. 4.6) y las no transparentes (Fig. 4.4D, J).

4.2.2. Análisis microscópico

La observación a microescala permite la descripción de la fábrica depositacional, el reconocimiento de Texturas Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (TSIAM), y el reconocimiento indirecto de bioturbación en casos en donde la laminación primaria se observa alterada (*disturbed*) (**Sección 4.2.3**). Las texturas observadas son interpretadas como biopelículas o superficies de matas microbianas *in situ* (ej., Noffke, 2010a; b). La laminación de espesor milimétrico, con micro-ondulaciones y alternancia entre sedimentos clásticos y componentes orgánicos son elementos que permiten reconocer la presencia de microorganismos en el registro sedimentario (Noffke, 2010a; b; Maisano, 2019; Maisano et al., 2019; Cuadrado et al., 2021).

Se realizaron 5 secciones delgadas de estructuras rugosas de los morfotipos A y B, reconocidos en litologías que cubren el rango granulométrico de areniscas muy finas a pelitas finas. Se reconocieron biolaminitas que presentan ondulaciones o microestructuras de copetes (Fig. 4.8, flechas de color rosa). En estas láminas se observa un porcentaje mayor de materia orgánica que permite diferenciarlas de las otras láminas con alto contenido de material silicoclástico. Se pueden diferenciar láminas compuestas por tamaño arena muy fina a arcilla con bases bien definidas de carácter erosivo (Fig. 4.8, flechas de color amarillo). Las bases son continuas y planas (Fig. 4.8A, B) o presentan micro-ondulaciones (Fig. 4.8C), lo que indica cambios en las condiciones de energía del medio, pudiéndose diferenciar distintos niveles dentro de cada sección delgada. Internamente, se distingue laminación difusa asociada con criptobioturbación (Fig. 4.8, flechas de color blanco). En algunos casos esta interrupción de la laminación es más evidente, observándose un cambio notorio en el reordenamiento de granos (Fig. 4.8A, líneas punteadas blancas).

Un caso particular se observa en el intervalo rico en limo y arena fina del nivel superior (nivel 2) observado en la Fig. 4.8B. Internamente se distingue una superficie continua ondulada e irregular compuesta de arcilla-materia orgánica entre sedimento más grueso. En el techo de esta microestructura no se observa una fábrica preferencial, sin embargo, es apreciable la abundante presencia de material orgánico.

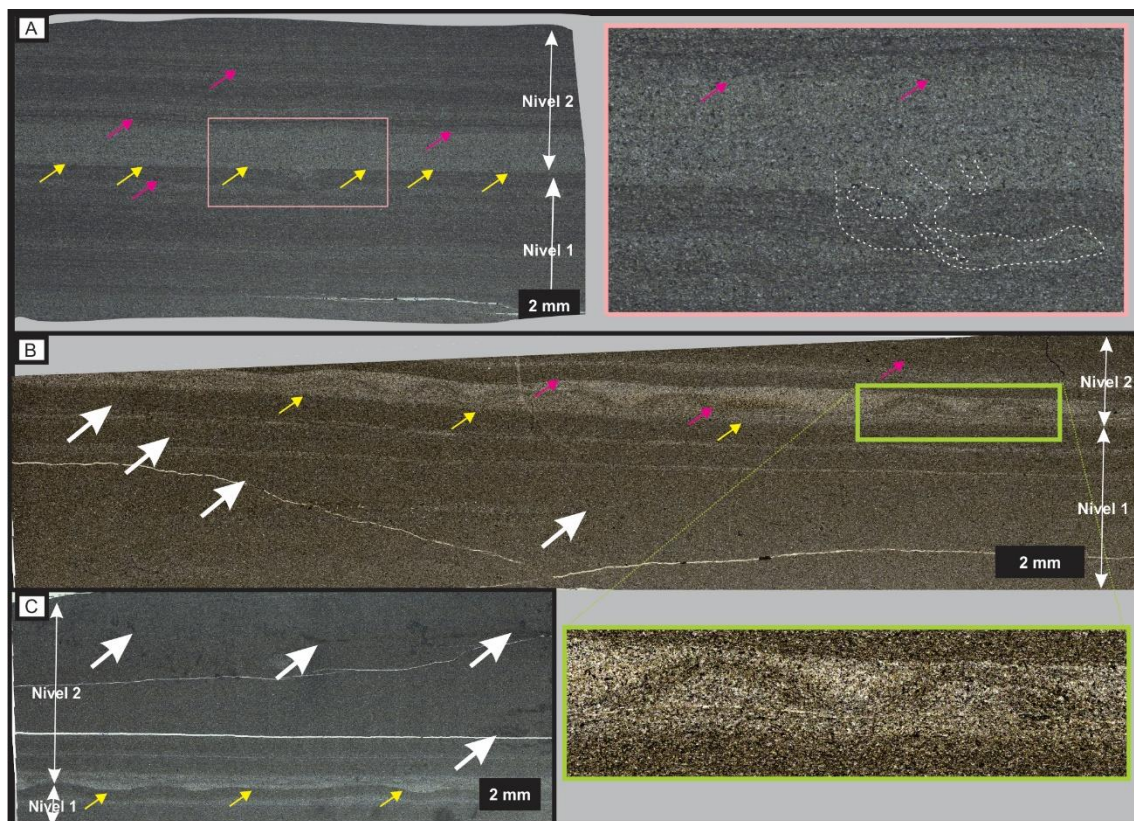


Figura 4.8. Secciones delgadas de niveles con ESIAM. A) Biolaminitas con ondulaciones y/o microestructuras (flechas de color rosa) que intercalan entre sedimento de tamaño limo-arena fina. Se distinguen dos niveles limitados por una base erosiva neta (flechas de color amarillo). En el detalle rectangular de color rosa se muestra la criptobioturbación (líneas punteadas de color blanco). B) Sección delgada con dos niveles, el nivel 1 presenta laminación difusa producto de la criptobioturbación (flechas de color blanco) y un nivel 2 que comienza con una base erosiva plana y se continua con un intervalo dominado por limo-arena fina que contiene una microestructura continua, irregular y ondulada compuesta de arcilla-materia orgánica asociada a actividad microbiana. En el detalle rectangular de color verde se observa la microestructura descrita. C) Sección con dos niveles. El techo del nivel 1 presenta una superficie ondulosa (flechas de color amarillo) que se continua en el nivel 2 con una laminación difusa asociada a criptobioturbación (flechas de color blanco).

Una de las muestras del tope de la sección inferior donde se observan estructuras rugosas de morfología A (Fig. 4.4D) se ha estudiado bajo microscopio electrónico de barrido (MEB), incluyendo análisis de espectroscopía de energía dispersiva de rayos X (EDAX). Como resultado se observan microestructuras filamentosas y de tipo cocoide (Fig. 4.9A-C), evidencia de SPE (Fig. 4.9D, E), y pirita (Fig. 4.9C). La presencia de minerales autigénicos es uno de los indicadores indirectos que se utiliza para identificar la presencia de microorganismos en sedimentos (Schieber, 2004; Maisano, 2019). En los análisis de EDAX se observan valores de carbono superiores al 48 %. Las morfologías observadas se asemejan a filamentos de bacterias o cianobacterias, tales como las descritas en planicies de marea de diferentes períodos geológicos y en material de matas microbianas actuales descritas bajo lupa (ej., Noffke, 2010a; Cuadrado y Pan, 2018, fig 6a, f, 7).

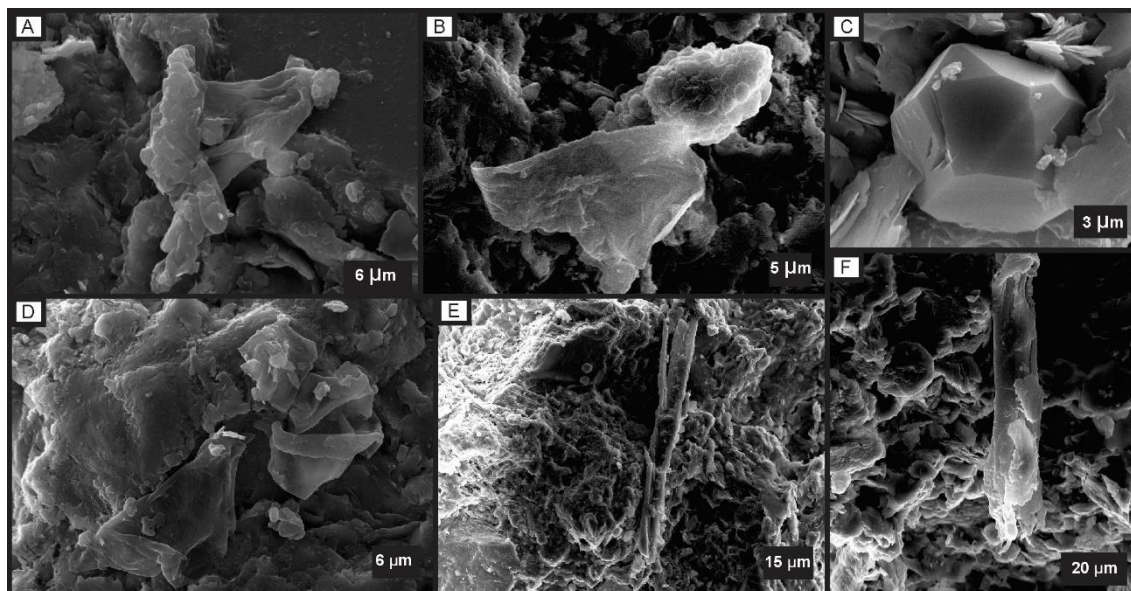


Figura 4.9. Fotografías al microscopio electrónico de barrido (MEB) del ejemplar que contiene de estructuras rugosas de tipo A (Fig. 4.4D). A-B) Modificadas de Pazos et al (2015a, fig 4e, f). A) Cuerpos orgánicos en forma de vara. B) Cocoides de redondeados a ovals aislados y SPE. C) Pirita D-F) Estructuras de superficies atribuibles a SPE.

En resumen, a partir del análisis de las secciones delgadas se identificaron Texturas Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (TSIAM) sobre la base de laminación milimétrica con alto contenido orgánico, superficies microondulosas irregulares, estructuras de tipo copete, y microestructuras filamentosas que en su conjunto evidencian la presencia de comunidades microbianas bentónicas. Asimismo, el reconocimiento de la fábrica primaria disturbada es otra evidencia de la actividad de microorganismos asociados a estos niveles.

4.2.3. La relación entre las trazas fósiles y las ESIAM en la unidad de estudio

El icnogénero *Nereites* es muy abundante en la unidad, y está presente en todas las localidades de estudio, al igual que el icnogénero *Dictyodora*. A pesar de la abundancia y diversidad de ambos icnogéneros al primero se lo encuentra con frecuencia en niveles en asociación con ESIAM, mientras que sólo existen tres casos de asociación de ESIAM con otros icnotaxones (Fig. 4.10).

Macroscópicamente se observa a *Nereites* en relación con estructuras rugosas (Fig. 4.10A-E). Anteriormente la única icnoespecie reportada junto con ESIAM en esta unidad fue *N. macleayii* (Pazos et al., 2015a, b). En esta Tesis se observa que es más frecuente la asociación con *Nereites missouriensis*. En la Localidad 1, se observa una mayor asociación de ESIAM con *Nereites* en la sección inferior y hacia el tope se registra un único caso donde estructuras rugosas están en el mismo nivel que *Zoophycos* (Fig. 4.10F). En la sección superior de la Localidad 1 sólo se encontraron casos de asociación de ESIAM con *Nereites* (Fig. 4.10D, E). En la Localidad 3 se encontraron numerosas superficies con *bioglue* asociadas con ESIAM, pero sólo se registraron dos casos en asociación con trazas fósiles: uno con *Nereites* y otro con *Dictyodora* y *Chondrites*? (Fig.

4.10G). Este último es el único caso en la unidad de ESIAM en el mismo nivel donde se encuentra presente un trayecto horizontal del *spreite* de *Dictyodora*. Otros icnotaxones en asociación con ESIAM que se reconocieron en la unidad son *Helminthoidichnites* (Pazos et al., 2015a, fig 5d, e) y *Gordia* (Pazos et al., 2015a, fig 5f), los cuales reflejan la actividad de metazoos en forma de gusano alimentándose de las matas microbianas o *biofilms* (Mángano y Buatois, 2007).

Nereites se encuentra de manera subsuperficial en arcilitas laminadas de color oscuro en la Asociación de Facies 2. Se preserva en el tope de los bancos (Fig. 4.10), y también se lo ha observado en secciones delgadas perpendiculares a la laminación (Fig. 4.11). Como se mencionó anteriormente, la bioturbación altera parcialmente la fábrica primaria dada por la laminación paralela. En esta unidad, la bioturbación se concentra en los niveles dominados por arcillas-materia orgánica (Fig. 4.11).

Una de las secciones delgadas se obtuvo de una muestra en donde *Nereites* se preserva en el tope de la superficie (Fig. 4.10A). En esa sección se observan estructuras subparalelas a la laminación de aproximadamente 2 mm de ancho y 1 mm de largo, que definen un área masiva dominada por materia orgánica y arcillas rodeadas de sedimento más grueso (limo fino) de composición cuarcítica que forman halos de color claro (Fig. 4.11A, A’); esta morfología tripartita observada en corte permite asignarlas a *Nereites* (Wetzel y Uchman, 1998, 2001). En la porción inferior de este mismo nivel, se observan láminas difusas dadas por intercalaciones muy finas (menores a 1 mm) entre arcillas-materia orgánica y componentes de tamaño limo fino. Esta alteración de la fábrica primaria se interpreta como producto de criptobioturbación. Es importante destacar que la preservación de *Nereites* se encuentra limitada entre dos superficies de arcilla-materia orgánica lateralmente continuas (a microescala) que se interpretan como el estadio de biopelícula (Fig. 4.11A’, líneas de color rosa) que se continúa con niveles de limo más

grueso. Estas superficies se encontrarían bioestabilizadas y su preservación se vincula con la actividad de comunidades microbianas. En los otros niveles (1 y 3) se preservan láminas de arcillas-materia orgánica con planos de laminación con ondulaciones (Fig. 4.11A, A'), interpretadas como biolaminación producto del desarrollo de matas microbianas (Cuadrado y Blasi, 2018).

En otra sección delgada realizada en una muestra con estructuras rugosas se observa que la fábrica primaria no preserva atributos sedimentarios bien marcados, y en su lugar la laminación original es difusa (Fig. 4.11B). De manera incipiente se distinguen cambios granulométricos entre láminas de arcillas-materia orgánica y componentes de tamaño limo fino (Fig. 4.11B, flechas de color blanco). Al igual que el caso anterior, se observan estructuras subparalelas a la laminación de aproximadamente 1 mm compuestas de materia orgánica y en menor medida de arcillas. Alrededor de estas estructuras también se distingue un halo más claro con sedimento más grueso (Fig. 4.11B). En su conjunto estas estructuras son asignables a la sección transversal de *Nereites*.

La presencia de ESIAM aumenta el potencial de fosilización de las trazas fósiles (ej., Genise et al., 2009; Fernández y Pazos, 2013; Carmona et al., 2020). Es probable que la presencia de éstas contribuya a la abundancia de trazas fósiles en estas localidades.

La presencia de trazas fósiles sin conexión con el fondo marino (por ejemplo, *Nereites*) sugiere un sedimento al menos parcialmente oxigenado (Wetzel, 2002). Por otro lado, la presencia de gran parte del registro de ESIAM en asociación con *Nereites* puede estar relacionado con la etología del productor. En depósitos de ambientes marinos someros con desarrollo de matas microbianas se han observado estructuras de biolaminación donde se documentan los contrastes litológicos producto de cambios en la concentración de compuestos y desarrollo de niveles con cambio en la oxigenación como resultados de la actividad microbiana (ej., Gerdes et al., 2000; Cuadrado y Blasi, 2018).

El hecho de encontrarse a pocos milímetros de la posición de la mata microbiana puede estar relacionado a que los organismos productores de *Nereites* se alimentaban de microbios (ej., Wetzel, 2002). Además, al explotar los sedimentos justo por encima del límite redox, podrían recibir señales químicas que se propagan hacia abajo desde la superficie del sedimento (Wetzel y Uchman, 2001; Wetzel, 2002). Esto indicaría que los productores de *Nereites* se alimentan del sedimento superficial rico en alimentos (Wetzel, 2002).

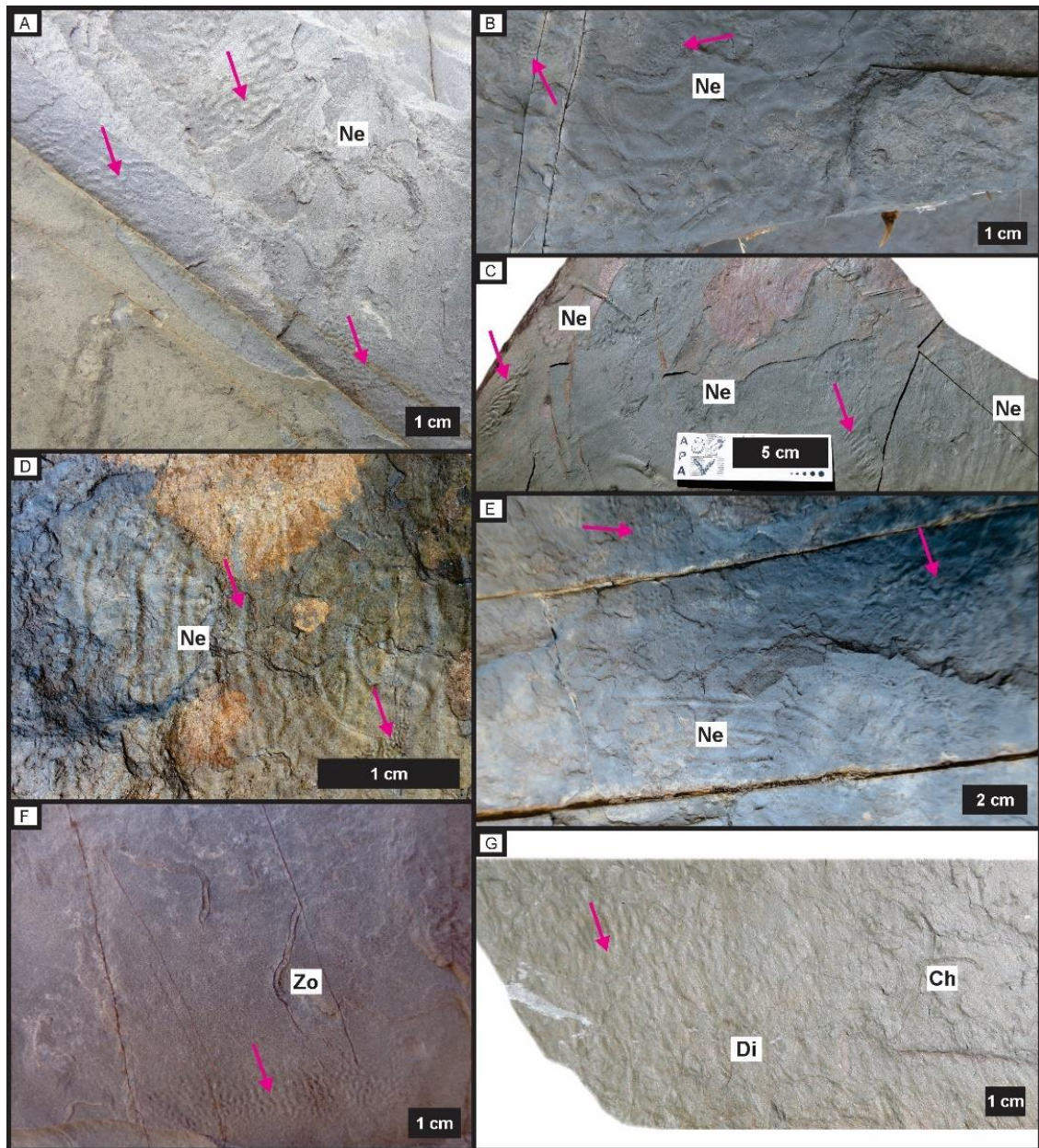


Figura 4.10. Fotografía de niveles de trazas fósiles en asociación con ESIAM (flechas de color rosa). A-B) Estructuras rugosas (flechas de color rosa) con *Nereites* (Ne) en la sección inferior de la Localidad 1. C) Estructuras rugosas (flechas rosas) con *Nereites* (Ne) en la Localidad 3. D-E) Estructuras rugosas (flechas de color rosa) con *Nereites* (Ne) en la sección superior de la Localidad 1. F) Estructuras rugosas (flechas de color rosa) con *Zoophycos* (Zo) en el tope de la sección inferior de la Localidad 1. G) Estructuras rugosas (flechas de color rosa) con *Dictyodora* (Di) y *Chondrites* (Ch) en la Localidad 3.

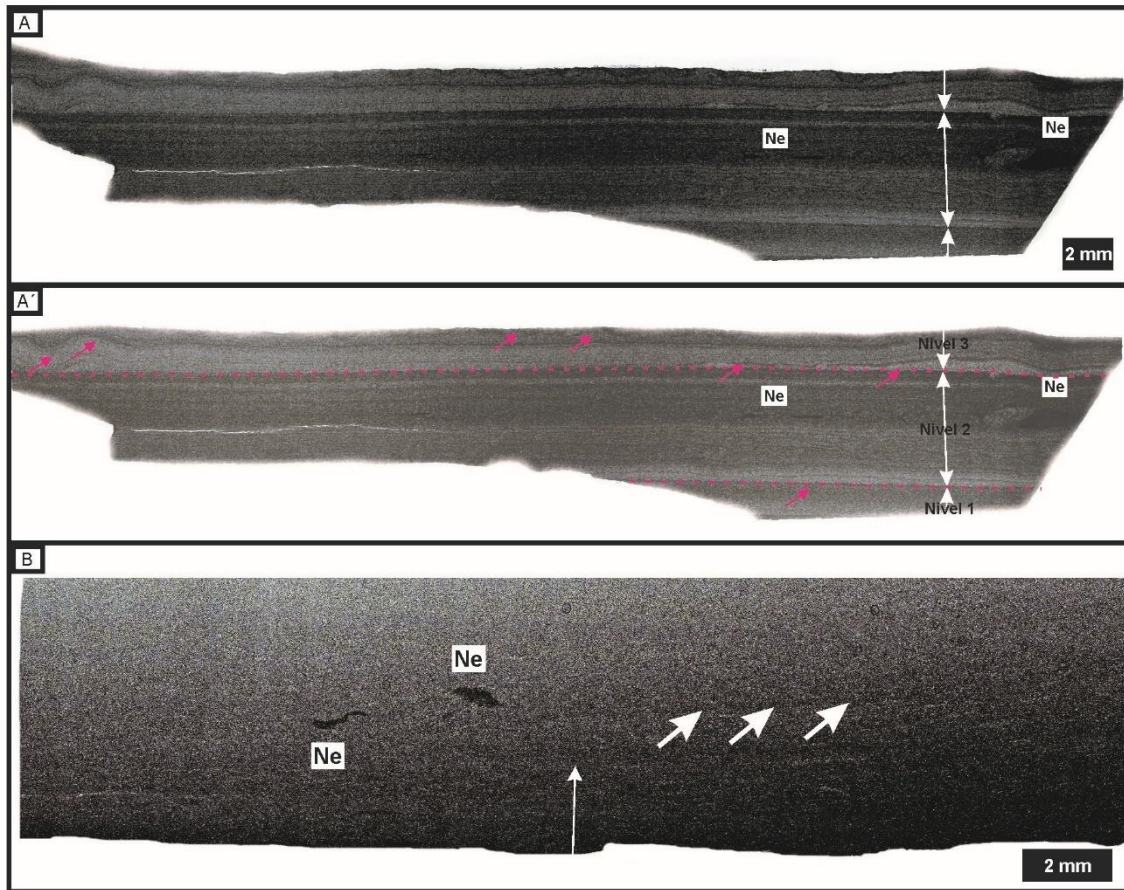


Figura 4.11. Fotografía de secciones delgadas. A) Sección delgada del ejemplar de la Fig. 1A. El Nivel 2 que contiene bioturbación limita con el Nivel 1 y Nivel 3 (parciales) por superficies lateralmente continuas de arcillas-materia orgánica que se interpretan como matas microbianas (flechas de color rosa). En el Nivel 3 las láminas oscuras representan la materia orgánica asociada a la actividad microbiana mientras que las láminas claras representan sedimento clástico más grueso (limo fino) de composición cuarzosa. B) Se reconocen *Nereites* (Ne) y una fábrica sedimentaria donde la laminación es difusa producto de criptobioturbación (flechas de color blanco).

4.3. Caracterización de la unidad a través del registro de las ESIAM

La presencia de ESIAM en la Formación Río Seco de los Castaños no pasa desapercibida debido a su abundancia en todas las localidades estudiadas. Se reconocen estructuras relacionadas a bioestabilización (ej., fragmentos de matas microbianas, superficies con *bioglue*) y estructuras producto de la interacción de todas las actividades microbianas (ej., bolsillos de erosión y estructuras rugosas). Además, se pudieron diferenciar estructuras relacionadas a matas microbianas endobentónicas (transparentes) y epibentónicas (no transparentes). El hecho de reconocer texturas microbianas, biolaminación y elementos como SPE y microorganismos permite inducir la acción de actividad microbiana en estas estructuras. Cabe señalar que si bien los microorganismos mayoritarios componentes de matas microbianas durante el Fanerozoico, las cianobacterias, se desarrollan mayormente en sustratos de arena fina (ej., Gerdes y Krumbein, 1987; Noffke, 2000), este caso de estudio es particular ya que se registran en sedimentos de menor granulometría. En este sentido es importante mencionar que este es un ejemplo más de ESIAM en este tipo de sedimentos (ej., Schieber, 2007; Comerio et al., 2019).

La evidencia de matas microbianas permite inferir condiciones paleoambientales en el momento de formación y desarrollo de las mismas. En primer lugar, para que la mata microbiana se desarrolle son necesarias condiciones de baja energía, donde la erosión y la depositación sean casi nulas (ventana hidráulica de desarrollo de mata microbiana, Noffke et al., 2002; Maisano, 2019). Asimismo, la bioturbación debe presentar índices bajos o ser nula (Mata y Bottjer, 2009). Si bien en la unidad se encontraron registros de ESIAM en asociación con icnofósiles, no es lo frecuente. La preservación de formas de lecho fue observada en las Localidades 1 y 2. En éstas se pudo distinguir la presencia de matas microbianas tanto epibentónicas como endobentónicas.

Durante los momentos de baja energía es cuando se produce la colonización del sedimento por las comunidades microbianas bentónicas, generándose biopelículas (observadas en la unidad en las superficies con *bioglue*) para luego formar matas microbianas, las cuales contribuyen a la bioestabilización. Esta última, a su vez, protege a las superficies depositadas de la erosión, permitiendo la preservación de formas de lecho (Gerdes y Krumbein, 1987; Noffke, 2000; Fernández y Pazos, 2013; Cuadrado, 2020a).

Ejemplos de unidades con abundantes ESIAM en asociación con trazas fósiles se encuentran mayormente en el Cámbrico (Dornbos et al., 2004; Banerjee et al., 2010; Buatois y Mángano, 2012), siendo escasos los registros post-cámbricos (Draganits y Noffke, 2004; Mángano y Buatois, 2004; Prescott et al., 2014). En particular, en el Paleozoico medio, otra icnofauna abundante de edad y facies similares a la Formación Río Seco de los Castaños se registra en Bolivia, donde la abundante icnodiversidad se relaciona con fenómenos preservacionales ligados a la presencia de comunidades microbianas bentónicas (Gaillard y Racheboeuf, 2006).

Por otro lado, y a diferencia de lo que ocurre con los icnofósiles, la preservación de formas de lecho favorecidas por la presencia de actividad microbiana es más frecuente en el registro. En el caso de la unidad, se reconocen trenes de óndulas en sucesivos estratos que fueron preservados por actividad microbiana, en particular en la sección superior de la Localidad 1 y en la Localidad 2. Estos ciclos de generación de estructuras tractivas, seguidas de momentos de baja energía con agua sin sedimento en suspensión en la cual las cianobacterias pudieran desarrollarse tapizando dichas estructuras, brindó protección de los procesos erosivos, y permitió su “fijación” en el tiempo. Posteriormente, flujos de alta energía erosionaron parte de las matas microbianas, evidenciado por los bolsillos de erosión y remanentes de matas microbianas observados. A continuación, se dieron períodos de calma, los cuales permitieron la recolonización de la superficie por parte de

la comunidad microbiana. Las acciones físicas (ej. eventos de tormenta) que actúan sobre la mata microbiana, son las que generan la respuesta de los microorganismos que componen la mata microbiana, generando un proceso de recolonización (Noffke, 2010a; Pan et al., 2018). Cabe señalar que para que este mecanismo se desarrolle es necesario que la superficie se encuentre cubierta de agua (de pocos centímetros es suficiente) o con abundante humedad (Maisano, 2019). O bien, un nuevo flujo tractivo ingresa generando nuevas formas de lecho, para comenzar el ciclo nuevamente. Se reconocieron bolsillos de erosión y remanentes de mata, producto de la erosión por flujos de corriente en la Localidad 2.

En los niveles registrados de ESIAM no se observaron evidencias de exposición subaérea o que indiquen una pérdida de humedad en el sustrato como ser *shrinkage cracks*, etc , lo que indicaría que las superficies involucradas siempre estuvieron en condiciones subácueas dado el contexto paleoambiental interpretado.

ICNOFACIES



5.1. Introducción

Desde el trabajo pionero sobre el modelo de Icnofacies marinas de Seilacher (1967b), se han considerado a las mismas como una herramienta útil para las reconstrucciones paleoambientales y estratigráficas tanto en afloramientos como en subsuelo (MacEachern et al., 2007a; b; c, 2012). Cada icnofacies representa una asociación recurrente de trazas fósiles que refleja la respuesta de los organismos a diferentes condiciones ambientales, como ser la oxigenación, las variaciones en la salinidad, la tasa de sedimentación, la energía y las condiciones del sustrato, y documenta una combinación de estrategias de comportamiento (categorías etológicas). Las condiciones ambientales y ecológicas tienden a modificarse con la batimetría, lo que ha dado lugar a la idea errónea de que las icnofacies marinas son indicadores batimétricos directos (ver MacEachern et al., 2007c).

Posteriormente, el modelo de Icnofacies ha sido discutido, criticado y modificado en el tiempo reconociéndose actualmente 19 icnofacies, incluyendo continentales y marinas, y varias concepciones del término “icnofacies” (; Figs 5.1; Tabla 5.1; ej., Frey y Seilacher, 1980; Bromley y Asgaard, 1991a; b; Buatois y Mángano, 1995; Bromley, 1996; Gibert et al., 1998; Pemberton et al., 2004; Hunt y Lucas, 2007, 2016; MacEachern et al., 2007c; a, 2012; MacEachern y Gingras, 2007; McIlroy, 2008; Carmona et al., 2009; Krapovickas et al., 2016; De, 2019; MacEachern y Bann, 2020). En esta Tesis se seguirá el concepto descrito en el párrafo anterior, siguiendo autores como Bromley (1990) y MacEachern et al. (2007c, 2012). Las icnofacies son una herramienta muy utilizada en interpretaciones paleoambientales, aunque existen autores que critican su aplicación (McIlroy, 2004a; b), y muchas veces los casos descriptos en la literatura no se ajustan del todo al modelo (Beynon et al., 1988; Mángano et al., 2005; MacEachern y Gingras, 2007;

Olivero et al., 2010; Pazos et al., 2015a; Fan y Gong, 2016). A pesar de esto, el modelo de Icnofacies sigue vigente.

Las características de las icnofacies se detallan en la Tabla 5.1. En esta Tesis sólo tres icnofacies marinas de sustrato blando tendrán mayor énfasis: las Icnofacies de *Cruziana*, *Zoophycos* y *Nereites*. Esto se debe a que son esas las que se discuten como posibles asignaciones en la unidad de estudio.

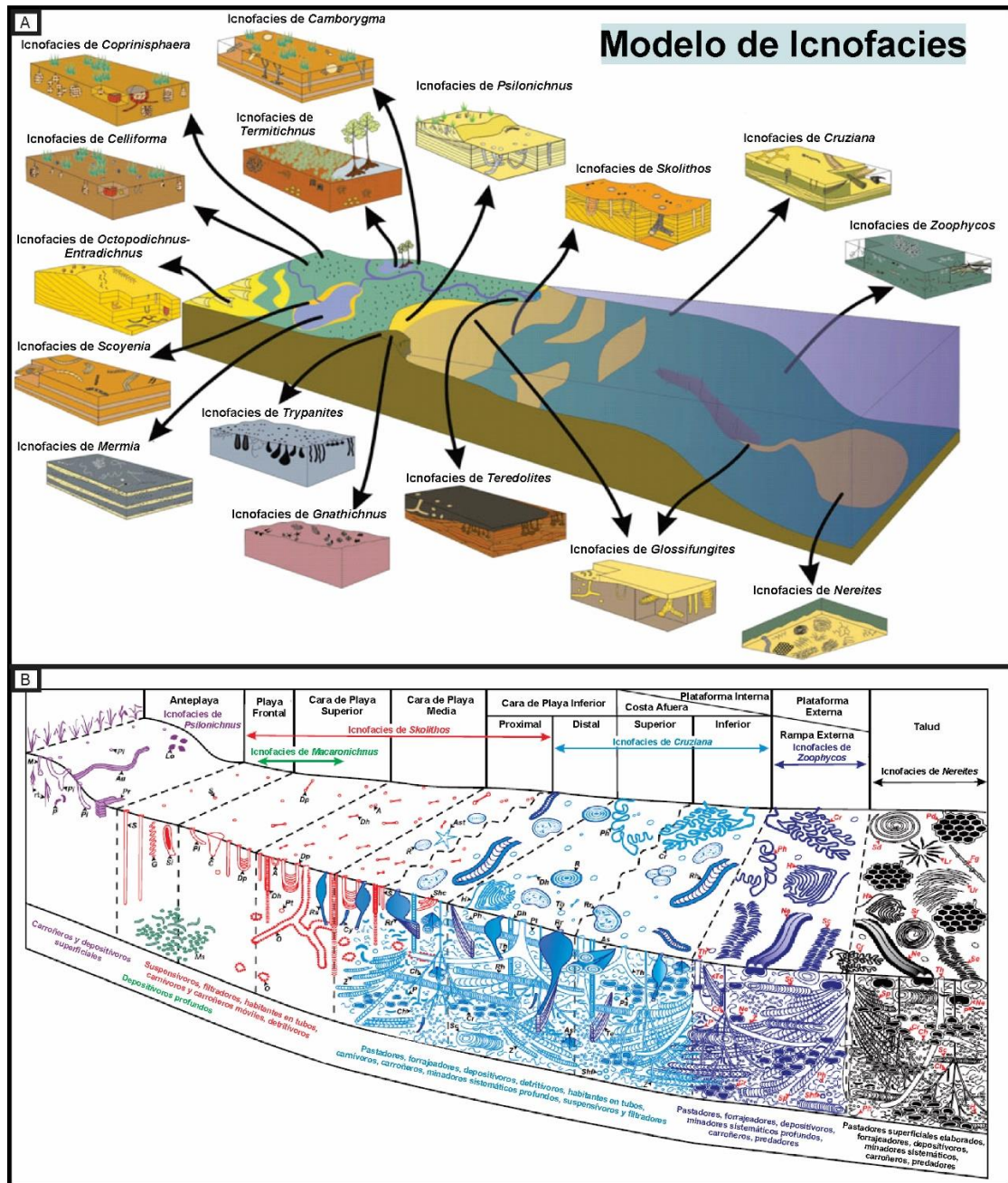


Figura 5.1. A) Resumen de algunas icnofacies marinas y continentales y el tipo de ambiente en el que comúnmente se encuentran. Modificado de Buatois & Mángano (2011, fig. 4.22). B) Icnofacies marinas a lo largo de una transecta desde el backshore hasta la zona de talud. Modificado de MacEachern & Bann (2020, fig.1). Abreviaciones: *Arenicolites* (A), *Asteriacites* (Ast), *Asterosoma* (As), *Aulichnites* (Au), *Chondrites* (Ch), *Conichnus* (C), *Cosmorhapse* (Cr), *Cylindrichnus* (Cy), *Diplocraterion habichi* (Dh), *Diplocraterion parallelum* (Dp), *fugichnia* (fu), *Fustiglyphus* (Fg), *Gyrolithes* (G), *Helminthopsis-Helminthorhapse* (H), *Macanopsis* (M), *Lockeia* (Lo), *Lorenzina* (Lr), *Macaronichnus* (Ma), *Nereites* (Ne), *Ophiomorpha* (O), *Paleodictyon* (Pd), *Palaeophycus heberti* (Pa), *Palaeophycus tubularis* (Pt), *Phycosiphon* (Ph), *Planolites* (P), *Protovirgularia* (Pr), *Psammichnites* (Ps), *Ptilonichnus* (Pi), *Rhizocorallium* (Rh), *traza de raíz* (rt), *Rosselia* (R), *Rosselia socialis* (Rs), *Rosselia rotatus* (Rr), *Schaubcylindrichnus coronus* (Shc), *Schaubcylindrichnus freyi* (Shf), *Scolicia* (Sc), *Siphonichnus* (Si), *Skolithos* (S), *Spirodesmos* (Sd), *Spirophyton* (Sp), *Spirorhapse* (Sr), *Taenidium* (Ta), *Teichichnus* (Te), *Thalassinoides* (Th), y *Zoophycos* (Z).

Iconofacies de	Condiciones ambientales	Secuencias depositacionales	Categoría etológica y tipos de alimentación	Iconofósiles comunes
<i>Psilonichnus</i>	Distribución variable con exposición periódica de sustratos arenosos, y tasas de sedimentación bajas. Alimento presente en forma de detrito. Sustratos blandos a firmes.	Secuencias supramareales a intermareales superiores, sujetas a entornos marinos y/o eólicos de energía moderada a baja.	Estructuras vertical en forma de J, Y y U, rastros rastros y de forrajeo, huellas de vertebrados. Formadas por una mezcla de depredadores terrestres y marinos, carroñeros y herbívoros.	<i>Psilonichnus</i> , <i>Psammichnites</i> , <i>Polykladichnus</i> , <i>Planolites</i> , <i>Macanopsis</i> , <i>Lockeia</i> , roots.
<i>Skolithos</i>	Sustratos arenosos variables con tasas de sedimentación y erosión variables. Nutrientes principalmente en suspensión. Sustratos blandos a firmes.	Intermareal bajo a submareal poco profundo, en condiciones de energía moderada a alta	Estructuras verticales, cilíndricas, ramificadas y/o viviendas en forma de U, equilibrio y trazas de escape. Formadas por organismos suspensívoros y/o carnívoros pasivos (tubícolas).	<i>Ophiomorpha</i> , <i>Conichnus</i> , <i>Arenicolites</i> , <i>Skolithos</i> , <i>Bergaueria</i> , <i>Palaeophycus</i> , <i>Diplocraterion</i> , <i>Gyrolithes</i> , <i>Schaubcylindrichnus coronus</i> , <i>Siphonichnus</i> .
<i>Cruziana</i>	Sustratos relativamente poco energéticos, semicohesivos con limo intercalado con arena. Nutrientes depositados sobre o enterrados en el sedimento. Sustratos blandos a firmes.	Ambientes permanentemente submareales por debajo del nivel de olas de buen tiempo, pero por encima del nivel de base de olas de tormenta.	Predominan estructuras horizontales y verticales, madrigueras de vivienda, así como trazas de locomoción relacionadas con organismos depositívoros. Organismos relacionados a la alimentación por suspensión, de detritos, pastoreo y búsqueda de alimento. El lecho suelen mostrar abundantes trazas fósiles de locomoción.	<i>Planolites</i> , <i>Teichichnus</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Cylindrichnus</i> , <i>Asterosoma</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Rhizocorallium</i> , <i>Phycosiphon</i> , <i>Zoophycos</i> , <i>Rosselia</i> , <i>Scolicia</i> , <i>Palaeophycus</i> , <i>Ophiomorpha</i> , <i>Diplocraterion</i> , <i>Siphonichnus</i> , <i>Phoebichnus</i> , <i>Cruziana</i> .
<i>Zoophycos</i>	Sustratos de grano fino, cohesivos, fangosos a sustratos arenosos. Velocidad de sedimentación muy bajas. Nutrientes depositados en el sustrato. Niveles poco profundos con sustratos blandos, niveles profundos de sustratos firmes y duros.	Entornos submareales de baja energía cerca o por debajo de la base de las olas de tormenta. Generalmente libres de turbiditas.	Organismos que se alimentan predominantemente de depósitos, trazas fósiles de locomoción. Los organismos presentan estrategias de alimentación epifaunales e infaunales. Quimiosimbiosis localmente importante.	<i>Zoophycos</i> , <i>Phycosiphon</i> , <i>Planolites</i> , <i>Scolicia</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Helminthopsis</i> , <i>Thalassinoides</i> , <i>Cosmorhaphie</i> , <i>Spirophyton</i> , <i>Schaubcylindrichnus freyi</i> , <i>Nereites irregularis</i> , <i>Asterosoma</i> .
<i>Nereites</i>	Sustratos cohesivos pelágicos y hemipelágicos, sustratos fangosos que reflejan una sedimentación muy lenta. Comúnmente interestratificados con turbiditas arenosas. Distribución irregular del alimento principalmente en la superficie y en niveles poco profundos. Predominan los sustratos blandos.	Ambientes subacuáticos del batial al abisal, normalmente de baja energía pero oxigenados.	Pastoreo complejo y estructuras de alimentación/vivienda en la interfaz sedimento/agua (grafogliptidos), que reflejan estrategias de alimentación para adaptarse a la lenta acumulación de alimento. Algunos iconógenos reflejan rastros compuestos y relaciones quimiosimbióticas con bacterias.	<i>Nereites</i> , <i>Paleodictyon</i> , <i>Chondrites</i> , <i>Cosmorhaphie</i> , <i>Helminthopsis</i> , <i>Zoophycos</i> , <i>Spirophyton</i> , <i>Scolicia</i> , <i>Planolites</i> , <i>Hormosiroidea</i> , <i>Phycosiphon</i> , <i>Spirorhaphie</i> , <i>Lorenzina</i> , <i>Spirodesmos</i> , <i>rohelminthoida</i> , <i>Spirophycus</i> , <i>Thalassinoides</i> .

Tabla 5.1. Características de las Iconofacies del ambiente marino. Modificada de MacEachern et al. (2012, tabla 1).

5.2. El modelo tradicional de Iconofacies

El concepto tradicional de Iconofacies fue definido por Seilacher (1953, 1967b) quien consideró que determinadas asociaciones de trazas fósiles son recurrentes en el tiempo y se encuentran representadas en las mismas facies a escala global. La ocurrencia de las diferentes asociaciones de trazas fósiles en distintas profundidades marinas está relacionada con un conjunto de parámetros (energía, sustrato, concentración de oxígeno,

entre otros) pero las mismas no están limitadas por la profundidad *per se* (ej., Frey et al., 1990). Uno de estos parámetros relacionados con la distribución de trazas fósiles es la diferencia en el suministro de nutrientes en el fondo marino que se encuentra estrechamente relacionado a los diferentes comportamientos de los organismos. Estos comportamientos se ven representados en mayor o menor medida en distintas icnoasociaciones (Tabla 5.1). Debido a que algunos comportamientos son más comunes en ciertos ambientes que en otros, es que estas icnoasociaciones son de utilidad en reconstrucciones paleoecológicas, siendo ésta la base del concepto de Icnofacies (Vallon et al., 2016). Es importante destacar que la morfología de las trazas fósiles se encuentra más relacionada al comportamiento que a la anatomía del productor (Seilacher, 2007 ver Sección 4.1). Asimismo, la distribución de los icnofósiles, se relaciona con la ecología del productor y la preservación, lo cual se relaciona directamente con las facies sedimentarias y su ambiente depositacional (Seilacher, 1967b; a).

La propuesta original de Seilacher (Seilacher, 1967b; Fig. 2) fue realizada a partir de sucesiones sedimentarias marinas paleozoicas plegadas que se sitúan en el Norte de Irak, en el área de Oslo, y en el Sistema Apalachiano. Con la información obtenida definió en una transecta (desde batimetrías someras a profundas) a las “facies” (actualmente denominadas Icnofacies) de *Scoyenia*, *Skolithos*, *Glossifungites*, *Cruziana*, *Zoophycos* y *Nereites* (Fig. 5.2). En la sucesión de Irak, de edad ordovícica, encuentra a la Icnofacies de *Cruziana* que se continúa en secuencias transgresivas con la Icnofacies de *Zoophycos* y una “representación temprana” (sic) de la Icnofacies de *Nereites*. Los registros que se continúan son de la Icnofacies de *Skolithos*, evidenciando una discontinuidad en el registro iraquí analizado, relacionada con un evento tectónico a finales del Ordovícico (Seilacher, 1967b). Por otro lado, y diferenciándose de la secuencia discontinua de Irak, en el área de Oslo se encuentra representada una secuencia continua ordovícica—silúrica

con las Icnofacies de *Zoophycos*, *Cruziana* y *Skolithos*. Esta secuencia se continúa con depósitos mucho más profundos de tipo *flysch* pero que no contienen a la Icnofacies de *Nereites*. Por otro lado, el Sistema Apalachiano contiene una sucesión sedimentaria que abarca desde el Cámbrico al Carbonífero en donde se encuentran representadas las Icnofacies de *Scoyenia*, *Skolithos*, *Cruziana* y *Zoophycos*, desde facies de plataforma hasta facies turbidíticas. En las secuencias de tipo *flysch* de esta secuencia tampoco se encuentra representada la Icnofacies de *Nereites*, aunque se explicita que existen icnofósiles en la misma pero que no son diagnósticos (Seilacher, 1967b). A pesar de la ausencia de registro de la Icnofacies de *Nereites*, el autor restringe a esta icnofacies a la mayor profundidad (en comparación con el resto) por dos motivos: en primer lugar, utiliza al actualismo y compara las asociaciones de trazas fósiles con las observadas en los mares profundos modernos, encontrando similitud en la morfología de las estructuras. En segundo lugar, compara éstas con otras secuencias de tipo *flysch* (como las cuarcitas cámbricas de Nassau o las de la zona de Maine o los depósitos carboníferos de las montañas de Ouachita) que contienen a la Icnofacies de *Nereites* (ej., Seilacher, 1954, 1958). Utilizando los registros en otras secuencias y aplicando actualismo es que limita batimétricamente a la Icnofacies de *Nereites* por debajo de la zona batial o abisal (3500 a 4000 m). Esto explica la ausencia de esta icnofacies en las áreas de estudio debido a que eran más someras y no alcanzaban esa profundidad, a pesar de estar interpretadas como depósitos profundos de tipo turbidítico.

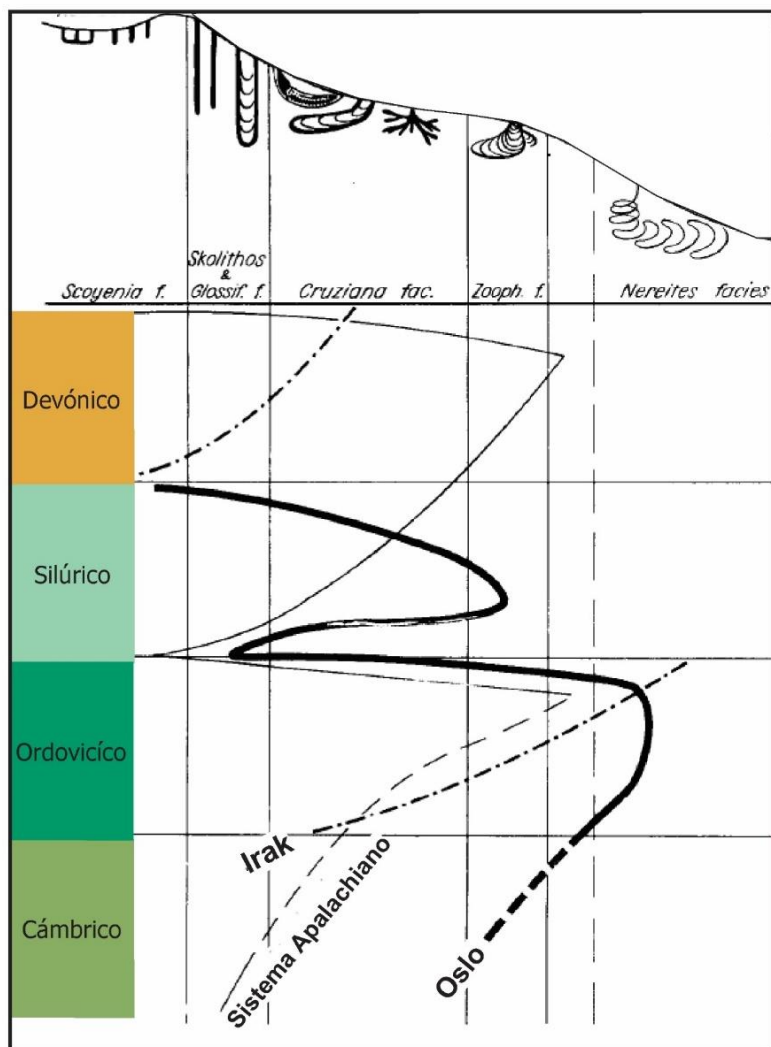


Figura 5.2. Distribución batimétrica de la propuesta original del Modelo de Icnofacies propuesto por Seilacher (1967b, fig 2). Las distintas líneas señalan la ubicación geográfica de las sucesiones sedimentarias estudiadas por el autor, y las icnofacies presentes en cada caso según él.

El modelo de Icnofacies ha sido modificado por autores posteriores, creándose nuevas icnofacies y discutiéndose la caracterización de las mismas (ver MacEachern y Bann, 2020, tabla 1). A continuación, se describirán algunas icnofacies marinas halladas comúnmente en facies de plataforma interna hasta marino profundas: las Icnofacies de *Cruziana*, *Zoophycos*, y *Nereites*, haciendo hincapié en la última debido a que caracteriza depósitos de tipo turbidítico, los cuales fueron reconocidos previamente en la unidad de

estudio. Posteriormente, se describirán las icnoasociaciones de la Formación Río Seco de los Castaños y se discutirá la asignación icnofacial.

5.3. La Icnofacies de *Cruziana*

Esta icnofacies se encuentra bien representada desde el Cámbrico inferior hasta la actualidad (Seilacher y Pflüger, 1994; Seilacher, 1999; Buatois y Mángano 2011). Se caracteriza por presentar icnoasociaciones muy diversas con un índice de bioturbación alto en sustratos cohesivos no consolidados cohesivos a semicohesivos de grano fino. La icnofacies es característica de ambientes de energía moderada como submareales con salinidad uniforme. Las trazas fósiles que contiene se relacionan a comportamientos de alimentación depositívora, estructuras de habitación, de pastoreo y de locomoción (Tabla 5.1 ; MacEachern et al., 2007c, 2012). Subordinadamente incluye trazas fósiles que indican alimentación de organismos suspensívoros y detritívoros.

Esta Icnofacies presenta tres expresiones diferenciables de acuerdo a la energía del medio y las condiciones del sustrato: proximal, que indica energía moderada del medio y sustratos sotosos oxigenados; la arquetípica, relacionada a energía moderada a baja en sustratos sotosos oxigenados; y, por último, la expresión distal, que representa baja energía con condiciones de disoxia a anoxia y sustratos de firmes a sotosos (MacEachern et al., 2007c; MacEachern y Bann, 2008; Sedorko et al., 2018a). Estas diferentes expresiones de la Icnofacies han sido descriptas en la literatura como “Icnofacies de *Cruziana* con baja diversidad” o “Icnofacies de *Cruziana* empobrecida” o bien se considera a la icnoasociación como “Icnofacies mixta de *Skolithos-Cruziana*” (ej., Beynon et al., 1988; Mángano et al., 2005; MacEachern y Gingras, 2007).

5.4. La Icnofacies de *Zoophycos*

La Icnofacies de *Zoophycos* se encuentra idealmente en facies pelíticas de aguas tranquilas en la plataforma por debajo del nivel de base de olas de tormenta o en el talud (Bottjer et al., 1988; Buatois y Mángano, 2007; MacEachern et al., 2007a; b; c). Esta Icnofacies incluye tradicionalmente trazas fósiles de alimentación de organismos móviles y sésiles, de pastoreo en superficie y de locomoción (MacEachern et al., 2012). En la Icnofacies de *Zoophycos* domina la bioturbación en niveles profundos, con estructuras de alimentación con *spreiten* (Buatois y Mángano, 2011). *Zoophycos*, *Chondrites* y *Phycosiphon* son icnogéneros típicos de esta icnofacies, aunque no son exclusivos de ella. *Zoophycos* puede encontrarse también en las Icnofacies de *Cruziana* y *Nereites* (ej., MacEachern et al., 2007a; Dorador et al., 2016). El hecho de incluir al icnogénero homónimo de la icnofacies conlleva a problemas en la inferencia batimétrica en particular en el Paleozoico, relacionado a la migración de la posición batimétrica del icnogénero *Zoophycos*, como se mencionó anteriormente (ver **Sección 4.6.3**). Esto ocurre debido al hecho de que el icnogénero *Zoophycos* ocupa típicamente ambientes marinos poco profundos en el Paleozoico (ej., Sedorko et al., 2021), mientras que la icnofacies a la cual tipifica se la suele asociar con ambientes de mayor profundidad (ej., Bottjer et al., 1988; Miller, 1991). Por otro lado, el problema que subyace a la interpretación etológica de *Zoophycos* dificulta la importancia paleoecológica de la icnofacies (Bromley, 1996; Buatois y Mángano, 2011; MacEachern et al., 2012). Aunque autores sugieren abandonar el uso de esta Icnofacies al menos para el Paleozoico (Miller, 1991), se sigue utilizando. Otro problema relacionado a la asignación de icnoasociaciones a esta icnofacies ocurre cuando las mismas comprenden un único icnotaxón; esto ocurre a menudo en el caso de la Icnofacies de *Zoophycos*, debido a que presenta baja diversidad y carece de icnotaxones exclusivos de esta icnofacies (ej., Miller, 1991).

En un estudio de la icnofauna encontrada en depósitos de ambiente marino profundo, se reconoce con frecuencia a la Icnofacies de *Zoophycos* en depósitos hemipelágicos y en contouritas, coincidiendo con expresiones distales de la Icnofacies de *Cruziana* (MacEachern et al., 2007a; c; Miguez-Salas y Rodríguez-Tovar, 2019; Rodríguez-Tovar, 2022, fig 2). Por otro lado, esta misma caracterización de icnofacies ocurre en los términos arenosos de los depósitos contouríticos, aunque las expresiones de la Icnofacies de *Cruziana* en éstos no son únicamente distales (Rodríguez-Tovar, 2022, tabla 2; Fig. 5.3A).

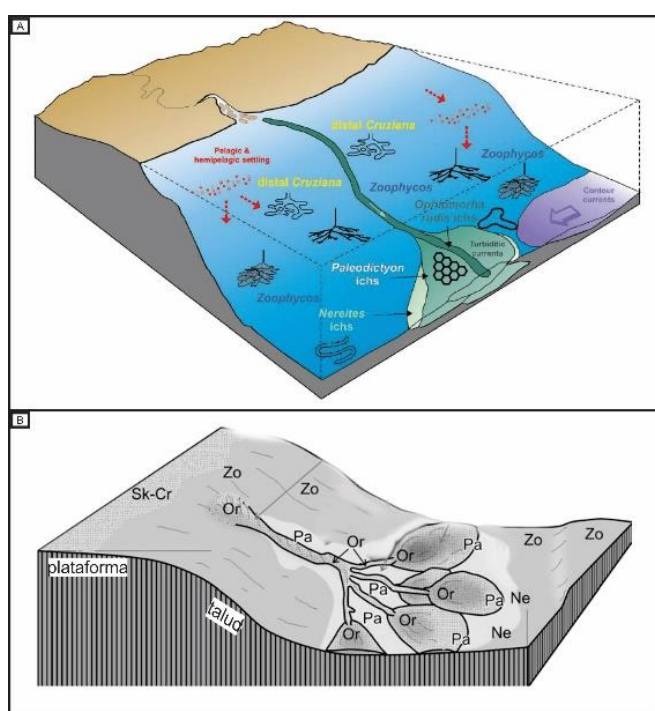


Figura 5.3. A) Distribución de algunas icnofacies marinas: expresión distal de la Icnofacies *Cruziana*, de *Nereites*, y de *Zoophycos* y de las Icnosubfacies de *Nereites* con la representación de icnotaxones en el ambiente marino profundo. Tomado de Rodríguez-Tovar (2022). B) Icnosubfacies de *Nereites*. Modificado de Uchman (2007, fig 15.3). Abreviaciones: Icnofacies de *Skolithos-Cruziana* (Sk-Cr), Icnofacies de *Zoophycos* (Zo), Icnosubfacies de *Paleodictyon* (Pa), Icnosubfacies de *Ophiomorpha rudis* (Or), Icnosubfacies de *Nereites* (Ne).

5.5. La Icnofacies de *Nereites*

5.5.1. Caracterización

La Icnofacies de *Nereites* incluye numerosas y complejas trazas fósiles de pastoreo y de alimentación tanto de tipo detritívora como depositívora (Figs. 5.2; 5.3). Esta icnofacies tipifica depósitos marinos profundos afectados por flujos turbidíticos (Frey et al., 1990; Uchman, 2007; Uchman y Wetzel, 2011) caracterizando a subambientes como plataformas inferiores, cañones submarinos y llanuras abisales (MacEachern et al., 2012; Bendella y Mehadji, 2015). Uchman (2007) analizó ejemplos depositados muy cerca del nivel de la base de olas de tormenta, lo que indica la posibilidad de que existan (al menos) algunas excepciones a la posición batimétrica en el registro fósil del Paleozoico para esta icnofacies. La asociación de trazas fósiles de esta icnofacies se caracteriza por presentar poca profundidad de penetración del sustrato, con una icnodiversidad y abundancia muy alta, pero con una baja densidad de icnotaxones individuales (Buatois y Mángano, 2011; MacEachern et al., 2007). La cantidad de icnotaxones que pueden estar presentes varía de acuerdo a distintos autores, desde 12 (Buatois y Mángano, 2011; Fig. 5.3A) a 16 (MacEachern, 2007; Fig. 5.3B).

La composición icnofaunística de la Icnofacies de *Nereites* en el Paleozoico comprende principalmente icnogéneros como *Oldhamia*, *Dictyodora*, *Nereites* y grafoglíptidos (ej., *Glockerichnus*, *Helminthorhaphe*, *Cosmorhaphe*, *Desmograption*, *Protopaleodictyon*, *Paleodictyon* y *Megagraption*). El icnogénero *Oldhamia* se encuentra restringido al Cámbrico, dominando en los ecosistemas de matas microbianas (ej., Herbolch y Verniers, 2011). Si bien existen algunos registros posteriores asignados a este icnogénero, está discutida su asignación icnotaxonómica (Mángano y Buatois, 2016). *Oldhamia* se registra en secuencias turbidíticas profundas de gran espesor y se la

interpreta como un ejemplo de *undermat mining* (ej., Seilacher, 2007; Buatois y Mángano, 2011).

El registro de *Dictyodora* comienza en el Cámbrico (Benton y Trewin, 1980; Mikuláš, 1993; Stachacz, 2012). Este icnogénero estaba relacionado tradicionalmente con el ambiente marino profundo hasta que se lo registró en ambientes más someros (ej., Stachacz, 2012; De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015b; Jensen et al., 2016). Estos registros llevaron a plantear una migración entre subambientes de *Dictyodora* como se describió anteriormente (**Sección 4.3.12**). A partir de estos hallazgos, es que se pone en cuestionamiento que la presencia del mismo sea un indicador inequívoco de ambientes marinos profundos, sino que puede encontrarse en sustratos fangosos ricos en nutrientes por debajo del nivel de base de olas de tormenta (Muszer, 2020a; b; Gutiérrez et al., 2021b). Esto conlleva a revisar aquellos depósitos que contienen a este icnogénero y, que por el hecho de su presencia fueron interpretados como de ambientes marinos profundos, y en consecuencia asignados a la Icnofacies de *Nereites* (ej., Pek et al., 1978; Benton y Trewin, 1980; Stepanek y Geyer, 1989; Crimes y Crossley, 1991; Yang y Hu, 1992; Muszer, 2020a). Esta icnofacies también se caracteriza por el icnogénero homónimo, *Nereites*, que se encuentra presente en otras Icnofacies como la de *Zoophycos* y la de *Cruziana* (Buatois y Mángano, 2011).

El indicador diagnóstico de la Icnofacies de *Nereites* es la presencia de grafoglíptidos (Frey et al., 1990; MacEachern et al., 2012). Los grafoglíptidos se caracterizan por ser un conjunto de trazas fósiles complejas preservadas en secuencias oligotróficas como hiporelieves positivos en la base de turbiditas (Orr, 2001; ej., Uchman, 2003; Miller, 2014). Sus morfologías son producto de mecanismos utilizados para atrapar a la meiofauna o para cultivar microbios (Uchman, 2003). Estos mecanismos se encuentran asociados a condiciones de restricción de nutrientes en las profundidades

marinas (Seilacher, 1977). En el Cámbrico temprano los grafoglíptidos se registran en facies marinas someras, mientras que para el límite Cambro–Ordovícico se reconoce una migración a facies marinas profundas, relacionada con la disminución de las matas microbianas en el fondo del mar (Crimes y Crossley, 1991; Orr, 2001; Uchman, 2004; Buatois et al., 2009). La presencia de grafoglíptidos en el fondo marino está relacionada con condiciones ambientales estables y uniformes; mientras que fluctuaciones en las condiciones fisicoquímicas limitarían su presencia (Hovikoski et al., 2019). A partir del post-Paleozoico los grafoglíptidos alcanzaron un incremento en el número de icnoespecies lo cual fue reflejo de innovaciones evolutivas para explotar los recursos del fondo del mar (Zhang et al., 2022). A pesar de que desde el Mesozoico hasta la actualidad se los reconoce en ambientes batiales y abisales (ej., Ekdale, 1980; Wetzel, 2008; García-García et al., 2021), existe evidencia de grafoglíptidos en depósitos marinos someros posteriores al Ordovícico (Uchman, 2004; Fürsich et al., 2007; Olivero et al., 2010; De Luca y Basilici, 2013; Malekzadeh y Wetzel, 2020). Estos registros ponen en discusión la migración de los productores de algunas de estas trazas fósiles y/o los ambientes asociados. Además, su presencia en depósitos de prodelta con condiciones eutróficas permite discutir el régimen trófico tolerado por el/los organismo/s productor/es como factor limitante, tal como fue sugerido previamente (Fürsich et al., 2007; De Luca y Basilici, 2013).

La Icnofacies de *Nereites* arquetípica, con su indicador diagnóstico, se establece a partir del Ordovícico en sucesiones de abanicos marinos profundos. El único cambio en su composición icnofaunística es la desaparición de los icnogéneros *Oldhamia* en el Paleozoico y de *Dictyodora* en el post-Paleozoico (Orr, 2001; MacEachern et al., 2007a; Uchman, 2007; Wetzel, 2008; Olivero et al., 2010).

Recientemente, se han estudiado distintos procesos involucrados en la depositación en el ambiente marino profundo, distinguiéndose los flujos hiperpícnicos, los flujos turbidíticos, contouritas y depósitos hemipelágicos, y la relación con las icnoasociaciones de trazas fósiles (ej., Mulder et al., 2008; Stow y Smillie, 2020; Rodríguez-Tovar, 2022). La distribución de la Icnofacies de *Nereites* en el ambiente marino profundo no es uniforme (ej., Rodríguez-Tovar, 2022). La composición icnológica varía de acuerdo a las corrientes de turbidez y en consecuencia en donde se las registra, es decir si las trazas fósiles se encuentran en turbiditas “pre”- o “post-depositacionales”. En el primer caso el grupo de trazas fósiles representa organismos cavadores someros en facies finas (pelita). Es en este tipo de depósitos en donde se encuentran frecuentemente preservados los grafoglíptidos, aunque pueden no estar presentes. Mientras que en el segundo caso, las trazas fósiles post-depositacionales caracterizan organismos cavadores más profundos, relacionados con la colonización de arenas turbidíticas. En estos depósitos se encuentra a icnogéneros como *Chondrites*, *Dictyodora*, *Nereites*, *Ophiomorpha*, *Palaeophycus*, *Phycosiphon*, *Planolites*, *Scolicia*, *Thalassinoides*, *Trichichnus*, y *Zoophycos* (Uchman y Wetzel, 2011). Asimismo, en hiperpícnitas, productos de flujos hiperpícnicos, también es reconocible la icnofacies pero caracterizada por una icnoasociación de productores de trazas depositívoros con icnogéneros como *Nereites*, *Scolicia* y *Phycosiphon*, con poca diversidad de grafoglíptidos (a diferencia de lo que ocurre en depósitos de turbiditas) y con algunos *Chondrites* (Carmona y Ponce, 2012; García-García et al., 2021; Rodríguez-Tovar, 2022, fig 12).

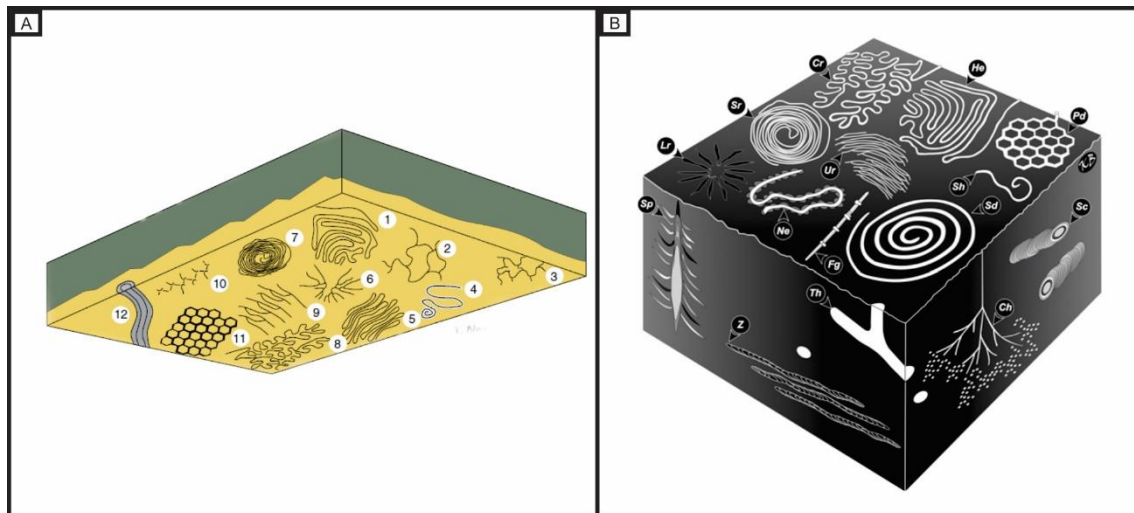


Figura 5.4. Esquemas representativos de la Icnofacies de *Nereites*. A) Se propone que la icnofacies puede presentar 12 icnotaxones. Tomado de Buatois y Mángano (2011, fig. 4.8). B) Se reconoce un mayor número de icnotaxones (16) para esta icnofacies. Tomado de MacEachern (2007, fig. 11). Abreviaturas: *Chondrites* (Ch), *Cosmorhaphes* (8, Cr), *Desmograption* (10), *Fustiglyphus* (Fg), *Glockerichnus* (6), *Helminthorhaphes* (5, He), *Lorenzina* (Lr), *Megagraption* (2), *Nereites* (1, Ne), *Paleodictyon* (11, Pd), *Planolites*, *Scolicia* (12, Sc), *Protopaleodictyon* (3), *Spirodesmos* (Sd), *Spirophycus* (4, Sh), *Spirophyton* (Sp), *Spirorhaphes* (7, Sr), *Thalassinoides* (Th), *Urohelminthoida* (9, Ur), *Zoophycos* (Zo).

5.5.2. Las icnosubfacies de la Icnofacies de *Nereites*

Las icnosubfacies son un subconjunto de icnoasociaciones dentro de las Icnofacies las cuales presentan también una amplia distribución espacial y temporal (Lockley et al., 1987; Bromley, 1990). Las mismas han sido utilizadas mayormente para icnoasociaciones del ambiente marino profundo (ej., Uchman, 2009). Sin embargo, su caracterización y utilización es muy baja en comparación al concepto de icnofacies (MacEachern y Bann, 2020).

La Icnofacies de *Nereites* fue subdividida en las Icnosubfacies *Ophiomorpha rudis*, *Paleodictyon* y la de *Nereites* (Fig. 5.3; Seilacher, 1974; Uchman, 2001, 2004, 2009). La primera caracteriza depósitos de canales y lóbulos proximales de abanicos

submarinos y está compuesta por pocos icnotaxones dentro de los cuales se reconoce como principales a *Ophiomorpha rudis*, *O. annulata*, y *Scolicia* y, accesoriamente *Nereites irregularis*, *Chondrites* y unos pocos grafoglíptidos (Uchman, 2009; Buatois y Mángano, 2011). La misma se reconoce desde el Titoniano (Jurásico tardío), a partir de que su icnotaxón diagnóstico aparece por primera vez en depósitos de *flysch* (Tchoumatchenco y Uchman, 2001; Uchman, 2007). Por otro lado, la Icnosubfacies de *Nereites* está dominada por icnotaxones producidos por organismos usualmente interpretados como depositívoros, tales como *Nereites*, *Phycosiphon*, *Dictyodora* y *Zoophycos* (Wetzel y Uchman, 2012). Esta icnosubfacies tipifica el sector más distal de los sistemas de turbiditas que se caracterizan por presentar intercalaciones muy finas de areniscas y pelitas (Seilacher, 1974; Fig. 5.3). La Icnosubfacies de *Paleodictyon* representa el sector más proximal del sistema donde se reconocen las bases de los bancos con grafoglíptidos (ej., *Paleodictyon*, *Helicolithus*, *Urohelminthoida*, *Desmograpton*). Si bien estas icnosubfacies están diferenciadas por los subambientes depositacionales, algunos autores proponen que las diferencias se deben a los niveles de oxigenación (Orr, 1995). La tendencia batimétrica (de mayor a menor profundidad) se observa en la sucesión de las Icnosubfacies *Nereites-Paleodictyon-Ophiomorpha rudis* (MacEachern et al., 2007a; c).

Las tres icnosubfacies están bien reconocidas para ejemplos del Mesozoico y del Cenozoico en depósitos turbidíticos, pero sólo dos de ellas (las Icnosubfacies de *Ophiomorpha rudis* y de *Nereites*) se han registrado en depósitos relacionados con flujos hiperpícnicos (Rodríguez-Tovar, 2022, fig 12). En contraposición, en el Paleozoico existen pocos ejemplos en la literatura donde se reconocen (Uchman, 2005), razón por la cual su aplicación es discutible (MacEachern y Bann., 2020).

5.5.3. La Icnofacies de *Nereites* y sus variaciones al modelo arquetípico a lo largo del Fanerozoico

La icnofacies de *Nereites* ha experimentado cambios a lo largo del Fanerozoico, incluyendo la disminución progresiva del tamaño de sus componentes, el aumento de la diversidad y el incremento del grado de complejidad de algunas trazas fósiles (ej., Seilacher, 1974, 1977; Uchman, 2003, 2004; Buatois y Mángano, 2011). Asimismo, se registra en distintas facies, lo que le confiere distintas asignaciones batimétricas en el tiempo (ej., Olivero et al., 2010; Muszer, 2020a; Gutiérrez et al., 2021b).

Los primeros registros de la Icnofacies de *Nereites* son de ambiente marino profundo en el Vendiano-Cámbrico. Se caracterizaban por presentar una asociación icnoespecífica poco diversa, con trazas fósiles relacionadas con excavadores poco profundos y trazas fósiles epifaunales, siendo muy comunes los icnofósiles relacionados con artrópodos (Orr, 2001; Buatois y Mángano, 2003; Seilacher et al., 2005). Las categorías etológicas de *Agrichnia* y *Pasichnia* (más sofisticadas) están ausentes. Además, los icnofósiles relacionados a las estrategias de alimentación asociadas con las matas microbianas (como *Oldhamia*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*, etc.) persistieron en las profundidades marinas tras la revolución agronómica que tuvo lugar en los ambientes de aguas someras (MacNaughton et al., 2000; Buatois y Mángano, 2003; Uchman, 2007; Liu et al., 2010). Las icnofaunas marinas profundas del Cámbrico son notablemente diferentes de sus homólogas más jóvenes, y no presentan las características diagnósticas de la icnofacies de *Nereites* (Orr, 2001; Buatois y Mángano, 2003). Como consecuencia de esto, algunos autores discuten la asignación de las mismas a la Icnofacies de *Nereites* (ej., Stachacz, 2012).

A partir del Ordovícico, existe un aumento en la icnodiversidad en el ambiente marino profundo fijando al arquetipo de la Icnofacies de *Nereites* (Frey y Seilacher, 1980;

Pickerill, 1981; Crimes et al., 1992; Orr, 1996; Orr et al., 1996; Mángano y Droser, 2004; Uchman, 2004; Buatois et al., 2009). Los grafoglíptidos aumentan su icnodiversidad y, además, hay un incremento en los registros de *Dictyodora*; normalmente se los encuentra en la misma icnoasociación en ambientes marinos profundos (Benton, 1982a; Chlupáč, 1997; Orr, 2001; Uchman, 2004, 2007; Uchman et al., 2005; Reynolds, 2015; Smelror et al., 2022). Si bien la mayoría de las sucesiones portadoras de estas icnoasociaciones se interpretaron como ambientes marinos profundos, existen casos en donde la batimetría no está resuelta o bien es más somera (Benton, 1982a; Jensen et al., 2016).

Asimismo, existen otros casos en el Paleozoico inferior donde la icnoasociación se aleja del arquetipo por la ausencia de icnofósiles con categorías etológicas diagnósticas (por ejemplo, *Agrichnia*) y grafoglíptidos, pero donde se encuentran otros icnotaxones (ej., *Dictyodora*) (ej., Mikuláš, 1993; Orr, 1996). Una explicación a esto es que la batimetría de esas sucesiones es más somera, y eso no favorece la presencia de grafoglíptidos (Seilacher, 1974). Otros casos son aquellos en donde sí se encuentran grafoglíptidos, pero los icnogéneros característicos del Paleozoico como *Dictyodora* no se encuentran representados (McCann, 1990; Crimes y Crossley, 1991; Orr y Pickerill, 1995). En los casos mencionados se denomina a la icnoasociación como una Icnofacies de *Nereites* empobrecida o que se aleja del modelo, o bien se la asigna a otras icnofacies.

En el Paleozoico medio son pocos los registros arquetípicos de esta icnofacies (Yang y Hu, 1992; Bendella y Mehadji, 2015). A pesar de esto, la Icnofacies de *Nereites* se registra diferenciándose del modelo arquetípico de diferentes formas. Por ejemplo, se encuentra en otras batimetrías, en facies de talud continental (Pickerill et al., 1987), en facies de prodelta (De Luca y Basilici, 2013), o bien en facies de tipo turbidítico, pero con indicadores de profundidad más someras como ser fauna marina autóctona de aguas poco profundas (Benton, 1982a, p 120). Otros ejemplos están dados cuando su indicador

diagnóstico está ausente (Pazos et al., 2015a; b; Gutiérrez et al., 2021b). Otras icnoasociaciones con algunos componentes de la icnofacies de *Nereites* son asignados a otras icnofacies, aunque tampoco pertenecen al arquetipo de las mismas. Por ejemplo, en algunos casos se asignan a las icnoasociaciones a la Icnofacies distal de *Cruziana*, que se encuentran en facies de plataforma (Frey y Chowns, 1972; Chowns y Rindsberg, 2015), mientras otras lo asignan a casos de transición entre las Icnofacies de *Nereites* y *Zoophycos* (Shi et al., 2009). Dentro de estos ejemplos, son menos aun los trabajos en los que se asocia a la Icnofacies de *Nereites* con ESIAM, siendo la excepción las icnoasociaciones del oeste de Gondwana (De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015a; b; Davies et al., 2016; Gutiérrez et al., 2021b).

En el Carbonífero, se registra un pico de icnodiversidad en el ambiente marino profundo (Orr, 2001; Uchman, 2004) encontrándose todos los componentes de la icnofacies arquetípica (Pek et al., 1978; Benton, 1982a; Mikuláš et al., 2002; Baucon y Neto de Carvalho, 2008; Kováček y Lehotský, 2016; Lehotský, 2016), aunque existen ejemplos en donde el indicador diagnóstico está ausente en facies marinas profundas (Orr, 1994; Orr et al., 1996; Fan y Gong, 2016). Asimismo, icnoasociaciones con icnotaxones como *Dictyodora* y *Nereites* en facies de prodelta han sido asignados a la Icnofacies de *Nereites* (Muszer, 2020a). Como así también se ha asignado a esta icnofacies otra icnoasociación, en facies de plataforma por debajo del nivel de base de olas de tormenta, con *Dictyodora* y ESIAM pero sin *Nereites* ni grafoglíptidos (Muszer, 2020b). Existen otros ejemplos carboníferos en la literatura en donde se asigna a icnoasociaciones como icnofacies transicionales (Bábek et al., 2004). En el Pérmico existe una única icnoasociación que contiene *Dictyodora* pero en ausencia de grafoglíptidos. Esta icnoasociación es asignada a la Icnofacies empobrecida de *Nereites* por Zhang et al. (2020), mientras que otras icnoasociaciones de esta edad que presentan los icnotaxones

característicos (sin *Dictyodora*) son asignados a la Icnofacies de *Nereites* (ej., Kozur et al., 1996; Ding et al., 2021). A fines del Paleozoico los icnogéneros típicos como *Dictyodora* y *Spirodesmos* desaparecen (Uchman, 2004).

Desde el Mesozoico, la Icnofacies de *Nereites* no presenta grandes cambios en su composición icnofaunística, encontrándose en un rango batimétrico más profundo (ej., Wetzel et al., 2007; Cabrera et al., 2008; Rodríguez-Tovar et al., 2020b; Uchman et al., 2020; García-García et al., 2021) con la excepción de pocos casos en donde se la encuentra en depósitos someros (ej., Olivero et al., 2010; Kikuchi, 2018). Estos casos están asociados a la presencia de *Paleodictyon* en facies someras. Es a partir del Mesozoico que el reconocimiento de icnosubfacies es llevada a cabo frecuentemente ya que las mismas son claramente reconocibles (Heard y Pickering, 2007; Wetzel et al., 2007; Bayet-Goll et al., 2014; Adserá et al., 2020; Rodríguez-Tovar et al., 2020a; Miguez-Salas et al., 2021).

Con todo, a pesar de las posibles variaciones a lo largo del Fanerozoico, se ha dicho que la Icnofacies de *Nereites* es menos equívoca que cualquier otra icnofacies para inferencias batimétricas (MacEachern et al., 2007a).

5.5.4. Posibles causas de icnoasociaciones alejadas de la Icnofacies de *Nereites* arquetípica

La asignación de icnoasociaciones a la Icnofacies de *Nereites* pueden alejarse del modelo arquetípico por varias causas que se detallan a continuación:

- *La ausencia del indicador diagnóstico: los grafoglíptidos.*

Los grafoglíptidos presentan un bajo potencial de fosilización (ej., Seilacher, 1977) y requieren de ciertas condiciones ambientales para desarrollarse y preservarse. Los grafoglíptidos son trazas fósiles que presentan poca penetración dentro del sustrato y se caracterizan por presentar comportamientos relacionados a una baja disponibilidad de nutrientes en condiciones estables (Seilacher, 1977; Uchman, 2003; Miller, 2014). Es por esto por lo que generalmente se los encuentra en la base de depósitos turbidíticos o hiperpícnicos, aunque en estos últimos no son tan frecuentes (Wetzel y Uchman, 1998; Uchman, 2004; Fürsich et al., 2007; Rodríguez-Tovar, 2022). Los grafoglíptidos se conservan principalmente en semirrelieve debido a que los sistemas que desarrollan son poco profundos (Uchman y Wetzel, 2011, 2012; Wetzel y Uchman, 2012). El hecho de no encontrar grafoglíptidos en una icnoasociación puede deberse a múltiples factores. Entre las posibles causas de su ausencia pueden mencionarse con cuestiones tafonómicas, con la diversidad y la abundancia del grupo en determinado periodo, o por las condiciones ecológicas necesarias para que se desarrollen (ej., presencia de matas microbianas) e indirectamente con la batimetría (ej., Uchman, 2003; Pazos et al., 2015a). Existen en la literatura numerosos ejemplos de distintos períodos en donde se asignan icnoasociaciones a esta icnofacies en ausencia de grafoglíptidos (Pazos et al., 2015b; Muszer, 2020a).

- *Una icnoasociación que, por su composición, es asignable a más de una icnofacies: componentes no diagnósticos.*

Se trata del caso en el que la asociación de trazas fósiles comprende icnogéneros que podrían estar presentes en dos o más icnofacies. Es más común que esto ocurra cuando es baja la icnodiversidad de la icnoasociación. En el caso de la Icnofacies de *Nereites*, generalmente ocurre esta baja icnodiversidad en ausencia de grafoglíptidos, es decir, de sus componentes más diagnósticos. En estos casos se utilizan términos como “icnofacies empobrecida/transicionales” (ver **Sección 5.5.3**), es decir que se presenta esos casos como “alejados” del modelo. Esto conlleva una sobrerrepresentación de la icnofacies en la literatura cuando, en realidad, podría tratarse de ejemplo de transición entre icnofacies. Este último caso se observa con casos transicionales entre las Icnofacies de *Zoophycos* y *Nereites* (Zapletal y Pek, 1999; Bábek et al., 2004; Shi et al., 2009).

- *Interpretación de depósitos turbidíticos como depósitos de flysch (Indicadores batimétricos erróneos)*

Las interpretaciones batimétricas basadas en la atribución a una determinada icnofacies deben tomarse con cautela, especialmente cuando van acompañadas del uso de turbiditas como sinónimo de depósitos de abanicos submarinos. Las turbiditas son el resultado de un proceso sedimentario, no un indicador batimétrico, y se dan en diferentes escenarios depositacionales (por ejemplo, sistemas deltaicos) y batimétricos (ej., Pazos, 2002). Términos como "mar profundo" o "aguas profundas" se emplean para apoyar el registro de depósitos de tipo *flysch*; sin embargo, esos términos tienen un origen relacionado con la tectónica (el relleno de cuencas de antepaís), más que una implicación puramente batimétrica (Einsele, 2000).

- *Inferencia batimétrica a partir de icnoasociaciones que contienen icnogéneros que “migran”.*

Varios de los icnotaxones que componen las diferentes icnofacies presentan distintas distribuciones batimétricas a lo largo del Fanerozoico. En particular la migración del icnogénero *Zoophycos* es bien reconocido, encontrándose en facies de plataforma somera y profunda en el Paleozoico y en facies abisales desde el Jurásico Temprano (ver **Sección 3.6.3**). Si bien *Zoophycos* es un icnogénero transversal a varias icnofacies, y es bien reconocida su posición batimétrica en el tiempo, existen otros icnotaxones que caracterizan la Icnofacies de *Nereites* cuyos cambios en la profundidad que se registran fueron reconocidos recientemente (Fürsich et al., 2007; De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015b; Malekzadeh y Wetzel, 2020; Muszer, 2020a; Gutiérrez et al., 2021b) . Un ejemplo de esto es el caso de *Dictyodora*, que fue interpretado inequívocamente como un icnogénero de facies marinas profundas. Tradicionalmente, en las icnoasociaciones en donde el icnogénero estaba presente se infería que los depósitos debían interpretarse como marinos profundos. Posteriormente se encontró a *Dictyodora* en depósitos de facies más someras (ver **Sección 3.3.13**), con lo cual el hallazgo del icnogénero en sí mismo ya no es un indicador directo de facies marinas profundas. Algo similar a lo que ocurre con *Dictyodora* es el caso del grafoglíptido *Paleodictyon*, que suele preservarse en la base de turbiditas marinas profundas y es un miembro diagnóstico de la Icnofacies de *Nereites* (ej., Chamberlain, 1971a; b; Seilacher, 1977; McCann y Pickerill, 1988; McCann, 1990; Uchman, 1995, 2003). A pesar de esto, el rango batimétrico de este icnogénero no es uniforme, encontrándose en facies de plataforma con otros icnotaxones asignables a la Icnofacies de *Nereites*, o bien en asociación con otras trazas fósiles relacionadas con alimentación depositívora siendo asignable a otras icnofacies como por ejemplo de *Cruziana* (Orr, 2001; Fürsich et al., 2007; Metz, 2012; Malekzadeh y Wetzel, 2020; Feng

et al., 2021; Ghaedi et al., 2022). En el Paleozoico se lo registra tanto en facies de plataforma somera (ej., Crimes y Anderson, 1985; Pek et al., 1994) como en facies profundas (Miller, 1991; Crimes et al., 1992). Algunos autores sugieren que la migración de *Paleodictyon* hacia mayores profundidades ocurrió en el Cámbrico (ej., Miller, 1991; Crimes et al., 1992) mientras que otros lo extienden hacia el límite Cámbrico—Ordovícico (Seilacher, 1977, 1986; Crimes y Fedonkin, 1994; Orr lan 2010, 2001). Sin embargo, existen registros en facies someras desde el Devónico hasta el Cenozoico (Lan y Chen, 2010; Olivero et al., 2010; Metz, 2012; Kikuchi, 2018). Actualmente se lo registra en hemipelagitas (Ekdale, 1980; Rona et al., 2009; Przeslawski et al., 2012; Durden et al., 2017; Miguez-Salas et al., 2023).

En conclusión, el hecho de encontrar icnogéneros típicos de la Icnofacies de *Nereites* como *Dictyodora* y *Paleodictyon* no implica que la interpretación de los depósitos asociados tenga que ser de ambiente marino profundo de manera inequívoca.

5.6. Icnosociaciones en la Formación Río Seco de los Castaños

El contenido icnológico de la unidad está representado mayormente por trazas fósiles sofisticadas de pastoreo y alimentación tanto de organismos detritívoros como depositívoros, principalmente *Nereites*, *Dictyodora* y *Zoophycos* (Figs. 2.4, 3.57, 5.5; Tabla 3.1). Además, se encontró criptobioturbación asociada a la actividad de la meiofauna (Figs. 2.4, 4.4, 4.11). Se describen cuatro icnosociaciones para los intervalos que contienen las trazas fósiles en la Localidad 1 (Fig. 5.5):

5.6.1. Icnosociación A

Esta icnosociación es la más diversa tanto a nivel icnogénico como icnoespecífico. Contiene 23 icnotaxones, incluidos los descritos por Pazos et al. (2015a, b) y Gutiérrez et al. (2021). *Dictyodora* y *Nereites* son dominantes, seguidas de *Zoophycos*. *Chondrites targionii* y *Chondrites intricatus* también aparecen subordinados en esta icnosociación. Los *Zoophycos* de mayor tamaño de la unidad se registran aquí. Todas las icnoespecies de *Dictyodora* y *Nereites* registradas en la unidad están presentes en esta icnosociación *D. atuelica*, *D. scotica*, *D. silurica*, *D. tenuis*, *D. zimmermani*, *D. liebeana?*, *N. cambriensis*, *N. irregularis*, *N. jacksoni*, *N. macleayii*, *N. missouriensis* y *N. pugnus*. También se incluyen algunos ejemplares de *Gordia* isp., *Helminthoidichnites* isp., e *Undichnia?*. Esta icnosociación está acompañada de ESIAM y se encuentra en las Asociaciones de Facies 2a y 2b de la sección inferior de la Localidad 1 (Figs. 2.4, 5.5A).

5.6.2. Icnosociación B

Esta icnosociación es poco diversa, con sólo 4 icnotaxones, siendo dos los de mayor representación: *Zoophycos* y *Chondrites*. *Rhizocorallium commune?* y *Taenidium* isp. se encuentran como elementos subordinados. Los ejemplares de *Zoophycos* tienen menos de la mitad del tamaño que los registrados en la icnosociación A. Esta icnosociación es la única que no está acompañada por ESIAM. Se encuentra en la Asociación de Facies 2b en el tope de la sección inferior (Figs. 2.4, 5.5B).

5.6.3. Icnosociación C

Esta icnosociación presenta una icnodisparidad moderada (8 icnotaxones), con tres icnoespecies de *Dictyodora* (*D. tenuis*, *D. atuelica*, *D. scotica* y *D. zimmermani*), dos icnoespecies de *Nereites* (*N. cambriensis* y *N. missouriensis*) y registros de *Chondrites* isp., *Chondrites intricatus* y *Zoophycos* isp. Hay un dominio notable de *Nereites* en

algunos niveles mientras que *Dictyodora* domina en otros. La abundancia de estas trazas es mucho menor que en la icnoasociación A. La icnoasociación C se encuentra en la Asociación de Facies 2b de la sección superior y también se encuentra acompañada de ESIAM.

5.6.4. Icnoasociación D

Esta icnoasociación es poco diversa (5 icnotaxones) y de baja abundancia. Los ejemplares de *Nereites missouriensis* dominan esta icnoasociación junto con *Gordia* isp. y *Helminthoidichnites* isp. mientras que sólo se registra un ejemplar de *Chondrites?* de pobre preservación y un ejemplar de *Thalassinoides* isp. Esta icnoasociación se encuentra acompañada por ESIAM en la Asociación de Facies 2a, en la parte superior de la sección superior.

Aunque no se definieron icnoasociaciones para el resto de las localidades, dado que no están contextualizadas sedimentológica y estratigráficamente se puede mencionar que el contenido icnológico hallado en la Localidad 2 se asemeja a la Icnoasociación C con la diferencia de la presencia de *Arthropycus?*. Por otro lado, el contenido icnológico de la Localidad 3 se asemeja al de la icnoasociación A, pero con menor abundancia.

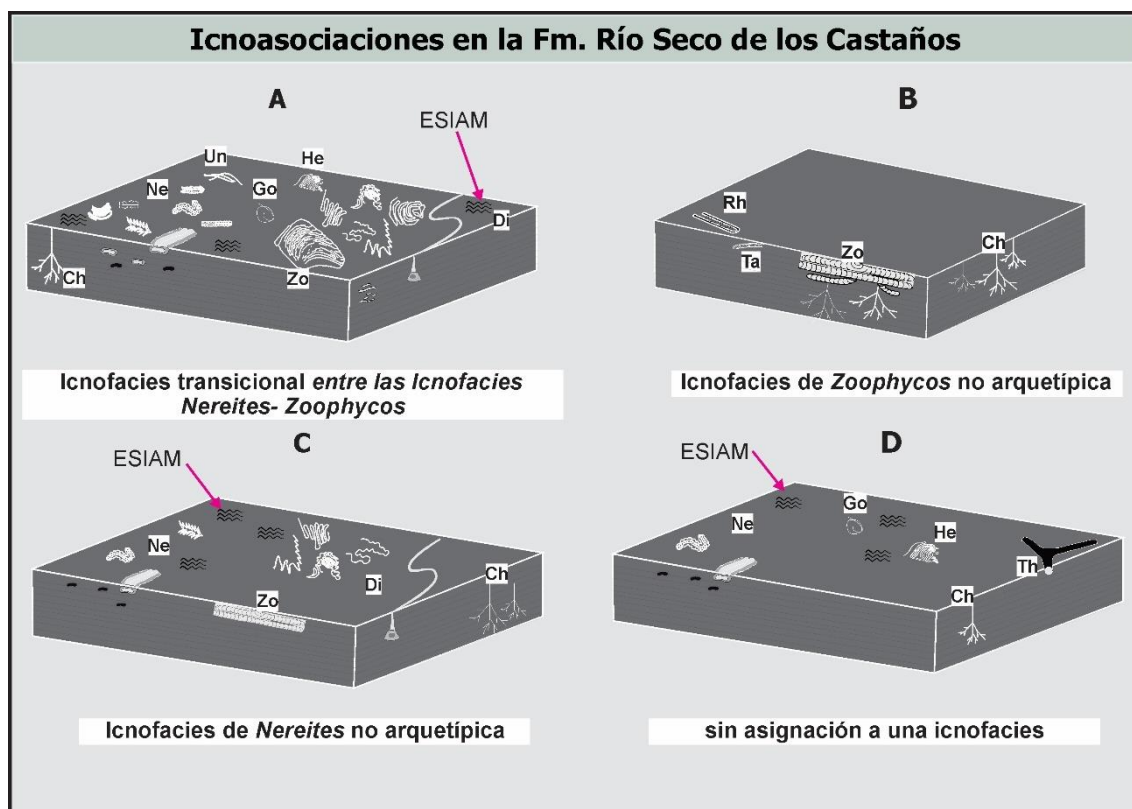


Figura 5.5. Esquemas de las Icnosociaciones (A-D) presentes en la Localidad 1 de la Formación Río Seco de los Castaños. La Localidad 2 se asemeja a la Icnosociación C con la diferencia de la presencia de *Arthropycus*?. Localidad 3 se asemeja al de la icnosociación A, con menor abundancia. Se asigna a la Icnosociación A una Icnofacies transicional entre las Icnofacies de *Nereites* y *Zoophycos*. La Icnosociación B es asignada a una Icnofacies no arquetípica de *Zoophycos* mientras que la Icnosociación C representa una Icnofacies no arquetípica de *Nereites*. A la Icnosociación D no se le asigna ninguna icnofacies. Abreviaturas: Estructuras sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM), *Chondrites* (Ch), *Dictyodora* (Di), *Gordia* (Go), *Helminthoidichnites* (He), *Nereites* (Ne), *Thalassinoides* (Th), *Undichnia*? (Un), *Zoophycos* (Zo).

5.7. El Modelo de Icnofacies en la Formación Río Seco de los Castaños

Los únicos estudios previos que asignan el contenido icnológico de esta unidad a una icnofacies, lo hacen a la Icnofacies de *Nereites-Mermia* (sic Manassero et al., 2009) para la Localidad 1, o a la Icnofacies de *Nereites* (Pazos et al., 2015a) para la Localidad 1 y 2, o a la Icnofacies de *Cruziana* para las Localidades 4 y 5 (Figs. 2.2A; Poiré et al., 2002). En estas dos localidades la formación fue interpretada como depositada en un sistema deltaico cercano al borde de la cuenca (Manassero et al., 2009, fig 16).

En las localidades de estudio (1 a 3) se reconocieron un total de 24 icnotaxones, incluyendo 11 icnogéneros. En la Localidad 1 se reconocen 4 icnoasociaciones (A, B, C, D; Figs. 2.4, 5.5). Mientras que por un lado el contenido icnológico de la Localidad 2 se asemeja a la Icnofacies C, por el otro el contenido icnológico de la Localidad 3 es asignable a la Icnofacies A (aunque los icnotaxones presenten menor abundancia). La Icnofacies A se caracteriza por tener la mayor abundancia y diversidad observadas, con una dominancia de estructuras poco profundas de pastoreo de organismos detritívoros-depositívoros (*Dictyodora* y *Nereites*), algunas estructuras de pastoreo (*Gordia* isp. y *Helminthoidichnites* isp.; Pazos et al., 2015a), y pocos icnotaxones de niveles profundos dentro del sustrato (*Zoophycos* y *Chondrites*). Por tanto, no se justifica una asignación a la Icnofacies de *Zoophycos* (MacEachern et al., 2012; Tabla 5.1).

En contraposición, la ausencia de grafoglíptidos hace cuestionable la asignación a la Icnofacies de *Nereites* ya que éstos se consideran el indicador diagnóstico (Frey y Seilacher, 1980; MacEachern et al., 2007c, 2012). Sin embargo, la ausencia de los mismos no ha limitado la asignación a esta icnofacies en otros ejemplos paleozoicos (ver **Sección 4.2**). La icnodiversidad alta descrita para la Icnofacies de *Nereites* se atribuye a la alta icnodisparidad representada por el *bauplan* de grafoglíptidos (Buatois y Mángano, 2013). La presencia de 10 icnotaxones es muy cercana a la icnodiversidad

prevista para esta icnofacies (12 icnogéneros según Buatois y Mángano, 2011, o 16 según MacEachern et al., 2007). La diferencia puede explicarse justamente por la ausencia de grafoglíptidos en la sucesión. Por otro lado, se aleja de lo esperable para la Icnofacies de *Zoophycos* (3 icnogéneros Buatois y Mángano, 2011 u 8 MacEachern et al., 2007a). La razón de la ausencia de grafoglíptidos en la unidad ha sido discutida en Pazos et al. (2015a), principalmente en términos de batimetría y co-ocurrencia con matas microbianas. Otra posibilidad es que no se hayan dado los requisitos para su preservación. Por ejemplo, las corrientes de turbidez con el consiguiente aporte de materia orgánica podrían limitar el establecimiento de estrategias de cultivo complejas (Wetzel y Uchman, 1998; Buatois y Mángano, 2011). Los grafoglíptidos se incluyeron en la Icnosubfacies de *Paleodictyon* y *Ophiomorpha rudis* y no en la Icnosubfacies de *Nereites*, mientras que esta última incluye a *Nereites* y *Dictyodora*, pero también a *Zoophycos* (Seilacher, 1974; Uchman, 2001). Por lo tanto, la Icnosociación A podría asemejarse más a las características esperadas para la Icnosubfacies de *Nereites* pero dada la problemática planteada respecto a la asignación de icnosubfacies en el Paleozoico (**Sección 5.5.2**) se descarta el uso de las mismas en esta Tesis, refutando la hipótesis guía de la misma (ver **Sección 1.2**). La Icnosociación A también sería similar a una asociación de trazas fósiles de otra unidad del Silúrico tardío en Gondwana oriental en donde las características etológicas presentes son una combinación de las Icnofacies de *Nereites* y *Zoophycos* (Shi et al., 2009). Otro ejemplo ocurre en el Carbonífero inferior de Polonia, en una icnosociación que incluye grafoglíptidos, *Dictyodora*, *Chondrites*, *Zoophycos*, *Phycosiphon*, etc. y se considera un caso transicional entre las Icnofacies de *Zoophycos*-*Nereites* (Bábek et al., 2004). Asimismo, en otra unidad del Mississippiano de Polonia se han descripto caracteres mixtos que podrían indicar transiciones entre las Icnofacies de *Cruziana*, *Zoophycos* y *Nereites*, pero en este caso sin grafoglíptidos (Muszer, 2020b).

Por lo tanto, basándose únicamente en la información icnológica, podría interpretarse a esta icnoasociación como una expresión transicional entre las Icnofacies de *Nereites* y *Zoophycos* (Fig. 5.5A).

En la Icnasociación B, *Zoophycos* y *Chondrites* son los icnotaxones más abundantes. La disminución del tamaño de *Zoophycos* entre las dos Icnasociaciones (A y B) podría indicar una disminución en la oxigenación o una disminución en la disponibilidad de nutrientes (ej., Savrda y Bottjer, 1991; Boyer y Droser, 2011; Wetzel y Uchman, 2012; Sedorko et al., 2018b) en el tope de la sección inferior. Estos icnotaxones característicos de niveles profundos, producidos por organismos depositívoros/detrítívoros o agricultores y, la baja icnodiversidad coinciden con las características de la Icnofacies de *Zoophycos*. A pesar de que la abundancia de *Zoophycos* en la icnofacies homónima es característica (Buatois y Mángano, 2011), la baja densidad de *Zoophycos*, tal como ocurre en esta icnoasociación, no es inusual en los registros paleozoicos (Miller, 1991). Además, *Zoophycos* y *Chondrites* también se encuentran presentes en otras icnofacies, como la Icnofacies distal de *Cruziana* (ej., Seilacher, 2007; Kotake, 2014; Zhang et al., 2015; Sedorko et al., 2018a). *Chondrites* se registra mayoritariamente en depósitos asignables a la Icnofacies de *Nereites* (McIlroy, 2008; Knaust, 2017). *Zoophycos* también puede encontrarse localmente dentro de depósitos asignables a la Icnofacies de *Nereites* (MacEachern et al., 2007a; c, 2012). Por lo mencionado, y considerando el contenido icnológico se asigna esta icnoasociación a una Icnofacies de *Zoophycos* no arquetípica (Fig. 5.5B).

La Icnasociación C es la más baja en icnodiversidad y abundancia. Esta icnoasociación junto con D no contienen a *Zoophycos*. Por lo tanto, basándose únicamente en la información icnológica, podría interpretarse para este conjunto una expresión no arquetípica de la Icnofacies de *Nereites* (ej., Muszer, 2020a).

La Icnosociación D, sin embargo, aparte de algunos *Chondrites*? mal preservados y un solo ejemplar de *Thalassinoides*, sólo muestra *Nereites missouriensis* en abundancia e icnotaxones de pastoreo (*Gordia* isp. y *Helminthoidichnites*), y se considera que no se justifica una discusión sobre una posible asignación a una icnofacies.

Según lo que se infiere para los icnotaxones componentes de las icnosociaciones en su conjunto, hay un predominio de estructuras de alimentación depositívoras y detritívoras, y también estrategias de alimentación ligadas con matas microbianas. Estas estructuras no representan el grado de sofisticación esperable, y esto se debe a que los grafoglíptidos están ausentes. Sin embargo, el icnogénero *Dictyodora* presenta estrategias complejas de alimentación. Por otro lado, la icnodiversidad de la unidad es alta, presentando 11 icnogéneros, aunque es menor a lo esperable para una Icnofacies de *Nereites* arquetípica (12 a 16 icnogéneros) sin embargo, la abundancia es alta. Si se considera todo el contenido icnológico de la unidad (Localidades 1, 2 y 3) podría definirse como un ejemplo no arquetípico de la Icnofacies de *Nereites* en el Paleozoico medio, con la particularidad de encontrarse en asociación con matas microbianas (Fig. 5.6), lo cual no es frecuente en la literatura ya como se mencionó anteriormente.

El registro del icnogénero *Zoophycos* en depósitos de esta edad restringe los intervalos que contienen *Zoophycos* (en las Localidades 1 y 3) a la depositación por encima del talud (plataforma). Esto es consistente con la evidencia tanto de criptobioturbación, la cual es frecuente en tempestitas (ej., Gingras et al., 2008) como así también de la presencia de matas microbianas y biopelículas en la unidad que se desarrollan en estas batimetrías (ej., Mata y Bottjer, 2009; Bayet-Goll y Daraei, 2020; Noffke et al., 2022a) y las propias estructuras sedimentarias de oleaje de tormenta. Los registros de ESIAM en asociación con la Icnofacies de *Nereites* son escasos. Esto puede

deberse a que en las sucesiones en donde generalmente se registra la Icnofacies de *Nereites* arquetípica no es esperable encontrar este tipo de estructuras. Sin embargo, en el Paleozoico medio—tardío se encuentra esta combinación (ej., De Luca y Basilici, 2013; Pazos et al., 2015a; Muszer, 2020a), la cual pone en manifiesto el problema de caracterizar a la Icnofacies de *Nereites* como diagnóstica de ambientes marinos profundos sin realizar un análisis sedimentológico detallado. Asimismo, el relevamiento de ESIAM en estudios icnológicos ha cobrado relevancia recientemente con lo cual es muy probable que estén subrepresentados ejemplos de ESIAM en asociación con la Icnofacies de *Nereites*, por ejemplo en Delgado (1910, pl. 28, pl. 31, fig. 4, pl. 39). Si bien en el Paleozoico medio se reconocen en otras icnofacies como la Icnofacies de *Cruziana* tanto en arquetípicas como en distales (ej., Davies et al., 2006; Gaillard y Racheboeuf, 2006; Calner y Eriksson, 2012) y en Icnofacies transicionales de *Skolithos*- *Cruziana* (ej., Hillier y Morrissey, 2010).

La interpretación batimétrica de la Formación Río Seco de los Castaños de finales del Silúrico— Devónico Temprano depositada en una plataforma por encima del nivel de base de olas de tormenta está dada no solamente teniendo en cuenta el contenido icnológico, sino también por evidencias sedimentológicas (**Capítulo 2**). Esta interpretación es más coincidente con la posición esperada para la Icnofacies de *Zoophycos*, o incluso para la Icnofacies de *Cruziana* (ya que ciertos niveles se depositaron por encima del nivel de base de olas de buen tiempo, aunque el contenido icnológico no es asignable a ésta) más que para ambientes marinos profundos, tradicionalmente asociados a la Icnofacies de *Nereites* (MacEachern et al., 2012).

Considerando las dos líneas de evidencia de esta Tesis, la sedimentológica, desarrollada en los **Capítulos 2 y 4**, y la icnológica, desarrollada en el **Capítulo 3**, como así también la interrelación de ambas en este capítulo, el contenido icnológico total de la

unidad no concuerda con los modelos arquetípicos de ninguna de las icnofacies consideradas (de *Nereites* y de *Zoophycos*). Este ejemplo sería un caso más en donde el contenido icnológico de la unidad representa una transición entre dos modelos de icnofacies (Icnofacies de *Zoophycos* y de *Nereites*; figura 5.5; **Sección 5.5.3**), en particular, en un ambiente de plataforma por encima del nivel de base de olas de tormenta. En función de los resultados de esta Tesis, la discusión respecto de posibles asignaciones a una icnofacies se considera más relevante al nivel de las cuatro icnoasociaciones descritas, tal como se detalla en párrafos anteriores y en la Figura 5.5.

CONSIDERACIONES FINALES

CAPÍTULO 6



En esta Tesis se desarrollaron análisis estratigráficos, sedimentológicos e icnológicos para la Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico tardío—Devónico Temprano). El análisis estratigráfico y sedimentológico fue necesario para contextualizar en detalle a los icnofósiles con el fin de realizar una asignación icnofacial. La cantidad y calidad del material icnológico hallado permitió realizar un análisis icnosistemático y un modelo tridimensional de uno de los icnogéneros hallados.

En la Localidad 1 de la unidad estudiada se reconocen dos secciones (inferior y superior) limitadas por una superficie marcadamente erosiva, resultante de una caída relativa del nivel del mar. Se reinterpreta a los depósitos de la sección inferior, tradicionalmente interpretados como un abanico submarino o un delta continuo, como depósitos de lóbulos gravitacionales en un contexto batimétrico de plataforma. En este medio depositacional se registran estructuras de corriente, de flujos combinados y de tormenta que indican sedimentación por encima del nivel de base de olas de tormenta. La sección superior, incompleta, probablemente representa una parte menor de un sistema deltaico a gran escala. Hacia el techo se reconocen depósitos de descargas fluviales con fragmentos de plantas y niveles de carbón, que confirman somerización.

En la Localidad 3, los depósitos fueron interpretados previamente como un prodelta distal. Sin embargo, no se observaron evidencias sedimentarias que sostengan de ambientes marinos más profundos o bien condiciones restrictivas en el aporte sedimentario. Allí, se reconocieron estructuras de flujos oscilatorios y combinados, y estratificación entrecruzada de tipo *hummocky* lo que permite interpretar a los mismos como depósitos de plataforma.

El registro de flujos turbulentos con paleocorrientes consistentes hacia el SO que depositaron areniscas con aspecto turbidítico hasta megaturbidítico indican que no

existieron cambios en el área de aporte sedimentario entre secciones lo que favorece la idea de un control eustático de la discontinuidad.

El patrón de las paleocorrientes en la Formación Río Seco de los Castaños y los indicadores de la paleopendiente se encuentran hacia el SO, lo que sugiere altos topográficos hacia el NE y un depocentro de la cuenca diferente al de otras unidades del Paleozoico medio en el terreno de Cuyania (Formación Villavicencio y Fm. Punta Negra). En esta Tesis se plantea la posibilidad de una paleocosta irregular con el desarrollo de cuencas aisladas, controladas por altos estructurales subacuáticos que probablemente forzaron una desviación desde el área de aporte hasta el área de deposición, tal como fue propuesto para unidades más jóvenes en el pre-Emsiano de Precordillera.

El registro de Estructuras Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (ESIAM) fue reconocido previamente en la unidad. En esta Tesis se estudiaron en detalle por primera vez, se contextualizaron en un perfil sedimentario, se clasificaron y se analizó la relación de ellas con la icnofauna y otras estructuras sedimentarias. A nivel macroscópico se reconocieron superficies con *bioglue*, estructuras rugosas, bolsillos de erosión, remanentes erosivos, y fragmentos de matas microbianas. A nivel microscópico se reconocieron Texturas Sedimentarias Inducidas por Actividad Microbiana (MIST) lo que permite inferir la acción de actividad microbiana en estas estructuras. Se reconocieron icnofósiles asociados con niveles de ESIAM, donde el más frecuente es *Nereites missouriensis*. Las matas microbianas en la unidad tuvieron un rol significativo en la bioestabilización del sustrato permitiendo la preservación de formas de lecho, principalmente estructuras entrecruzadas con distinta morfología. Cabe mencionar, que se reconocieron ciclos de generación de matas microbianas, bioestabilización, erosión, y recolonización en las Localidades 1 y 2.

La Formación Río Seco de los Castaños registra una de las primeras icnofaunas autóctonas de Gondwana occidental luego de la colisión de Cuyania. Se registran 24 icnotaxones: *Artrophycus?* isp., *Caridolites* isp., *Chondrites* isp., *Chondrites intricatus*, *Chondrites targionii*, *Dictyodora* isp., *Dictyodora atuelica*, *Dictyodora liebeana?*, *Dictyodora scotica*, *Dictyodora silurica*, *Dictyodora tenuis*, *Dictyodora zimmermanni*, *Gordia* isp., *Helminthoidichnites* isp., *Nereites* isp., *Nereites cambriensis*, *Nereites irregularis*, *Nereites jacksoni*, *Nereites macleayii*, *Nereites missouriensis*, *Nereites pugnus*, *Rhizocorallium commune?*, *Taenidium* isp., *Thalassinoides* isp., *Undichnia?* Isp. y *Zoophycos* isp. Describiéndose en detalle *Chondrites*, *Dictyodora*, *Nereites*, y *Zoophycos*.

El registro de *Dictyodora* en esta unidad es el más diverso a nivel global y es uno de los pocos registros de este icnogénero en Gondwana. La realización de una reseña histórica permitió resaltar las inconsistencias en el uso de la terminología utilizada para su descripción. En este sentido, se realiza una propuesta de terminológica descriptiva para el icnogénero. Asimismo, fue realizada una revisión del material tipo de las icnoespecies de *Dictyodora*. En consecuencia, se propone la asignación de un lectotipo para *Dictyodora zimmermanni*. El hallazgo de todas las icnoespecies de *Dictyodora* en el Silúro—Devónico permite discutir el uso de *Dictyodora* como herramienta icnoestratigráfica, y se concluye la invalidez de dicho uso.

Se registraron y discutieron por primera vez casos de intergradaciones entre icnoespecies de *Dictyodora*, siendo *D. silurica* la única icnoespecie que no presentó intergradación. Otros casos de intergradación fueron reconocidos entre *Nereites macleayii* con *N. missouriensis*, *N. missouriensis* con *N. jacksoni* y de *N. macleayii* con *N. cambriensis*.

En función del análisis del material hallado en la unidad y con el análisis de la reconstrucción tridimensional de *Dictyodora* realizada, se efectúan 2 propuestas icnosistemáticas: la primera propone una sinonimia entre *D. atuelica*, *D. scotica* y *D. tenuis* y en la segunda, contempla considerar como variantes preservacionales a las icnoespecies mencionadas. Asimismo, se explicita que es necesario la enmienda del resto de las icnoespecies y se sugiere el uso futuro de la terminología propuesta en esta Tesis.

Las asignaciones previas del contenido icnológico de la Formación río Seco de los Castaños, fueron a la Icnofacies de *Nereites-Mermia* o a la Icnofacies de *Nereites* para la Localidad 1, y a la Icnofacies de *Cruziana* para las Localidades 4 y 5. Lo propuesto en esta Tesis no se condice con estas asignaciones. Para la Localidad 1 se reconocen en la sección inferior icnoasociaciones asignables a una icnofacies transicional entre la Icnofacies de *Nereites* y de *Zoophycos* (Icnoasociación A), y a una Icnofacies de *Zoophycos* no arquetípica (Icnoasociación B). La icnofauna presente en la sección superior es asignada a una Icnofacies de *Nereites* no arquetípica (Icnoasociación C). El contenido icnológico registrado en la Localidad 3 es equivalente a la Icnoasociación A.

A partir de las líneas de evidencia sedimentológica e icnológica, analizadas de manera independiente, se concluye que el contenido icnológico total de la unidad no concuerda con los modelos arquetípicos de ninguna de las icnofacies consideradas previamente. Este caso sería un ejemplo más en donde el contenido icnológico de la unidad representa una transición entre dos modelos de icnofacies (ej. *Zoophycos* y de *Nereites*), y apoya la idea de la no utilización de las icnosubfacies de la Icnofacies de *Nereites* para el Paleozoico medio. Finalmente, se trata de otro caso en donde se observa la dificultad en la aplicación del modelo de Icnofacies de *Nereites* en el Paleozoico y el aporte indiscutible que contienen los registros de Gondwana a la discusión mencionada.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS



- Abel O. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Fisher, Jena.
- Abre P, Cingolani CA, Cairncross B, Chemale F. 2012. Siliciclastic Ordovician to Silurian units of the Argentine Precordillera: Constraints on provenance and tectonic setting in the proto-Andean margin of Gondwana. *J South Am Earth Sci* 40:1-22.
- Aceñolaza G, Peralta S. 1985. Interpretación del comportamiento de la cuenca silúrica en función de sus icnofacies en el área de Talacasto, Precordillera de San Juan. *Actas Primeras Jornadas sobre Geología de Precordillera, Serie B. "monografías":151-156.*
- Aceñolaza GF, Aceñolaza FG. 2006. *Nereites saltensis* (Trace fossil): A taxonomical reevaluation of type and additional material from the Puncoviscana Formation of NW Argentina (Ediacaran–Early Cambrian) :218–220.
- Adserá P, Belaústegui Z, Uchman A. 2020. *Estrellichnus jacaensis* from the Eocene Jaca Basin of NE Spain: new locality and new ethological interpretation. *Lethaia* 53:129-143.
- Agogué H, Mallet C, Orvain F, De Crignis M, Mornet F, Dupuy C. 2014. Bacterial dynamics in a microphytobenthic biofilm: A tidal mesocosm approach. *J Sea Res* 92:36-45.
- Ahmad EA, Duane MJ. 2020. Selective microbial-induced biomineralization of a siliciclastic zoned coastline in a constricted modern tidal flat, Kuwait (Northern Arabian Gulf). *Arabian Journal of Geosciences* 13.
- Ainsaar L, Meidla T. 2001. Facies and stratigraphy of the middle Caradoc mixed siliciclastic–carbonate sediments in eastern Baltoscandia. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences-Geology* 50:5-23.
- Arias WE, Azcuy CL. 1986. El Paleozoico Superior del Cañón del río Atuel, provincia de Mendoza, Argentina. *Asociación Geológica Argentina, Revista* 41:262–269.
- Ariza JP, Boedo FL, Sánchez MA, Christiansen R, Pérez Lujan SB, Vujovich GI, Martínez P. 2018. Structural setting of the Chanic orogen (Upper Devonian) at central-western Argentina from remote sensing and aeromagnetic data. Implications in the evolution of the proto-Pacific margin of Gondwana. *J South Am Earth Sci* 88:352-366.
- Arnol JA, Coturel EP. 2022. Early Devonian paleogeographic evolution of SW Gondwana (Precordillera Argentina). How can the record of plants help us? *J South Am Earth Sci* 114:103680.
- Arnol JA, Uriz NJ, Cingolani CA, Abre P, Basei MAS. 2022. Provenance evolution of the San Juan Precordillera Silurian-Devonian basin (Argentina): Linking with other depocentres in Cuyania terrane. *J South Am Earth Sci* 115:103766.
- Arnol JA, Uriz NJ, Cingolani CA, Basei MAS, Abre P. 2020. Provenance analysis of Devonian peripheral foreland basins in SW Gondwana, case of the Gualilán Group, Precordillera Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 109:2467-2494.
- Astini RA, Benedetto JL, Vaccari NE. 1995. The early Paleozoic evolution of the Argentine Precordillera as a Laurentian rifted, drifted, and collided terrane: A geodynamic model. *Geol Soc Am Bull* 107:253-0273.

- Astini RA, Maretto HM. 1996. Análisis estratigráfico del Silúrico de la Precordillera Central de San Juan y consideraciones sobre la evolución de la cuenca. Acta:351-368.
- Auerbach A. Dictyodora Liebeana Weiss aus dem Untersilur von Wünschendorf. Jahresbericht der Gesellschaft von Freunden der Naturwissenschaften in Gera 53-54:127-128.
- Bábek O, Mikuláš R, Zapletal J, Lehotský T. 2004. Combined tectonic-sediment supply-driven cycles in a Lower Carboniferous deep-marine foreland basin, Moravice Formation, Czech Republic. International Journal of Earth Sciences 93:241-261.
- Banerjee S, Sarkar S, Eriksson PG, Samanta P. 2010. Microbially Related Structures in Siliciclastic Sediment Resembling Ediacaran Fossils: Examples from India, Ancient and Modern. p 109-129.
- Basilici G, de Luca PHV, Poiré DG. 2012. Hummocky cross-stratification-like structures and combined-flow ripples in the Punta Negra Formation (Lower-Middle Devonian, Argentine Precordillera): A turbiditic deep-water or storm-dominated prodelta inner-shelf system? Sediment Geol 267-268:73-92.
- Baucon A, Bednarz M, Dufour S, Felletti F, Malgesini G, Neto de Carvalho C, Niklas KJ, Wehrmann A, Batstone R, et al. 2020. Ethology of the trace fossil *Chondrites*: Form, function and environment. Earth Sci Rev 202: 102989
- Baucon A, Neto de Carvalho C. 2008. From the river to the sea: Pramollo, a new ichnolagerstätte from the Carnic Alps (Carboniferous, Italy-Austria). Studi Trent. Sci. Nat. Acta Geol. 83:87-114.
- Baumgartner LK, Reid RP, Dupraz C, Decho AW, Buckley DH, Spear JR, Przekop KM, Visscher PT. 2006. Sulfate reducing bacteria in microbial mats: Changing paradigms, new discoveries. Sediment Geol 185:131-145.
- Bayet-Goll A, De Carvalho CN, Moussavi-Harami R, Mahboubi A, Nasiri Y. 2014. Depositional environments and ichnology of the deep-marine succession of the Amiran Formation (upper Maastrichtian–Paleocene), Lorestan Province, Zagros Fold–Thrust Belt, Iran. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 401:13-42.
- Bayet-Goll A, Daraei M. 2020. Palaeoecological, sedimentological and stratigraphical insights into microbially induced sedimentary structures of the lower Cambrian successions of Iran. Sedimentology: 12745.
- Bayet-Goll A, Daraei M, Taher SPM, Etemad-Saeed N, de Carvalho CN, Zandkarimi K, Monaco P, Zohdi A, Rabbani J, et al. 2020. Variations of the trace fossil Zoophycos with respect to paleoenvironment and sequence stratigraphy in the Mississippian Mobarak Formation, northern Iran. Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol 551: 109754
- Beaubouef RT, Abreu V, Van Wagoner JC. 2003. Basin 4 of the Brazos-Trinity Slope System, Western Gulf of Mexico: The Terminal Portion of a Late Pleistocene Lowstand Systems Tract. En: Shelf Margin Deltas and Linked Down Slope Petroleum Systems: 23rd Annual. Society of economic paleontologists and mineralogists. p 45-66.

- Beaubouef RT, Friedmann SJ. 2000. High Resolution Seismic/Sequence Stratigraphic Framework for the Evolution of Pleistocene Intra Slope Basins, Western Gulf of Mexico: Depositional Models and Reservoir Analogs. En: Deep-Water Reservoirs of the World: 20th Annual. Society of economic paleontologists and mineralogists. p 40-60.
- Bebout BM, Garcia-Pichel F. 1995. UV B-induced vertical migrations of cyanobacteria in a microbial mat. *Appl Environ Microbiol* 61:4215-4222.
- Belaústegui Z, Muñiz F, Mángano MG, Buatois LA, Domènech R, Martinell J. 2016. *Lepeichnus giberti* igen. nov. isp. nov. from the upper Miocene of Lepe (Huelva, SW Spain): Evidence for its origin and development with proposal of a new concept, ichnogeny. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 452:80-89.
- Belaústegui Z, Muñiz F, Nebelsick JH, Domènech R, Martinell J. 2017. Echinoderm ichnology: bioturbation, bioerosion and related processes. *J Paleontol* 91:643-661.
- Belghouthi F, Wetzel A, Zouari H, Jeddi RS. 2020. Zoophycos in storm-affected environments: a case study from lower Maastrichtian deposits of the Mateur-Beja area (Northern Tunisia). *Ichnos:an International Journal of Plant and Animal* 27:200-220.
- Bendella M, Mehadji AO. 2015. Depositional environment and Ichnology (Nereites ichnofacies) of the Late Devonian Sahara region (SW Algeria). *Arabian Journal of Geosciences* 8:5303-5316.
- Benedetto JL, Vaccari NE. 1992. Significado estratigráfico y tectónico de los complejos de bloques resedimentados cambro-ordovicios de la Precordillera Occidental, Argentina. *Estudios Geológicos* 48.
- Benton MJ. 1982a. *Dictyodora* and associated trace fossils from the Palaeozoic of Thuringia. *Lethaia* 15:115-132.
- Benton MJ. 1982b. Trace fossils from Lower Palaeozoic ocean-floor sediments of the Southern Uplands of Scotland. *Trans R Soc Edinb Earth Sci* 73:67-87.
- Benton MJ, Trewin NH. 1980. *Dictyodora* from the silurian of peeblesshire, Scotland. *Palaeontology* 23:501-513.
- Bertling M. 2007. What's in a Name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy. En: Miller W III, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. p 81-91.
- Bertling M, Braddy SJ, Bromley RG, Demathieu GR, Genise J, Mikuláš R, Nielsen JK, Nielsen KSS, Rindsberg AK, et al. 2006. Names for trace fossils: A uniform approach. *Lethaia* 39:265-286.
- Bertling M, Buatois LA, Knaust D, Laing B, Mángano MG, Meyer N, Mikuláš R, Minter NJ, Neumann C, et al. 2022. Names for trace fossils 2.0: theory and practice in ichnotaxonomy. *Lethaia* 55:1-19.
- Beynon SJ, Pemberton SG, Bell DA, Logan CA. 1988. Environmental implications of ichnofossils from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake Oil Sands Deposit. En: James DP, Leckie DA, editores. *Sequences, Stratigraphy, Sedimentology*:

- Surface and Subsurface. Vol. 15. Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir. p 275-290.
- Bose S, Chafetz HS. 2009. Topographic control on distribution of modern microbially induced sedimentary structures (MISS): A case study from Texas coast. *Sediment Geol* 213:136-149.
- Bottjer DJ, Droser ML, Jablonski D. 1988. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils. *Nature* 333:252-255.
- Bouma AH. 1962. *Sedimentology of Some Flysch Deposits. A Graphic Approach to Facies Interpretation*. Amsterdam: Elsevier.
- Bouougri E, Porada H. 2002. Mat-related sedimentary structures in Neoproterozoic peritidal passive margin deposits of the West African Craton (Anti-Atlas, Morocco). *Sediment Geol* 153:85-106.
- Bouougri EH, Porada H. 2007. Siliciclastic biolaminites indicative of widespread microbial mats in the Neoproterozoic Nama Group of Namibia. *Journal of African Earth Sciences* 48:38-48.
- Bouougri EH, Porada H. 2012. Wind-induced mat deformation structures in recent tidal flats and sabkhas of SE-Tunisia and their significance for environmental interpretation of fossil structures. *Sediment Geol* 263-264:56-66.
- Bournod CN, Cuadrado DG, Carmona NB, Ponce JJ, Pan J. 2014. Estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) en la planicie de marea de Puerto Rosales, estuario de Bahía Blanca. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* [Internet] 71:331-344.
- Boyd C, McIlroy D. 2018. The morphology and mode of formation of *Neoeione* igen. nov. from the Carboniferous of northern England. *PalZ* 92:179-190.
- Boyer DL, Droser ML. 2011. A combined trace- and body-fossil approach reveals high-resolution record of oxygen fluctuations in devonian seas. *Palaios* 26:500-508.
- Braddy SJ. 1998. An overview of the invertebrate ichnotaxa from the Robledo Mountains ichnofauna (lower Permian), southern New Mexico. En: Lucas SG, Estep JW, Hoffer JM, editores. *Permian Stratigraphy and Paleontology of the Robledo Mountain, New Mexico*. Vol. 12. New Mexico Museum of Natural History and Science. p 93-98.
- Brami TR, Pirmez C, Archie C, Heeralal S, Holman KL. 2000. Late Pleistocene Deep-Water Stratigraphy and Depositional Processes, Offshore Trinidad and Tobago. En: *Deep-Water Reservoirs of the World: 20th Annual*. Society of economic paleontologists and mineralogists. p 104-115.
- Bromley RG. 1990. *Trace Fossils: Biology and Taphonomy*. Londres: Unwin Hyman.
- Bromley RG. 1991. Zoophycos: strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia* 24:460-462.
- Bromley RG. 1996. *Trace fossils: biology, taphonomy and applications*. Londres: Chapman & Hall.

- Bromley RG, Asgaard U. 1975. Sediment structures produced by a spatangoid echinoid: a problem of preservation. *Bulletin of Geological Society* 24:261-281.
- Bromley RG, Asgaard U. 1991a. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia* 24:153-163.
- Bromley RG, Asgaard U. 1991b. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia* 24:153-163.
- Bromley RG, Ekdale AA. 1984. *Chondrites*: A Trace Fossil Indicator of Anoxia in Sediments. *Science* (1979) 224:872-874.
- Bromley RG, Hanken NM. 2003. Structure and function of large, lobed Zoophycos, Pliocene of Rhodes, Greece. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:79-100.
- Brongniart AT. 1823. Observations sur les Fucoïdes et sur quelques autres plantes marines fossiles. *Mémoire de la Société d'Histoire Naturelle de Paris* 1:301-320.
- Brongniart AT. 1828. *Historie des Végétaux Fossiles ou Recherches Botaniques et Géologiques sur les Végétaux Renfermés dans les Diverses Couches du Globe*. Paris: Dufour & E. d'Ocagne.
- Brooks HL, Hodgson DM, Brunt RL, Peakall J, Flint SS. 2018. Exhumed lateral margins and increasing flow confinement of a submarine landslide complex. *Sedimentology* 65:1067-1096.
- Bryant ID, Pickerill RK. 1990. Lower Cambrian trace fossils from the Buen Formation of central North Greenland: preliminary observations. *Rapport Grønlands Geologiske Undersøgelse* 147:44-62.
- Buatois LA, Mángano GM. 2011. *Ichnology. Organism-Substrate Interactions in Space and Time*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Buatois LA, Mángano GM. 2013. Ichnodiversity and Ichnodisparity: Significance and Caveats. *Lethaia* 46:281-292.
- Buatois LA, Mángano MG. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine Mermia ichnofacies: An archetypical subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos* 4(2): 151-161.
- Buatois LA, Mángano MG. 2003. Early colonization of the deep sea: Ichnologic evidence of deep-marine benthic ecology from the Early Cambrian of Northwest Argentina. *Palaios* 18:572-581.
- Buatois LA, Mángano MG. 2007. Invertebrate Ichnology of Continental Freshwater Environments. En: *Trace Fossils*. Elsevier. p 285-323.
- Buatois LA, Mángano MG. 2012. The Trace-Fossil Record of Organism–Matground Interactions in Space and Time. *Microbial Mats in Silicilastic Depositional Systems Through Time*:15-28.
- Buatois LA, Mángano MG, Brussa ED, Benedetto JL, Pompei JF. 2009. The changing face of the deep: Colonization of the Early Ordovician deep-sea floor, Puna, northwest Argentina. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 280:291-299.

- Buatois LA, Narbonne GM, Mángano MG, Carmona NB, Myrow P. 2014. Ediacaran matground ecology persisted into the earliest Cambrian. *Nat Commun* 5:1-5.
- Burne R V., Moore LS. 1987. Microbialites: Organosedimentary Deposits of Benthic Microbial Communities. *Palaos* 2:241.
- Bustos UD, Astini RA. 1997. Formación Punta Negra: análisis secuencial y evolución de la Cuenca Devónica Precordillerana. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 4:97-109.
- Cabrera MIL, Olivero E, Carmona N, Ponce JC. 2008. Cenozoic trace fossils of the *Cruziana*, *Zoophycos* and *Nereites* ichnofacies from the Fuegian Andes, Argentina. *Ameghiniana* 45(2): 1-17.
- C.A.E. (Comité Argentino de Estratigrafía). 1992. Código argentino de Estratigrafía. Serie B:1-64.
- Callefo, F, Ricardi-Branco, F, Hartmann, GA, Galante, D, Rodrigues, F, Maldanis, L, Yokoyama, E., Teixeira, VC., Noffke, N., Bower, DM, Bullock, ES, Braga, AH, Coaquira, JAH, y Fernandes, MA. 2019. Evaluating iron as a biomarker of rhythmites — An example from the last Paleozoic ice age of Gondwana. *Sedimentary Geology* 383: 1–15.
- Callow RHT, Brasier MD. 2009. Remarkable preservation of microbial mats in Neoproterozoic siliciclastic settings: Implications for Ediacaran taphonomic models. *Earth Sci Rev* 96:207-219.
- Callow RHT, McIlroy D. 2011. Ichnofabrics and ichnofabric-forming trace fossils in Phanerozoic turbidites. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 59:103-111.
- Calner M, Eriksson ME. 2012. The Record of Microbially Induced Sedimentary Structures (MISS) in the Swedish Paleozoic. En: *Microbial Mats in Siliclastic Depositional Systems Through Time*. SEPM (Society for Sedimentary Geology). p 29-35.
- Campanha VA. 1974. Caracterização ichnofaciológica do Membro Picos, Formação Pimenteiras, na região de São Miguel do Tapuio. Piauí. *An Acad Bras Cienc* 46:593-600.
- Carmona NB, Buatois LA, Ponce JJ, Mángano MG. 2009. Ichnology and sedimentology of a tide-influenced delta, Lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: Trace-fossil distribution and response to environmental stresses. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 273:75-86.
- Carmona NB, Mángano MG, Buatois LA, Bromley RG, Ponce JJ, Asgaard U, Bellosi E. 2020. Scolicia and its producer in shallow-marine deposits of the Miocene Chenque Formation (Patagonia, Argentina): functional morphology and implications for understanding burrowing behavior. *Ichnos* 27:290-299.
- Carmona NB, Ponce JJ. 2012. Ichnology and Sedimentology of Miocene Hyperpynites of the Austral Foreland Basin (Tierra del Fuego, Argentina). Trace Fossil Distribution and Paleocological Implications. En: Slatt, R.M.; Zavala, C.; editors, *Sediment Transfer*

- from Shelf to Deep Water—Revisiting the Delivery System. *American Association of Petroleum Geologists Studies in Geology* 61:171-192.
- Carmona NB, Ponce JJ, Wetzel A, Bournod CN, Cuadrado DG. 2012. Microbially induced sedimentary structures in Neogene tidal flats from Argentina: Paleoenvironmental, stratigraphic and taphonomic implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 353-355:1-9.
- Carpentier A, Como S, Dupuy C, Lefrançois C, Feunteun E. 2014. Feeding ecology of *Liza* spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna. *J Sea Res* 92:86-91.
- Chamberlain CK. 1971a. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita mountains, southeast Oklahoma. *J Paleontol* 45:212-246.
- Chamberlain CK. 1971b. Bathymetry and paleoecology of Ouachita geosyncline of Southeastern Oklahoma as determined from trace fossils. *Am Assoc Pet Geol Bull* 55:24-50.
- Chamberlain CK. 2000. Prologue to the study of *Zoophycos*. *Ichnology Newsletter*, 22: 13-22.
- Chamberlain CK, Clark DL. 1973. Trace fossils and conodonts as evidence for deep-water deposits in the Oquirrh Basin of central Utah. *J Paleontol* 1: 663-682.
- Chamberlain KC. 1980. Synonymy, Ethology, and Environmental Implications of Nereites Group of Trace Fossils: Abstract. *Am Assoc Pet Geol Bull* 64.
- Chlupáč I. 1997. Palaeozoic ichnofossils in phyllites near Železný Brod, northern Bohemia. *Journal of the Czech Geological Society* 42:75-86.
- Chowns TM, Rindsberg AK. 2015. Stratigraphy and depositional environments in the Silurian Red Mountain Formation of the southern Appalachian basin, USA. *Diverse Excursions in the Southeast: Paleozoic to Present* 0039:95-143.
- Cingolani CA. 2017. Pre-Carboniferous Evolution of the San Rafael Block, Argentina. Implications in the SW Gondwana Margin: An Introduction. En: Cingolani, CA, editor. *Pre-Carboniferous evolution of the San Rafael Block, Argentina*, Springer Earth System Sciences. p 1-17.
- Cingolani CA, Uriz NJ, Abre P, Manassero MJ, Basei MAS. 2017. Silurian-Devonian Land–Sea Interaction within the San Rafael Block, Argentina: Provenance of the Río Seco de los Castaños Formation. En: Cingolani, CA, editor. *Pre-Carboniferous evolution of the San Rafael Block, Argentina*, Springer Earth System Sciences. p 183-208.
- Clift P, Gaedicke C, Edwards R. 2002. The stratigraphic evolution of the Indus Fan and the history of sedimentation in the Arabian Sea. *Mar Geophys Res (Dordr)* 23:223-245.
- Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (International Code of Zoological Nomenclature). 1999. International Trust for Zoological Nomenclature 4th edition.
- Cohen KM, Finney SC, Gibbard PL, Fan J-X. 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: update:199-204.

- Comerio M, Fernández DE, Gutiérrez C, Ballivián Justiniano C, González Estebenet MC, Pazos PJ. 2019. Sedimentary evolution of the marine Agua de la Mula Member (Agrio Formation, Lower Cretaceous) in the central Neuquén Basin: Source areas and paleogeographic considerations from a distal setting. *J South Am Earth Sci* 96:102259.
- Costerton JW, Lewandowski Z, Caldwell DE, Korber DR, Lappin-Scott HM. 1995. Microbial biofilms. *Annu Rev Microbiol* 49:711-745.
- Covault JA, Graham SA. 2010. Submarine fans at all sea-level stands: Tectono-morphologic and climatic controls on terrigenous sediment delivery to the deep sea. *Geology* 38:939-942.
- Covault JA, Romans BW, Graham SA, Fildani A, Hilley GE. 2011. Terrestrial source to deep-sea sink sediment budgets at high and low sea levels: Insights from tectonically active Southern California. *Geology* 39:619-622.
- Criado Roque P. 1972. Cinturón móvil mendocino-pampeano. En: Leanza AF, editor. *Geología Regional Argentina*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias. p 283-295.
- Criado Roque P, Ibáñez G. 1979. Provincia geológica San rafaélino-pampeana. Segundo Simposio Geológico Regional Argentina 1:837-869.
- Crimes PT, Anderson MM. 1985. Trace Fossils from Late Precambrian-Early Cambrian Strata of Southeastern Newfoundland (Canada): Temporal and Environmental Implications. *J Paleontol* 59:310-343.
- Crimes T, Gerard JB. 1982. Trace Fossils from the Nama Group (Precambrian-Cambrian) of Southwest Africa (Namibia). *J Paleontol* 56:890-907.
- Crimes TP, Crossley JD. 1991. A diverse ichnofauna from silurian flysch of the aberystwyth grits formation, Wales. *Geological Journal* 26:27-64.
- Crimes TP, Fedonkin MA. 1994. Evolution and dispersal of deep sea traces. *Palaios* 9:74-83.
- Crimes TP, McCall GJH. 1995a. A diverse ichnofauna from Eocene-Miocene rocks of the Makran Range (S.E. Iran). *Ichnos* 3:231-258.
- Crimes TP, McCall GJH. 1995b. A diverse ichnofauna from Eocene-Miocene rocks of the Makran Range (S.E. Iran). *Ichnos* 3:231-258.
- Crimes TR, Hidalgo JEG, Poire DG. 1992. Trace fossils from Arenig flysch sediments of Eire and their bearing on the early colonisation of the deep seas. *Ichnos* 2:61-77.
- Cuadrado DG. 2020a. Geobiological model of ripple genesis and preservation in a heterolithic sedimentary sequence for a supratidal area. *Sedimentology* 67:2747-2763.
- Cuadrado DG. 2020b. Geobiological model of ripple genesis and preservation in a heterolithic sedimentary sequence for a supratidal area. *Sedimentology* 67:2747-2763.
- Cuadrado DG, Blasi AM. 2018. Reconocimiento de actividad microbiana en ambientes silicoclásticos actuales y en paleoambientes. Estudio comparativo para el establecimiento de análogos. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 24:39-73.

- Cuadrado DG, Carmona NB, Bournod C. 2011. Biostabilization of sediments by microbial mats in a temperate siliciclastic tidal flat, Bahia Blanca estuary (Argentina). *Sediment Geol* 237:95-101.
- Cuadrado DG, Carmona NB, Bournod CN. 2012. Mineral precipitation on modern siliciclastic tidal flats colonized by microbial mats. *Sediment Geol* 271-272:58-66.
- Cuadrado DG, Maisano L, Quijada IE. 2021. Role of microbial mats and high sedimentation rates in the early burial and preservation of footprints in a siliciclastic tidal flat. *Journal of Sedimentary Research* 91:479-494.
- Cuadrado DG, Pan J. 2018. Field Observations on the Evolution of Reticulate Patterns in Microbial Mats in a Modern Siliciclastic Coastal Environment. *Journal of Sedimentary Research* 88:24-37.
- Cuadrado DG, Pizani N V. 2007. Identification of microbially induced sedimentary structures over a tidal flat. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 14:105-116.
- D'Alessandro A, Bromley RG. 1987. Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaeontology* 30:743-763.
- Dam G. 1990. Taxonomy of trace fossils from the shallow marine Lower Jurassic Neill Klintor Formation, East Greenland. *Bulletin - Geological Society of Denmark* 38:119-144.
- Davies NS, Gibling MR. 2010. Cambrian to Devonian evolution of alluvial systems: The sedimentological impact of the earliest land plants. *Earth Sci Rev* 98:171-200.
- Davies NS, Liu AG, Gibling MR, Miller RF. 2016. Resolving MISS conceptions and misconceptions: A geological approach to sedimentary surface textures generated by microbial and abiotic processes. *Earth Sci Rev* 154:210-246.
- Davies NS, Sansom IJ, Turner P. 2006. Trace fossils and paleoenvironments of a Late Silurian marginal-marine/alluvial system: The Ringerike Group (Lower Old Red Sandstone), Oslo Region, Norway. *Palaaios* 21:46-62.
- Davis JS, Roeske SM, McClelland WC, Kay SM. 2000. Mafic and ultramafic crustal fragments of the southwestern Precordillera terrane and their bearing on tectonic models of the early Paleozoic in western Argentina. *Geology* 28:171.
- De C. 2019. Ichnofacies and ichnofabrics. *Springer Geology*:211-231.
- DeCelles PG. 2012. Foreland Basin Systems Revisited: Variations in Response to Tectonic Settings. En: *Tectonics of Sedimentary Basins*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. p 405-426.
- Decho AW, Frey RL, Ferry JL. 2011. Chemical Challenges to Bacterial AHL Signaling in the Environment. *Chem Rev* 111:86-99.
- Delgado NJF. 1910. Terrains paléozoïques du Portugal: étude sur les fossiles des Schistes a Néréites de San Domingos et des Schistes a Néréites et à Graptolites de Barrancos:(ouvrage posthume). Lisboa: Commision du Service Géologique du Portugal.

- Desjardins PR, Buatois LA, Mángano MG. 2012. Tidal Flats and Subtidal Sand Bodies. En: D. Knaust, R.G. Bromley, editors. *Developments in Sedimentology, Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*, 64, Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. p 529-561.
- Dessanti RN. 1956. Descripción geológica de la Hoja 27c-Cerro Diamante (provincia de Mendoza). *Boletín* 85:79.
- Dessanti RN, Caminos R. 1967. Edades Potasio-Argón y posición estratigráfica de algunas rocas ígneas y metamórficas de la Precordillera, Cordillera Frontal y Sierras de San Rafael, prov. Mendoza. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 22:135-162.
- Ding Y, Duan Y, Wu Y, Cao C. 2021. Trace fossils from the Permian Lopingian Talung Formation at the northern Penglaitan section of Laibin area, South China: Ichnology, palaeoenvironment, and palaeoecology. *Geological Journal* 56:6117-6134.
- Dong Y, Zhang G, Neubauer F, Liu X, Genser J, Hauzenberger C. 2011. Tectonic evolution of the Qinling orogen, China: Review and synthesis. *J Asian Earth Sci* 41:213-237.
- Donlan RM, Costerton JW. 2002. Biofilms: Survival Mechanisms of Clinically Relevant Microorganisms. *Clin Microbiol Rev* 15:167-193.
- Dorador J, Wetzel A, Rodríguez-Tovar FJ. 2016. *Zoophycos* in deep-sea sediments indicates high and seasonal primary productivity: Ichnology as a proxy in palaeoceanography during glacial–interglacial variations. *Terra Nova* 28:323-328.
- Dornbos SQ, Bottjer DJ, Chen JY. 2004. Evidence for seafloor microbial mats and associated metazoan lifestyles in Lower Cambrian phosphorites of Southwest China. *Lethaia* 37:127-138.
- Doucek J, Mikuláš R. 2014. Cambrian trace fossil *Zoophycos* from the Czech Republic. *Geologica Carpathica* 65:403-409.
- Doughty PS. 1980. Some trace fossils from the Silurian rocks in Co. Down. *Irish Naturalists' Journal* 203:98-104.
- Draganits E, Noffke N. 2004. Siliciclastic Stromatolites and Other Microbially Induced Sedimentary Structures in an Early Devonian Barrier-Island Environment (Muth Formation, NW Himalayas). *Journal of Sedimentary Research* 74:191-202.
- Dufour SC, Felbeck H. 2003. Sulphide mining by the superextensile foot of symbiotic thyasirid bivalves. *Nature* 426:65-67.
- Duperron M, Scasso RA. 2020. Paleoenvironmental significance of microbial mat-related structures and ichnofaunas in an Ordovician mixed-energy estuary, Áspero Formation of Santa Victoria Group, northwestern Argentina. *Journal of Sedimentary Research* 90:364-388.
- Dupraz C, Reid RP, Braissant O, Decho AW, Norman RS, Visscher PT. 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth Sci Rev* 96:141-162.
- Dupraz C, Visscher PT, Reid P. 2011. Microbialite, Modern. En: Reitner J, Thiel V, editores. *Encyclopedia of Geobiology*. Dordrecht, the Netherlands: Springer. p 617-635.

- Dupuy C, Van Colen C, Agogu   H, Guizien K. 2014. Trophic significance of microbial biofilm in tidal flats: The VASIREMI project and international Symposium on Tidal Flats. *J Sea Res* 92:1.
- Durden JM, Simon-Lledo E, Gooday AJ, Jones DOB. 2017. Abundance and morphology of *Paleodictyon nodosum*, observed at the Clarion-Clipperton Zone. *Marine Biodiversity* 47:265-269.
- Edwards D, Poir   DG, Morel EM, Cingolani CA. 2009. Plant assemblages from SW Gondwana: further evidence for high-latitude vegetation in the Devonian of Argentina. Geological Society, London, Special Publications 325:233-255.
- Einsele G. 2000. Sedimentary Basins – Evolution, Facies, and Sediment Budget. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-verlag.
- Ekdale AA. 1980. Graphoglyptid Burrows in Modern Deep-Sea Sediment. *Science* (1979) 207:304-306.
- Ekdale AA. 1985. Paleoecology of the marine endobenthos. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 50:63-81.
- Ekdale AA, Lamond RE. 2003. Behavioral cladistics of trace fossils: evolution of derived trace-making skills. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:335-343.
- Elliott T. 2000. Megaflute erosion surfaces and the initiation of turbidite channels. *Geology* 28:119.
- Emmons E. 1844. The taconic system; based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island. Albany: Carroll and Cook.
- Emmons E. 1855. American Geology: Containing a Statement of the Principles of the Science, with Full Illustrations of the Characteristic American Fossils. With an Atlas and a Geological Map of the United States. Albany: Sprague and Company.
- Eoff JD. 2014. Suspected microbial-induced sedimentary structures (MISS) in Furongian (Upper Cambrian; Jiangshanian, Sunwaptan) strata of the Upper Mississippi Valley. *Facies* 60:801-814.
- Espejo IS. 1993. Reordenamiento de la estratigraf   Neopaleozoica en el sector norte de la Cuenca San Rafael. En XII Congreso de Geol  gico Argentino y II Congreso de Exploraci  n de Hidrocarburos. *Actas* 2:57-62.
- Espejo IS, L  pez Gamund   OR. 1994. Source Versus Depositional Controls on Sandstone Composition in a Foreland Basin: The El Imperial Formation (Mid Carboniferous-Lower Permian), San Rafael Basin, Western Argentina. *SEPM Journal of Sedimentary Research* 64 (1): 8-16.
- Falkingham P. 2012. Acquisition of high-resolution three-dimensional models using free, open-source, photogrammetric software. *Palaeontologia Electronica* 15(1):1-15.
- Fan R ying, Gong Y ming. 2016. Ichnological constraints of palaeoenvironmental and palaeoclimatological features of the middle Palaeozoic Palaeo-Asian Ocean, evidence

- from the western Junggar, NW China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 459:209-228.
- Feng X, Chen Z-Q, Zhao L, Lan Z. 2021. Middle Permian trace fossil assemblages from the Carnarvon Basin of Western Australia: Implications for the evolution of ichnofaunas in wave-dominated siliciclastic shoreface settings across the Permian-Triassic boundary. *Glob Planet Change* 197:103392.
- Fernández DE, Comerio M, Pazos PJ. 2018. *Nereites* in Lower Cretaceous marginal-marine facies from Patagonia: Ichnotaxonomic and ethological implications. *Cretac Res* 81:51-63.
- Fernández DE, Pazos PJ. 2012. Ichnology of Marginal Marine Facies of the Agrio Formation (Lower Cretaceous, Neuquén Basin, Argentina) at its Type Locality. *Ameghiniana* 49:505-524.
- Fernández DE, Pazos PJ. 2013. Xiphosurid trackways in a Lower Cretaceous tidal flat in Patagonia: Palaeoecological implications and the involvement of microbial mats in trace-fossil preservation. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 375:16-29.
- Fildani A, Normark WR. 2004. Late Quaternary evolution of channel and lobe complexes of Monterey Fan. *Mar Geol* 206:199-223.
- Fiorillo AR, Fanti F, Baucon A, Chiarenza AA. 2022. Permian lobed *Zoophycos* as the product of the terrestrialization process: Behavioral innovation in the Tahkandit Limestone (Yukon River, Alaska, USA). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 593:110931.
- Flemming H-C, Wingender J. 2010. The biofilm matrix. *Nat Rev Microbiol* 8:623-633.
- Flemming H-C, Wuertz S. 2019. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nat Rev Microbiol* 17:247-260.
- Flint S, Aitken J, Hampson G. 1995. Application of sequence stratigraphy to coal-bearing coastal plain successions: implications for the UK Coal Measures. Geological Society, London, Special Publications 82:1-16.
- Frey RW, Chowns TM. 1972. Trace fossils from the Ringgold road cut (Ordovician and Silurian), Georgia. Sedimentary environments in the Paleozoic rocks of northwest Georgia 11:25-55.
- Frey RW, Pemberton GS. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores: approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 33:72-115.
- Frey RW, Pemberton SG, Saunders TD. 1990. Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. *J Paleontol* 54:155-158.
- Frey RW, Seilacher A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia* 13:183-207.
- Fu S. 1991. Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und-lophocteniider. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*:1-79.

- Fürsich FT. 1974. On *Diplocraterion* Torell 1870 and the Significance of Morphological Features in Vertical, Spreiten-Bearing, U-Shaped Trace Fossils. *J Paleontol* 48:952-962.
- Fürsich FT, Taheri J, Wilmsen M. 2007. New occurrences of the trace fossil *Paleodictyon* in shallow marine environments: Examples from the Triassic-Jurassic of Iran. *Palaios* 22:408-416.
- Gage J. 2005. Deep-sea spiral fantasies. *Nature* 434:283-284.
- Gaillard C, Hennebert M, Olivero, D. 1999. Lower carboniferous *Zoophycos* from the Tournai area (Belgium): Environmental and ethologic significance. *Geobios* 32 (4):513-524.
- Gaillard C, Racheboeuf PR. 2006. Trace Fossils From Nearshore To Offshore Environments: Lower Devonian of Bolivia. *J Paleontol* 80:1205-1226.
- García-García F, Rodríguez-Tovar FJ, Poyatos-Moré M, Yeste LM, Viseras C. 2021. Sedimentological and ichnological signatures of an offshore-transitional hyperpycnal system (Upper Miocene, Betic Cordillera, southern Spain). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 561:110039.
- Gehling JG. 1999. Microbial Mats in Terminal Proterozoic Siliciclastics: Ediacaran Death Masks. *Palaios* 14:40.
- Geinitz HB. 1867a. Beiträge zur älteren Flora und Fauna. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*:25-27.
- Geinitz HB. 1867b. Die organischen Ueberreste im Dachschiefer von Wurzbach bei Lobenstein,. En: Geinitz HB, Liebe KTh, editores. Deber ein Aequivalent der takonischen Schiefer Nordamerika's in Deutschland und dessen geologische Stellung. Dresden: Der Akademie übergeben. p 1-24.
- Geinitz HB. 1867c. Über *Dictyophyton. Liebeanum* Geinitz aus dem Culmschiefer vom Heersberge zwischen Gera und Weyda. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*:286-288.
- Geinitz HB, Liebe KT. 1867. Ueber ein Aequivalent der takonischen Schiefer Nordamerika's in Deutschland und dessen geologische Stellung. Dresden: Verhandlungen (Novorum Actorum) der Kaiserlichen Leopoldino-Carolinischen deutschen Akademie der Naturforscher.
- Genise JF. 2000. The ichnofamily Celliformidae for *Celliforma* and allied ichnogenera. *Ichnos* 7:267-282.
- Genise JF, Melchor RN, Archangelsky M, Bala LO, Straneck R, de Valais S. 2009. Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic–Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 272:143-161.
- Gerdes G. 2007. Structures left by modern microbial mats in their host sediments. In: Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W., Catuneanu, O. (Eds.), *Atlas of Microbial Mat Features Preserved Within the Siliciclastic Rock Record*. Elsevier, Amsterdam, pp. 5–38. En: Schieber J, Bose PK, Eriksson PG,

- Banerjee S, Sarkar S, Altermann W, Catuneanu O, editores. Atlas of Microbial Mat Features Preserved Within the Siliciclastic Rock Record. Amsterdam: Elsevier. p 5-38.
- Gerdes G, Klenke T, Noffke N. 2000. Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: A catalogue. *Sedimentology* 47:279-308.
- Gerdes G, Krumbein WE. 1987. Biolaminated deposits. Berlin: Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Ghaedi M, Yazdi M, Mohammadi E, Bahrami A. 2022. Ichnological analysis of the Miocene marine deposits of Makran (SE Iran): implication for paleoenvironmental interpretations. *Carbonates Evaporites* 37:51.
- Giachetti LM, Fernández DE, Comerio M. 2020. Analysis of *Asteriacites* von Schlotheim 1820 from Mulichinco Formation (Lower Cretaceous, Neuquén Basin) and ichnotaxonomic implications. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 77:384-407.
- Giannetti A, Tent-Manclús JE, Baeza-Carratalá JF. 2017. New evidence of nearshore Mid-Triassic *Zoophycos*: morphological and paleoenvironmental characterization. *Facies* 63:1-12.
- Gibert JM De, Martinell J, Domenech R. 1998. *Entobia* Ichnofacies in Fossil Rocky Shores, Lower Pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaios* 13:476.
- Gingras M, Dashtgard S, MacEachern J, Pemberton S. 2008. Biology of shallow marine ichnology: a modern perspective. *Aquat Biol* 2:255-268.
- Gingras M, Hagadorn JW, Seilacher A, Lalonde S V., Pecoits E, Petrash D, Konhauser KO. 2011. Possible evolution of mobile animals in association with microbial mats. *Nat Geosci* 4:372-375.
- Goldring R, Jensen S. 1996. Trace fossils and biofabrics at the Precambrian–Cambrian boundary interval in western Mongolia. *Geol Mag* 133:403-415.
- Gong Y-M, Si Y-L. 2007. Classification and evolution of metazoan traces at a topological level. *Lethaia* 35:263-274.
- González Díaz EF. 1981. Nuevos argumentos a favor del desdoblamiento de la denominada “Serie de la Horqueta”, del Bloque de San Rafael, provincia de Mendoza. 8º Congreso Geológico Argentino. Acta 3:241-256.
- Gümbel CW. 1879. Geognostische Beschreibung des Fichtelgebirges mit dem Fränkischen Jura und dem westlichen L’orlande. Gotha: Justus Perthes Verlag.
- Gundi P, Cecchin C, Fetzner L-L, Haug C, Melzer RR, Haug JT. 2020. Giant planktic larvae of anomalous crustaceans and their unusual compound eyes. *Helgol Mar Res* 74:8.
- Gutiérrez C, Fernández DE, Pazos PJ. 2021a. New records of *Dictyodora* in the middle Paleozoic of Gondwana: ichnospecies intergradation and evolutionary-stratigraphical implications. En: International Ichnofabric Workshop 16A. Livingston, Alabama: The University of West Alabama.

- Gutiérrez C, Pazos PJ, Fernández DE, Comerio MA, Otero G. 2021b. *Dictyodora-Nereites* dominated ichnofauna in the Silurian–Devonian turbidite-like deposits of central-western Gondwana (San Rafael Block, Argentina): New stratigraphic and bathymetric constraints. *J South Am Earth Sci* 108:103213.
- Gutiérrez C, Pazos PJ, Fernández DE. 2017. Analysis of the ichnogenus *Herradurichnus* in quartzites of the Balcarce Formation (lower Silurian) from the Tandilia System of Argentina. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 56:161-170.
- Hagadorn JW, Bottjer DJ. 1997. Wrinkle structures: Microbially mediated sedimentary structures common in subtidal siliciclastic settings at the Proterozoic-Phanerozoic transition. *Geology* 25:1047.
- Hagadorn JW, Bottjer DJ. 1999. Restriction of a Late Neoproterozoic Biotope: Suspect-Microbial Structures and Trace Fossils at the Vendian-Cambrian Transition. *Palaios* 14:73.
- Hakes WG. 1976. Trace fossils and depositional environment of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *The University of Kansas Paleontological Contributions* 63:1-46.
- Hall LD. 1863. Contributions to paleontology (Flora and Devonian period). New York State Cabinet 16:76-83.
- Häntzschel W. 1962. Trace fossils and Problemática. En: Moore RC, editor. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Vol. Miscellanea 1. Geological Society of America and University of Kansas Press. p 1-259.
- Häntzschel W. 1975. Trace fossils and Problemática. En: Teichert C, editor. *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Vol. Miscellanea 1. Geological Society of America and University of Kansas. p 0-269.
- Hauck TE, Dashtgard SE, Pemberton SG, Gingras MK. 2009. Brackish-water ichnological trends in a microtidal barrier island-embayment system, Kouchibouguac National Park, New Brunswick, Canada. *Palaios* 24:478-496.
- Heard TG, Pickering KT. 2007. Trace fossils as diagnostic indicators of deep-marine environments, Middle Eocene Ainsa-Jaca basin, Spanish Pyrenees. *Sedimentology* 55:809-844.
- Heijs SK, Sinninghe Damsté JS, Forney LJ. 2005. Characterization of a deep-sea microbial mat from an active cold seep at the Milano mud volcano in the Eastern Mediterranean Sea. *FEMS Microbiol Ecol* 54:47-56.
- Henry LC, Isbell JL, Limarino CO. 2014. The late Paleozoic El Imperial Formation, western Argentina: Glacial to post-glacial transition and stratigraphic correlations with arc-related basins in southwestern Gondwana. *Gondwana Research* 25:1380-1395.
- Herbosch A, Verniers J. 2011. What is the biostratigraphic value of the ichnofossil *Oldhamia* for the Cambrian: a review. *Geologica Belgica*:229-248.

- Heredia AM. 2015. Icnotaxonomía, etología e icnoestratigrafía del icnogénero *Dictyodora* Weiss en la Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico tardío), Mendoza, Argentina. Universidad de Buenos Aires.
- Herringshaw LG, McIlroy D. 2013. Bioinfiltration: Irrigation-Driven Transport of Clay Particles Through Bioturbated Sediments. *Journal of Sedimentary Research* 83:443-450.
- Hertweck G, Wehrmann A, Liebezeit G. 2007. Bioturbation structures of polychaetes in modern shallow marine environments and their analogues to Chondrites group traces. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 245:382-389.
- Higgs R. 2014. Shelf model for “deep-sea” flysch turbidites and implications for outcrop analogs. *AAPG Search and Discovery Article* 70157:1-16.
- Hillier RD, Morrissey LB. 2010. Process regime change on a Silurian siliciclastic shelf: controlling influences on deposition of the Gray Sandstone Formation, Pembrokeshire, UK. *Geological Journal* 45:26-58.
- Homann M, Heubeck C, Airo A, Tice MM. 2015. Morphological adaptations of 3.22 Ga-old tufted microbial mats to Archean coastal habitats (Moodies Group, Barberton Greenstone Belt, South Africa). *Precambrian Res* 266:47-64.
- Hovikoski J, Uchman A, Alsen P, Ineson J. 2019. Ichnological and Sedimentological Characteristics of Submarine Fan-Delta Deposits in a Half-Graben, Lower Cretaceous Palnatokes Bjerg Formation, NE Greenland. *Ichnos* 26:28-57.
- Hsieh S, Plotnick RE. 2020. The representation of animal behaviour in the fossil record. *Anim Behav* 169:65-80.
- Hsieh S, Schassburger A, Plotnick RE. 2019. The modern and fossil record of farming behavior. *Paleobiology* 45:395-404.
- Huang Q, Dong CZ, Dong RM, Jiang H, Wang S, Wang G, Fang B, Ding X, Niu L, et al. 2011. Archaeal and bacterial diversity in hot springs on the Tibetan Plateau, China. *Extremophiles* 15:549-563.
- Hundt R. 1912. Organische Keste aus dem Untersilur des Hüttchenherges bei Wunschendorf an der Elster. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*:91-95.
- Hundt R. 1913. Eine Ergänzung zu “Organische Reste aus dem Untersilur des Hüttchenberges bei Wunschendorf an der Elster.” *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*:80-81.
- Hunt AP, Lucas SG. 2007. Tetrapod Ichnofacies: A New Paradigm. *Ichnos* 14:59-68.
- Hunt AP, Lucas SG. 2016. The Case for Archetypal Vertebrate Ichnofacies. *Ichnos* 23:237-247.
- Jensen S, Neto De Carvalho C, Palacios T. 2016. Icnofósseis das Formações de Barrancos e de Colorada, Ordovícico, Zona de Ossa-Morena, Portugal e Espanha. *Comunicacoes Geologicas* 103:159-168.
- Jobe Z, Sylvester Z, Bolla Pittaluga M, Frascati A, Pirmez C, Minisini D, Howes N, Cantelli A. 2017. Facies architecture of submarine channel deposits on the western Niger Delta

- slope: Implications for grain-size and density stratification in turbidity currents. *J Geophys Res Earth Surf* 122:473-491.
- Jumars PA, Dorgan KM, Lindsay SM. 2015. Diet of Worms Emended: An Update of Polychaete Feeding Guilds. *Ann Rev Mar Sci* 7:497-520.
- Kakuwa Y, Webb J. 2007. Trace Fossils of a Middle to Upper Ordovician Pelagic Deep-Ocean Bedded Chert in Southeastern Australia. En: Bromley RG, Buatois LA, Mángano MG, Genise JF, Melchor RN, editors. *Sediment-Organism Interactions: A Multifaceted Ichnology*. Vol 88. SEPM Special Publication. p 267-276.
- Keighley DG, Pickerill RK. 1994. The ichnogenus *Beaconites* and its distinction from *Ancorichnus* and *Taenidium*. *Palaeontology* 37:305-337.
- Kemp PF. 1986. Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete *Euzonus mucronata* (Treadwell). *J Exp Mar Biol Ecol* 99:49-61.
- Kennard JM, James NP. 1986. Thrombolites and Stromatolites: Two Distinct Types of Microbial Structures. *Palaios* 1:492.
- Kikuchi K. 2018. The occurrence of *Paleodictyon* in shallow-marine deposits of the Upper Cretaceous Mikasa Formation, Hokkaido Island, northern Japan: Implications for spatiotemporal variation of the *Nereites* ichnofacies. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 503:81-89.
- Kitchell JA. 1979. Deep-sea foraging pathways: an analysis of randomness and resource exploitation. *Paleobiology* 5:107-125.
- Kleiman LE, Japas MS. 2009. The Choiyoi volcanic province at 34°S–36°S (San Rafael, Mendoza, Argentina): Implications for the Late Palaeozoic evolution of the southwestern margin of Gondwana. *Tectonophysics* 473:283-299.
- Knaust D. 2004. The oldest Mesozoic nearshore *Zoophycos*: Evidence from the German Triassic. *Lethaia* 37:297-306.
- Knaust D. 2009. Complex behavioural pattern as an aid to identify the producer of *Zoophycos* from the Middle Permian of Oman. *Lethaia* 42:146-154.
- Knaust D. 2012. Trace-Fossil Systematics. En: Knaust D, Bromley RG, editores. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*. Vol. 64. Elsevier. p 79-101.
- Knaust D. 2015. Siphonichnidae (new ichnofamily) attributed to the burrowing activity of bivalves: Ichnotaxonomy, behaviour and palaeoenvironmental implications. *Earth Sci Rev* 150:497-519.
- Knaust D. 2017. *Atlas of Trace Fossils in Well Core*. Cham: Springer International Publishing.
- Knaust D, Neumann C. 2016. *Asteriacites* von Schlotheim, 1820 – the oldest valid ichnogenus name – and other asterozoan-produced trace fossils. *Earth Sci Rev* 157:111-120.
- Korn H. 1929. Fossile Gasblasenbahnen aus dem Thüringer Palaeozoikum. Eine neue Deutung von Dictyodora. *Zeitschrift für Naturwissenschaften* 89:25-46.

- Kostić V, Pešić I, Filipović I. 1976. Fosilni tragovi ("bioglifi") iz Karbonskih tvorevina zapadne Srbije i njihov značaj. *Ann Géol Pénins Balk* 40:127-135.
- Kotake N. 1989. Paleoecology of the *Zoophycos* producers. *Lethaia* 22:327-341.
- Kotake N. 1991. Non-selective surface deposit feeding by the *Zoophycos* producers. *Lethaia* 24:379-385.
- Kotake N. 1992. Deep-sea echinurans: possible producers of *Zoophycos*. *Lethaia* 25:311-316.
- Kotake N. 2014. Changes in lifestyle and habitat of *Zoophycos* -producing animals related to evolution of phytoplankton during the Late Mesozoic: geological evidence for the 'benthic-pelagic coupling model'. *Lethaia* 47:165-175.
- Kováček M, Lehotský T. 2016. Ichnofosilie myslějovického souvrství drahanského kulmu (spodní karbon, moravskoslezská jednotka Českého masivu). *Geologické výzkumy na Moravě a ve Slezsku* 23:82-89.
- Koy K, Plotnick RE. 2007. Theoretical and Experimental Ichnology of Mobile Foraging. En: Miller III W, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems and Prospects*. Elsevier. Amsterdam. p 428-441.
- Kozur HW, Krainer K, Mostler H. 1996. Ichnology and sedimentology of the early Permian deep-water deposits from the Lercara-Roccapalumba area (Western Sicily, Italy). *Facies* 34:123-150.
- Kramer DL. 2001. Foraging Behavior. En: Fox CW, Roff DA, Fairbairn, DJ, editores. *Evolutionary Ecology, Concepts and Cases Studies*. Evolutionary Ecology. Oxford University Press. p 232–246.
- Krapovickas V, Mángano MG, Buatois LA, Marsicano CA. 2016. Integrated Ichnofacies models for deserts: Recurrent patterns and megatrends. *Earth Sci Rev* 157:61-85.
- Kristensen E, Penha-Lopes G, Delefosse M, Valdemarsen T, Quintana C, Banta G. 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Mar Ecol Prog Ser* 446:285-302.
- Lan Z, Chen ZQ. 2010. Paleodictyon from a nearshore paleoenvironmental setting in the Guadalupian (Middle Permian) of the Carnarvon Basin, Western Australia. *Australian Journal of Earth Sciences* 57:453-467.
- Lehane JR, Ekdale AA. 2016. Morphometric analysis of graphoglyptid trace fossils in two dimensions: Implications for behavioral evolution in the deep sea. *Paleobiology* 42:317-334.
- Lehotský T. 2016. Taxonomie a et ologická charakteristika fosilních stop moravického souvrství Nížkého Jeseníku (spodní karbon , moravskoslezská jednotka Českého masivu). Univerzita Palackého v Olomouci Přírodovědecká fakulta Katedra geologie.
- Limarino CO, Césari SN, Spalletti LA, Taboada AC, Isbell JL, Geuna S, Gulbranson EL. 2014. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: A record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Research* 25:1396-1421.

- Liu AG, McIlroy D, Brasier MD. 2010. First evidence for locomotion in the Ediacara biota from the 565 Ma Mistaken Point Formation, Newfoundland. *Geology* 38:123-126.
- Lockley MG, Rindsberg AK, Zeiler RM. 1987. The Paleoenvironmental Significance of the Nearshore *Curvolithus* Ichnofacies. *Palaios* 2:255.
- Löwemark L. 2015. Testing ethological hypotheses of the trace fossil *Zoophycos* based on Quaternary material from the Greenland and Norwegian Seas. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 425:1-13.
- Löwemark L, Lin I-T, Wang C-H, Schönfeld J. 2007. A Test of the Gardening Hypothesis for the Trace Fossil *Zoophycos*. En: Bromley RG, Buatois LA, Mángano MG, Genise JF, Melchor RN, editores. *Sediment-organism Interactions: A Multifaceted Ichnology*. SEPM Special Publication. Vol 88. p 79-86.
- Löwemark L, Schäfer P. 2003. Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and 14C study of the modern deep-sea *Zoophycos*. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:101-121.
- Löwemark L. 2012. Ethological analysis of the trace fossil *Zoophycos*: hints from the Arctic Ocean. *Lethaia* 45:290-298.
- Löwemark L, Lin HL, Sarnthein M. 2006. Temporal variations of the trace fossil *Zoophycos* in a 425 ka long sediment record from the South China Sea: implications for the ethology of the *Zoophycos* producer. *Geol Mag* 143:105-114.
- Luca de PHV, Basilici G. 2013. A prodeltaic system controlled by hyperpycnal flows and storm waves: Reinterpretation of the Punta Negra Formation (Lower-Middle Devonian, Argentine Precordillera). *Brazilian Journal of Geology* 43:673-694.
- M' Coy F. 1850. On some genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. *Annals and Magazine of Natural History* 2:270-290.
- M' Coy F. 1851a. On some new Protozoic Annulata. En: Selby FLS, George Johnston G, Charles C. Babington, Balfour MD, Taylor R, editores. *The Annals and Magazine of Natural History, Including Zoology, Botany, and Geology*. Vol. VII. Second Series. Londres. p 395-396.
- M' Coy F. 1851b. A synopsis of the classification of the British Palaeozoic rocks with a systematic description of the British Palaeozoic fossils in the Geological Museum of the University of Cambridge. En: Sedgwick A, Parker JW, Son, editores. West Strand, London. John W. Parker And Son, West Strand, Deighton, Bell & Co. ; and Macmillan & Co.
- MacEachern JA, Bann KL. 2008. The Role of Ichnology in Refining Shallow Marine Facies Models. En: Hampson GJ, Steel RJ, Burgess PM, Dalrymple RW, editores. *Recent Advances in Models of Siliciclastic Shallow-Marine Stratigraphy*. SEPM Special Publication. Vol 90. p 73-116.
- MacEachern JA, Bann KL. 2020. The *Phycosiphon* ichnofacies and the *Rosselia* ichnofacies: Two new ichnofacies for marine deltaic environments. *Journal of Sedimentary Research* 90(8):855-886.

- MacEachern JA, Bann KL, Gingras MK, Zonneveld J-Paul, Dashtgard SE, Pemberton SG. 2012. The Ichnofacies Paradigm. En: Knaust D, Bromley RG, editores. Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Developments in Sedimentology. Elsevier. Amsterdam. p 103-138.
- MacEachern JA, Bann KL, Pemberton SG, Gingras MK. 2007a. The Ichnofacies Paradigm: High-Resolution Paleoenvironmental Interpretation of the Rock Record. En: MacEachern JA, Bann KL, Gingras MK, Pemberton SG, editores. Applied Ichnology. SEPM Society for Sedimentary Geology. p 27-64.
- MacEachern JA, Gingras MK. 2007. Recognition of Brackish-Water Trace-Fossil Suites in the Cretaceous Western Interior Seaway of Alberta, Canada. En: Bromley R, Buatois LA, Genise JR, Mángano MG, Melchor RN, editores. Sediment–Organism Interactions: a Multifaceted Ichnology. SEPM Special Publication. Vol 88. P 149-194.
- MacEachern JA, Pemberton SG, Bann KL, Gingras MK. 2007b. Departures from the Archetypal Ichnofacies Recognition of Physico-Chemical Stresses in the Rock Record. En: MacEachern JA, Bann KL, Gingras MK, Pemberton SG, editores. Applied Ichnology, SEPM Short Course Notes. Vol 52. p 65-93.
- MacEachern JA, Pemberton SG, Gingras MK, Bann KL. 2007c. The Ichnofacies Paradigm: A Fifty-Year Retrospective. En: Miller III W, editor. Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects. Elsevier. p 52-77.
- Macleay WS. 1839. Note on the annelida. En: The Silurian System. Vol. Part II. Londres. John Murray. p 699-701.
- MacNaughton RB, Narbonne GM, Dalrymple RW. 2000. Neoproterozoic slope deposits, Mackenzie Mountains, northwestern Canada: implications for passive-margin development and Ediacaran faunal ecology. Can J Earth Sci 37:997-1020.
- Maisano L. 2019. Estructuras sedimentarias generadas por presencia de matas microbianas en un ambiente evaporítico costero: Procesos de formación y preservación. Universidad Nacional del Sur.
- Maisano L, Cuadrado DG, Gómez EA. 2019. Processes of MISS-formation in a modern siliciclastic tidal flat, Patagonia (Argentina). Sediment Geol 381:1-12.
- Malekzadeh M, Wetzel A. 2020. *Paleodictyon* in shallow-marine settings - An evaluation based on eocene examples from iran. Palaios 35:377-390.
- Mallet C, Agogué H, Bonnemoy F, Guizien K, Orvain F, Dupuy C. 2014. Structures of benthic prokaryotic communities and their hydrolytic enzyme activities resuspended from samples of intertidal mudflats: An experimental approach. J Sea Res 92:158-169.
- Mallison H, Wings O. 2014. Photogrammetry in paleontology—a practical guide. Journal of Paleontological Techniques 12:1-31.
- Manassero MJ, Cingolani C, Abre P, Uriz N. 2005. Facies sedimentarias de la Formación Río Seco de los Castaños (Silúrico-Devónico) del Bloque de San Rafael, Mendoza. XVI Congreso Geológico Argentino. La Plata. p 9-16.

- Manassero MJ, Cingolani CA, Abre P. 2009. A Silurian - Devonian marine platform-deltaic system in the San Rafael Block, Argentine Precordillera-Cuyania terrane: Lithofacies and provenance. *Geol Soc Spec Publ* 314:215-240.
- Mángano MG, Buatois LA. 2004. Ichnology of Carboniferous tide-influenced environments and tidal flat variability in the North American Midcontinent. *Geol Soc Spec Publ* 228:157-178.
- Mángano MG, Buatois LA. 2016. The Cambrian Explosion. En: Mángano MG, Buatois LA, editores. The trace fossil record of major evolutionary events. *Topics in Geobiology*. Vol 39. p 73-126.
- Mángano MG, Buatois LA, Limarino CO, Tripaldi A, Caselli A. 2003. El icnogénero *Psammichnites* Torell, 1870 en la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Superior de la cuenca Calingasta-Uspallata. *Ameghiniana* 40:601-608.
- Mángano MG, Buatois LA, Maples CG, West RR. 2000. A new ichnospecies of *Nereites* from carboniferous tidal-flat facies of Eastern Kansas, USA: Implications for the *Nereites*-*Neonereites* debate. *J Paleontol* 74:149-157.
- Mángano MG, Buatois LA, Muñiz Guinea F. 2005. Ichnology of the Alfarcito Member (Santa Rosita Formation) of northwestern Argentina: animal-substrate interactions in a lower Paleozoic wave-dominated shallow sea. *Ameghiniana* 42:661-668.
- Mángano MG, Droser ML. 2004. The Ichnologic Record of the Ordovician Radiation. En: Webby BD, Paris F, Droser ML, Percival IG, editores. The Great Ordovician Biodiversification Event. Columbia University Press. New York. p 369-379.
- Mango MJ, Albanesi GL. 2019. Ordovician (Floian-lower Darriwilian) conodont biofacies of the San Juan Formation in the Cerro Viejo of Huaco, Argentine Precordillera. *Mar Micropaleontol* 153:101784.
- Mariotti G, Pruss SB, Perron JT, Bosak T. 2014. Microbial shaping of sedimentary wrinkle structures. *Nat Geosci* 7:736-740.
- Martin AJ, Rindsberg AK. 2007. Arthropod Tracemakers of *Nereites*? Neoichnological Observations of Juvenile Limulids and their Paleoichnological Applications. *Trace Fossils*:478-491.
- Martin KD. 2004. A re-evaluation of the relationship between trace fossils and dysoxia. Geological Society, London, Special Publications 228:141-156.
- Martinsson A. 1970. Toponomy of trace fossils. En: Crimes TP, Harper JC, editores. *Trace Fossils*. Vol. 3. Geological Journal Special Issue. p 323-330.
- Massalonga A. 1855. *Zoophycos*, novum genus Plantarum fossilium. Verona. Antonelli. p 52.
- Mata SA, Bottjer DJ. 2009. The paleoenvironmental distribution of Phanerozoic wrinkle structures. *Earth Sci Rev* 96:181-195.

- Mata SA, Bottjer DJ. 2013. Facies control on lower Cambrian wrinkle structure development and paleoenvironmental distribution, southern Great Basin, United States. *Facies* 59:631-651.
- McCann T. 1989. The ichnogenus *Desmograpton* from the Silurian of Wales—first record from the Paleozoic. *J Paleontol* 63:950-953.
- McCann T. 1990. Distribution of Ordovician-Silurian ichnofossil assemblages in Wales - implications for Phanerozoic ichnofaunas. *Lethaia* 23:243-255.
- McCann T. 1993. A *Nereites* Ichnofacies from the Ordovician-Silurian Welsh Basin. *Ichnos* 3:39-56.
- McCann T, Pickerill RK. 1988. Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. *J Paleontol* 62:330-348.
- McHargue T, Pyrcz MJ, Sullivan MD, Clark JD, Fildani A, Romans BW, Covault JA, Levy M, Posamentier HW, et al. 2011. Architecture of turbidite channel systems on the continental slope: Patterns and predictions. *Mar Pet Geol* 28:728-743.
- McIlroy D. 2004a. The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis: introduction. Geological Society, London, Special Publications 228:1-2.
- McIlroy D. 2004b. Some ichnological concepts, methodologies, applications and frontiers. Geological Society, London, Special Publications 228:3-27.
- McIlroy D. 2008. Ichnological analysis: The common ground between ichnofacies workers and ichnofabric analysts. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 270:332-338.
- McIlroy D, Brasier MD. 2017. Ichnological evidence for the Cambrian explosion in the Ediacaran to Cambrian succession of Tanafjord, Finnmark, northern Norway. Geological Society, London, Special Publications 448:351-368.
- Melchor RN, Cardonatto MC. 2014. Insights on the Behavior of Late Paleozoic Aquatic Crustaceans (*Pygocephalomorpha?*): Compound Trace Fossils from Western Argentina. *Ichnos* 21:76-99.
- Melchor RN, Cardonatto MC, Tickj H. 2013. Diverse deep marine trace fossils from the early Palaeozoic metasedimentary rocks of the Las Lagunitas Formation, Frontal Cordillera Argentina. SLIC: Abstracts and Intra-symposium Fieldtrip. Universidad Nacional de La Pampa. Argentina. p 47.
- Memória SC, Netto RG, de Andrade LS, Sedorko D, Cisneros JC, Agostinho SM. 2021. Ichnofauna from the Silurian–Devonian beds of the Parnaíba Basin at Poti River Canyon (Piauí State, NE Brazil). *J South Am Earth Sci* 110:103376.
- Meng Q-R, Wang E, Hu J-M. 2005. Mesozoic sedimentary evolution of the northwest Sichuan basin: Implication for continued clockwise rotation of the South China block. *Geol Soc Am Bull* 117:396.
- Metz R. 2012. The Trace Fossil *Paleodictyon* within The *Cruziana* Ichnofacies: First Record from The Devonian in Pennsylvania. *Ichnos* 19:190-193.

- Miguez-Salas O, Rodríguez-Tovar FJ. 2019. Ichnofacies distribution in the Eocene-Early Miocene Petra Tou Romiou outcrop, Cyprus: sea level dynamics and palaeoenvironmental implications in a contourite environment. *International Journal of Earth Sciences* 108:2531-2544.
- Miguez-Salas O, Rodríguez-Tovar FJ, Ekdale AA, Kaiser S, Brandt A, Gooday AJ. 2023. Northernmost (Subarctic) and deepest record of Paleodictyon: paleoecological and biological implications. *Sci Rep* 13:7181.
- Miguez-Salas O, Rodríguez-Tovar FJ, de Weger W. 2021. The Late Miocene Rifian corridor as a natural laboratory to explore a case of ichnofacies distribution in ancient gateways. *Sci Rep* 11:4198.
- Mikuláš R. 1993. New information on trace fossils of the early Ordovician of Prague Basin (Barrandian area, Czech Republic). *Journal - Czech Geological Society* 38:171-182.
- Mikuláš R, Lehotský T, Bábek O. 2002. Lower carboniferous ichnofabrics of the culm facies: A case study of the moravice formation (Moravia and Silesia, Czech Republic). *Geologica Carpathica* 53:141-148.
- Mikuláš R, Lehotský T, Bábek O. 2004. Trace fossils of the Moravice Formation from the southern Nízký Jeseník Mts. (Lower Carboniferous, culm facies; Moravia, Czech Republic). *Bull Geosci* 79:81-98.
- Miller III W. 2012. On the doctrine of ichnotaxonomic conservatism: the differences between ichnotaxa and biotaxa. *Neues Jahrb Geol Palaontol Abh* 265:295-304.
- Miller MF. 1991. Morphology and Paleoenvironmental Distribution of Paleozoic Spirophyton and Zoophycos: Implications for the *Zoophycos* Ichnofacies. *Palaios* 6:410.
- Miller MF. 2003. Styles of behavioral complexity recorded by selected trace fossils. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:33-43.
- Miller W. 2007. *Trace Fossils*. Amsterdam: Elsevier.
- Miller W. 2014. Mystery of the graphoglyptids. *Lethaia* 47:1-3.
- Miller William. 2007. Complex Trace Fossils. En: Miller III W, editor. *Trace fossils. Concepts, problems, prospects*. Amsterdam. Elsevier. p 458-465.
- Minter NJ, Braddy SJ, Davis RB. 2007. Between a rock and a hard place: arthropod trackways and ichnotaxonomy. *Lethaia* 40:365-375.
- Monaco P, Bracchini L, Rodríguez-Tovar FJ, Uchman A, Coccioni R. 2017b. Evolutionary trend of *Zoophycos* morphotypes from the Upper Cretaceous-Lower Miocene in the type pelagic sections of Gubbio, Italy. *Lethaia* 50:41-57.
- Morel EM, Cingolani CA, Ganuza D, Uriz NJ, Bodnar J. 2017. Primitive Vascular Plants and Microfossils from the Río Seco de los Castaños Formation, San Rafael Block, Mendoza Province, Argentina. En: Cingolani, CA, editor. *Pre-Carboniferous evolution of the San Rafael Block, Argentina, Springer Earth System Sciences*. p 209-220.
- Morel EM, Cingolani CA, Ganuza DG, Uriz NJ. 2006. El registro de Lycophytas primitivas en la Formación Río Seco de los Castaños, Bloque de San Rafael, Mendoza. IX

Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Córdoba. Academia Nacional de Ciencias. Resúmenes:47.

- Mulder T, Alexander J. 2001. The physical character of subaqueous sedimentary density flow and their deposits. *Sedimentology* 48:269-299.
- Mulder T, Faugères J-C, Gonthier E. 2008. Mixed Turbidite–Contourite Systems. *Developments in Sedimentology* 60: 435-456.
- Müller AH. 1962. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. *Freiberger ForschHft* 151:5-49.
- Müller HB. 1971. Über *Dictyodora liebeana* (Ichnia invertebrata lrum),. En: Beitrag zur Taxiologie und Ókologie sedimcntfresseodcr Endobiooteo. Vol. 13. Monatsber: Deutsche Akademie der Wissenschaften zu Berlin. p 136-151.
- Murchison RI. 1839. The Silurian system, founded on geological research in the counties of Salop, Hereford, Radnor, Montgomery, Caermarthen, Brecon, Pembroke, Monmouth, Gloucester, Worcester, and Stafford: with descriptions of the coalfields and overlying formations. Londres. John Murray.
- Muszer J. 2020a. First discovery of Mississippian trace fossils in the Świebodzice unit from the Witoszów region (SW Poland). *Geological Quarterly* 64:838-860.
- Muszer J. 2020b. Trace fossils from the Mississippian of the Piaskowa Góra section (the Intra-Sudetic Basin, SW Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 90.
- Muszer J, Uglik M. 2013. Palaeoenvironmental reconstruction of the Upper Visean Paprotnia Beds (Bardo Unit, Polish Sudetes) using ichnological and palaeontological data. *Geological Quarterly* 57:365-384.
- Mutti E, Ricci Lucchi F. 1972. Le torbiditi dell'Appennino settentrionale: introduzione all' analisi di facies. *Memori della Società Geologica Italiana* 11:161-199.
- Myrow PM, Fischer W, Goodge JW. 2002. Wave-Modified Turbidites: Combined-Flow Shoreline and Shelf Deposits, Cambrian, Antarctica. *Journal of Sedimentary Research* 72:641-656.
- Nasiri Y, Reza MH, Mahboubi A, Olivero D, Mosaddegh H. 2020. *Zoophycos* ichnogenus distribution and paleoenvironmental analysis: examples from the Mississippian Mobarak formation (Alborz Basin, Iran). *Hist Biol* 32:848-867.
- Nathorst AG. 1881. Om spår of några evertebrerade djur mm och deras paleontologiska betydelse En: Svensk K, Vetensk. Handling.
- Neto de Carvalho C. 2001. Implicações geométricas na etologia do produtor de *Dictyodora tenuis* (M'Coy) no Arenigiano de Barrancos (Portugal): custos e benefícios de ser um pioneiro. XVII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Vol. 5 (2): 369-37.
- Neto EF, Agostinho S, Sedorko D, de Jesus Andrade E, Vieira Batista Z, Alves Moreira Junior C, Lima Filho M. 2023. Ichnology in storm and fair-weather beds of an epeiric sea (Pimenteira Formation, Devonian, Brazil). *J South Am Earth Sci* 122:104162.

- Nicholson HA. 1873. Contributions to the study of the errant Annelides of the older palaeozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London* 21:288-290.
- Nicholson HA, Etheridge R. 1880. A monograph of the Silurian fossils of the Girvan district in Ayrshire, with special reference to those contained in the «Gray collection». Edinburg y Londres. Blackwood and sons.
- Noffke N. 2000. Extensive microbial mats and their influences on the erosional and depositional dynamics of a siliciclastic cold water environment (Lower Arenigian, Montagne Noire, France). *Sediment Geol* 136:207-215.
- Noffke N. 2009. The criteria for the biogeneicity of microbially induced sedimentary structures (MISS) in Archean and younger, sandy deposits. *Earth Sci Rev* 96:173-180.
- Noffke N. 2010a. *Geobiology: Microbial mats in sandy deposits from the Archean to today*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Noffke N. 2010b. A modern perspective on ancient life: The question of the rise of cyanobacteria in earth history. *Journal of Earth Science* 21:9-10.
- Noffke N, Awramik SM. 2013. Stromatolites and MISS—Differences between relatives. *GSA Today* 23:4-9.
- Noffke N, Beraldi-Campesi H, Callefo F, Carmona N, Cuadrado DG, Hickman- Lewis K, Homann M, Mitchell R, Sheldon N, et al. 2022a. Microbially induced sedimentary structures (MISS). En: *Treatise Online*. Vol. 2. Part B. *Treatise Online*. p 1-29.
- Noffke N, Beukes N, Bower D, Hazen RM, Swift DJP. 2008. An actualistic perspective into Archean worlds - (cyano-)bacterially induced sedimentary structures in the siliciclastic Nhlazatse Section, 2.9 Ga Pongola Supergroup, South Africa. *Geobiology* 6:5-20.
- Noffke N, Beukes N, Gutzmer J, Hazen R. 2006. Spatial and temporal distribution of microbially induced sedimentary structures: A case study from siliciclastic storm deposits of the 2.9Ga Witwatersrand Supergroup, South Africa. *Precambrian Res* 146:35-44.
- Noffke N, Gerdes G, Klenke T. 2003. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty, and evaporitic carbonatic). *Earth Sci Rev* 62:163-176.
- Noffke N, Gerdes G, Klenke T, Krumbein WE. 2001. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, hydrological and depositional conditions within recent and pleistocene coastal facies zones (Southern Tunisia). *Facies* 49:23-30.
- Noffke N, Knoll AH, Grotzinger JP. 2002. Sedimentary Controls on the Formation and Preservation of Microbial Mats in Siliciclastic Deposits: A Case Study from the Upper Neoproterozoic Nama Group, Namibia. *Palaio* 17:533-544.
- Noffke, N, Beraldi-Campesi, H, Callefo, F, Carmona, N, Cuadrado, DG, Hickman-Lewis, K, Homann, M, Xiao, S. 2022. Microbially Induced Sedimentary Structures (MISS). *Treatise Online* 162 (2): Article 5.

- Noffke N, Mángano MG, Buatois LA. 2022b. Biofilm harvesters in coastal settings of the early Palaeozoic. *Lethaia* 55:1-18.
- Noll, SH., Netto, RG. 2018. Microbially induced sedimentary structures in late Pennsylvanian glacial settings: A case study from the Gondwanan Paraná Basin. *Journal of South American Earth Sciences* 88: 385–398.
- Núñez E. 1976. Descripción geológica de la Hoja Nihuil. Buenos Aires. Informe Inédito, Servicio Geológico Nacional. Buenos Aires. p1-112.
- Olivero D. 2003. Early Jurassic to Late Cretaceous evolution of *Zoophycos* in the French Subalpine Basin (southeastern France). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:59-78.
- Olivero D. 2007. *Zoophycos* and the Role of Type Specimens in Ichnotaxonomy. En: Miller WI, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. p 219-231.
- Olivero D, Gaillard C. 1996. Paleoecology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France. *Ichnos* 4:249-260.
- Olivero D, Gaillard C. 2007. A Constructional Model for *Zoophycos*. En: Miller WI, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. p 466-477.
- Olivero EB, López C. MI, Malumián N, Torres Carbonell PJ. 2010. Eocene graphoglyptids from shallow-marine, highenergy, organic-rich, and bioturbated turbidites, Fuegian Andes, Argentina. *Acta Geologica Polonica* 60:77-91.
- Olivero EB, Medina FA, López C. MI. 2009. The stratigraphy of Cretaceous mudstones in the eastern Fuegian Andes: New data from body and trace fossils. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 64:60-69.
- Ordoñez OF, Flores MR, Dib JR, Paz A, Farías ME. 2009. Extremophile culture collection from Andean lakes: Extreme pristine environments that host a wide diversity of microorganisms with tolerance to UV radiation. *Microb Ecol* 58:461-473.
- Orr PJ. 1994. Trace fossil tiering within event beds and preservation of frozen profiles: an example from the Lower Carboniferous of Menorca. *Palaios* 9:202-210.
- Orr PJ. 1995. A deep-marine ichnofaunal assemblage from Llandovery strata of the Welsh Basin, west Wales, UK. *Geol Mag* 132:267-285.
- Orr PJ. 1996. The ichnofauna of the Skiddaw Group (early Ordovician) of the Lake District, England. *Geol Mag* 133:193-216.
- Orr PJ. 2001. Colonization of the deep-marine environment during the early Phanerozoic: The ichnofaunal record. *Geological Journal* 36:265-278.
- Orr PJ, Benton MJ, Trewin NH. 1996. Deep marine trace fossil assemblages from the Lower Carboniferous of Menorca, Balearic Islands, western Mediterranean. *Geological Journal* 31:235-258.
- Orr PJ, Howe MPA. 1999. Macrofauna and ichnofauna of the Manx Group (early Ordovician), Isle of Man. *Geol Soc Spec Publ* 160:33-44.

- Orr PJ, Pickerill RK. 1995. Trace fossils from early Silurian flysch of the Waterville Formation, Maine, USA. *Northeastern Geology and Environmental Sciences* 17:394-414.
- Orvain F, De Crignis M, Guizien K, Lefebvre S, Mallet C, Takahashi E, Dupuy C. 2014. Tidal and seasonal effects on the short-term temporal patterns of bacteria, microphytobenthos and exopolymers in natural intertidal biofilms (Brouage, France). *J Sea Res* 92:6-18.
- Osgood RC. 1970. Trace fossils of Cincinnati area. *Palaeontographia Americana* 6:281-444.
- Pan J. 2021. Microbes and Marine Sediments: A Lifelong Relationship on Earth's Biosphere. *Microbes: The Foundation Stone of the Biosphere* : 57-88.
- Pan J, Bournod CN, Pizani N V., Cuadrado DG, Carmona NB. 2013. Characterization of Microbial Mats from a Siliciclastic Tidal Flat (Bahía Blanca Estuary, Argentina). *Geomicrobiol J* 30:665-674.
- Pan J, Pratolongo PD, Cuadrado DG. 2018. Geological, Physical and Chemical Foundations. En: *Mudflat Ecology*. Cham: Springer International Publishing. p 11-42.
- Parizot M., Eriksson PG, Aifa T, Sarkar S, Banerjee S, Catuneanu O,...Boshoff AJ. 2005. Suspected microbial mat-related crack-like sedimentary structures in the Palaeoproterozoic Magaliesberg Formation sandstones, South Africa. *Precambrian Research* 138(3-4):274-296.
- Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, Meziane T, Hubas C. 2014. Organisms as cooperative ecosystem engineers in intertidal flats. *J Sea Res* 92:92-101.
- Pazos PJ. 2002. Palaeoenvironmental Framework of the Glacial-Postglacial Transition (Late Paleozoic) in the Paganzo-Calingasta Basin (Southern South America) and the Great Karoo-Kalahari Basin (Southern Africa): Ichnological Implications. *Gondwana Research* 5:619-640.
- Pazos PJ, Fernández ED. 2010. Three-dimensionally integrated trace fossils from shallow-marine deposits in the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin (Argentina): *Hillichnus agrioensis* isp. nov. *Acta Geologica Polonica* 60:105-118.
- Pazos PJ, Gutiérrez C. 2022. All post-Cambrian ichnospecies of *Psammichnites* Torell, 1870 belong to *Olivellites* Fenton and Fenton, 1937 b. *Geological Society, London, Special Publications* 522.
- Pazos PJ, Gutiérrez C, Fernández DE, Heredia AM, Comerio M. 2015a. The unusual record of *Nereites*, wrinkle marks and undermat mining trace fossils from the late Silurian–earliest Devonian of central-western margin of Gondwana (Argentina). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 439:4-16.
- Pazos PJ, Heredia AM, Fernández DE, Gutiérrez C, Comerio M. 2015b. The ichnogenus *Dictyodora* from late Silurian deposits of central-western Argentina: Ichnotaxonomy, ethology and ichnostratigraphical perspectives from Gondwana. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 439:27-37.

- Pazos PJ, Di Pasquo M, Amenabar CR. 2007. Trace fossils of the glacial to postglacial transition in the el imperial formation (Upper Carboniferous), San Rafael Basin, Argentina. *SEPM Special Publications* 88:137-147.
- Peakall J, Best J, Baas JH, Hodgson DM, Clare MA, Talling PJ, Dorrell RM, Lee DR. 2020. An integrated process-based model of flutes and tool marks in deep-water environments: Implications for palaeohydraulics, the Bouma sequence and hybrid event beds. *Sedimentology* 67:1601-1666.
- Pek I., Zapletal J, Lang V. 1978. Trace fossils from the Lower Carboniferous of Moravia. *Casopis pro mineralogii a geologii* 23:255-263.
- Pek I. 1986. Ichnofosilie moravskoslezského kulmu. Palacký University, Olomouc.
- Pek I, Gába Z, Mikuláš R. 1994. Ichnofossil *Paleodictyon* (*Glenodictyum*) *praedictum* from Štítý (Upper Cretaceous, Moravia, Czech Republic). *Věstník Českého geologického ústavu* 69:47-49.
- Pemberton SG, MacEachern JA, Saunders T. 2004. Stratigraphic applications of substrate-specific ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record. En: McIlroy D, editor. *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Vol. 228. Special Publications. London: The Geological Society. p 29-62.
- Peralta SH. 2005. The Lower Emsian?-Middle Devonian? extensional basins of the Los Sombremos and Rinconada Formations: its tecto-sedimentary significance in the evolution of the Precordillera. *Gondwana* 12. Mendoza. Academia Nacional de Ciencias: p 285-285.
- Pérez Luján SB, Boedo FL, Ariza JP, Vujovich GI, Alvarado P, Kay SM. 2021. The Cuyano proto-ocean between the Chilenia and Cuyania terranes: rifting and plume interaction during the Neoproterozoic – early Palaeozoic evolution of the SW Gondwana margin. *Geol Mag* 158:1773-1794.
- Di Persia CA. 1972. Breve nota sobre la edad de la denominada Serie de la Horqueta-Zona Sierra Pintada. 4ª Jornadas Geológicas Argentinas. Departamento de San Rafael, Provincia de Mendoza. Vol 3:29-41.
- Pettijohn FJ, Potter PE. 1964. Classification of primary sedimentary structures. En: *Atlas and Glossary of Primary Sedimentary Structures*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. p 3-9.
- Pfeiffer von H. 1954. Der Bohlwn bei Saalfeld. *Beiheft zur Zeitschrift Geologie* 11:1-105.
- Pfeiffer von H. 1959. Über *Dictyodora liebeana* (Weiss). *Geologie* 8:425-439.
- Pfeiffer von H. 1968. Die Spurenfossilien des Kulms (Dinants) und Devons der Frankenwenwälder Querzone (Thüringer). *Jahrbuch der Geologie* 2:651-717.
- Pickerill RK. 1981. Trace fossils in a lower Paleozoic submarine canyon sequence - the Siegas formation of northwestern New Brunswick, Canada. *Maritime Sediments & Atlantic Geology* 17:37-58.

- Pickerill RK. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. En: Donovan SK, editor. The Palaeobiology of Trace Fossils. Chichester: John Wiley. p 3-42.
- Pickerill RK. 2007. Trace fossils from the Upper Ordovician (Caradoc) of the Berwyn Hills, Central Wales. *Geological Journal* 12:1-16.
- Pickerill RK, Fillion D. 1983. On the Tremadoc-Arenig and Lower-Upper Tremadoc boundaries in the Bell Island Group, Conception Bay, eastern Newfoundland. *Maritime Sediments and Atlantic Geology*:21-30.
- Pickerill RK, Fyffe LR, Forbes WH. 1987. Late Ordovician-Early Silurian trace fossils from the Matapedia Group, Tobique River, western New Brunswick. *Atlantic Geology* 23:77-88.
- Pierre G, Zhao JM, Orvain F, Dupuy C, Klein GL, Graber M, Maugard T. 2014. Seasonal dynamics of extracellular polymeric substances (EPS) in surface sediments of a diatom-dominated intertidal mudflat (Marennes-Oléron, France). *J Sea Res* 92:26-35.
- Piper DW, Normark WR. 2001. Sandy fans--from Amazon to Hueneme and beyond. *Am Assoc Pet Geol Bull* 85:1407-1438.
- Poiré DG, Cingolani CA, Morel E. 2002. Características sedimentológicas de la Formación Río Seco de los Castaños en el perfil de Agua del Blanco: pre-Carbonífero del Bloque de San Rafael. XV Congreso Geológico Argentino. El Calafate. p 129-133.
- Porada H, Bouougri EH. 2007. Wrinkle structures—a critical review. *Earth Sci Rev* 81:199-215.
- Porada H, Ghergut J, Bouougri EH. 2008. *Kinneyia*-Type Wrinkle Structures--Critical Review And Model Of Formation. *Palaaios* 23:65-77.
- Pratt BR. 2021. *Kinneyia*-type wrinkle structures on sandstone beds: not microbially induced but deformation features caused by synsedimentary earthquakes. *Palaaios* 36:313-325.
- Pratt DR, Pilditch CA, Lohrer AM, Thrush SF. 2014. The effects of short-term increases in turbidity on sandflat microphytobenthic productivity and nutrient fluxes. *J Sea Res* 92:170-177.
- Prèlat A, Hodgson DM., Flint SS. 2009. Evolution, architecture and hierarchy of distributary deep-water deposits: a high-resolution outcrop investigation from the Permian Karoo Basin, South Africa. *Sedimentology* 56:2132-2154.
- Prescott ZM, Stimson MR, Dafoe LT, Gibling MR, Macrae RA, Calder JH, Hebert BL. 2014. Microbial mats and ichnofauna of a fluvial-tidal channel in the lower Pennsylvanian Joggins Formation, Canada. *Palaaios* 29:624-645.
- Pruss S, Fraiser M, Bottjer DJ. 2004. Proliferation of Early Triassic wrinkle structures: Implications for environmental stress following the end-Permian mass extinction. *Geology* 32:461.
- Przeslawski R, Dundas K, Radke L, Anderson TJ. 2012. Deep-sea Lebensspuren of the Australian continental margins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 65:26-35.

- Radonjić M. 2020. Hyperpycnites within the Devonian-carboniferous Flysch of the carpatho-balkanides (Kostadinovica, Eastern Serbia). *Geologia Croatica* 73:131-142.
- Ramos VA, Jordan TE, Allmendinger RW, Mpodozis C, Kay SM, Cortés JM, Palma M. 1986. Paleozoic terranes of the central Argentine-Chilean Andes. *Tectonics* 5:855-880.
- Rauff H. 1892. Über Pseudoorganismen, besonders über *Dictyodora* and *Crossopodia*: *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 44:561-564.
- von Raumer J, Stampfli G, Borel G, Bussy F. 2002. Organization of pre-Variscan basement areas at the north-Gondwanan margin. *International Journal of Earth Sciences* 91:35-52.
- von Raumer JF, Stampfli GM, Bussy F. 2003. Gondwana-derived microcontinents — the constituents of the Variscan and Alpine collisional orogens. *Tectonophysics* 365:7-22.
- Reynolds RR. 2015. The ichnology of the Winterhouse Formation. Memorial University of Newfoundland.
- Richiano S. 2015. Environmental factors affecting the development of the Zoophycos ichnofacies in the Lower Cretaceous Río Mayer Formation (Austral Basin, Patagonia). *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 439:17-26.
- Richter R. 1952. Fluidal-Textur in Sediment-Gesteinen und über Sedifluktion überhaupt. *Notizbl Hess Landesamtes. Bodenforsch Wiesb* 6:67-81.
- Rindsberg A. 2015. Construction of ichnogeneric names. *Annales Societatis Geologorum Poloniae. Polskie Towarzystwo Geologiczne*. p 529-549.
- Rindsberg AK. 1994. Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous formations. *Bulletin of the Geological Survey of Alabama* 158:1–107.
- Rindsberg AK. 2012. Ichnotaxonomy: Finding Patterns in a Welter of Information. En: Dirk K, Bromley RG, editores. *Developments in Sedimentology*. Vol. 64. Elsevier. p 45-78.
- Rindsberg AK. 2018. Ichnotaxonomy as a science. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*. p 91-110.
- Rindsberg AK, Martin AJ. 2003. *Arthropycus* in the Silurian of Alabama (USA) and the problem of compound trace fossils. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:187-219.
- Rodríguez-Tovar FJ. 2022. Ichnological analysis: A tool to characterize deep-marine processes and sediments. *Earth Sci Rev* 228:104014.
- Rodríguez-Tovar FJ, van Dijk G, Maars J, Andreetto F, Hernández-Molina FJ, Krijgsman W. 2023. Ichnological analysis of the Messinian-Zanclean (Miocene-Pliocene) transition at Eraclea Minoa (Sicily): Tracemaker response to the Terminal Messinian Flood. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 619:111539.
- Rodríguez-Tovar FJ, Miguez-Salas O, Hernández-Molina FJ, Hüneke H. 2020a. First Record of Graphoglyptids in Cyprus: Indicative Presence of Turbidite Deposits at the Pakhna Formation. *Ichnos* 27:237-243.

- Rodríguez-Tovar FJ, Pujalte V, Payros A. 2020b. Danian-lower Selandian Microcodium-rich calcarenites of the Subbetic Zone (SE Spain): Record of Nereites ichnofacies in a deep-sea, base-of-slope system. *Sediment Geol* 406:105723.
- Rodríguez-Tovar FJ, Uchman A. 2004. Ichnotaxonomic analysis of the Cretaceous/Palaeogene boundary interval in the Agost section, south-east Spain. *Cretac Res* 25:635-647.
- Rona PA, Seilacher A, de Vargas C, Gooday AJ, Bernhard JM, Bowser S, Vetriani C, Wirsén CO, Mullineaux L, et al. 2009. *Paleodictyon nodosum*: A living fossil on the deep-sea floor. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 56:1700-1712.
- Ruban DA, Al-Husseini MI, Iwasaki Y. 2007. Review of Middle East Paleozoic plate tectonics. *GeoArabia* 12:35-56.
- Rubinstein C V., Steemans P. 2007. New palynological data from the Devonian Villavicencio Formation, Precordillera of Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 44:3-9.
- Rubinstein CV. 1997. Primer registro de palinomorfos silúricos en la Formación La Horqueta, Bloque de San Rafael, provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 34:163-167.
- Sapenfield A, Droser M, Kemmedy M, McKenzie R. 2012. The oldest *Zoophycos* and implications for Early Cambrian deposit feeding. *Geol Mag* 149:1118-1123.
- Sarkar S, Banerjee S, Samanta P, Chakraborty N, Chakraborty PP, Mukhopadhyay S, Singh AK. 2014. Microbial mat records in siliciclastic rocks: Examples from Four Indian Proterozoic basins and their modern equivalents in Gulf of Cambay. *J Asian Earth Sci* 91:362-377.
- Sato AM, Llambías EJ, Basei MAS, Castro CE. 2015. Three stages in the Late Paleozoic to Triassic magmatism of southwestern Gondwana, and the relationships with the volcanogenic events in coeval basins. *J South Am Earth Sci* 63:48-69.
- Savrda CE. 2007. Taphonomy of Trace Fossils. En: Miller WI, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. p 92-109.
- Savrda CE, Bottjer DJ. 1991. Oxygen-related biofacies in marine strata: an overview and update. *Geological Society, London, Special Publications* 58:201-219.
- Schafhäutl KE. 1851. *Geognostische untersuchungen des südbayerischen Alpengebirges*. München.
- Schieber J. 1986. The possible role of benthic microbial mats during the formation of carbonaceous shales in shallow Mid-Proterozoic basins. *Sedimentology* 33:521-536.
- Schieber J. 1999. Distribution and deposition of mudstone facies in the Upper Devonian Sonyea Group of New York. *Journal of Sedimentary Research* 69:909-925.
- Schieber J. 2004. Microbial mats in the siliciclastic rock record: a summary of diagnostic features. En: *The Precambrian earth: tempos and events*. Vol. 12. Amsterdam. Elsevier. p 663-673.

- Schieber J. 2007. Microbial mats on muddy substrates-examples of possible sedimentary features and underlying processes. En: Schieber J, Bose PK, Eriksson PG, Banerjee S, Sarkar S, Altermann O, Catuneanu O, editores. Atlas of microbial mat features preserved within the siliciclastic rock record. Vol. 2. Elsevier. p 117-134.
- Schieber J, Bose PK, Eriksson PG, Banerjee S, Sarkar S, Altermann W, Catuneanu O. 2007. Atlas of Microbial Mat Features Preserved within the Siliciclastic Rock Record. First Edition. Schieber J, Bose PK, Eriksson PG, Banerjee S, Sarkar S, Altermann W, Catuneanu O, editores. Amsterdam. Elsevier.
- Schlirf M. 2000. Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Palaeontologica* 34:145-213.
- Sedorko D, Bosetti EP, Netto RG. 2018a. An integrative ichnological and taphonomic approach in a transgressive-regressive cycle: a case study from Devonian of Paraná Basin, Brazil. *Lethaia* 51:15-34.
- Sedorko D, Netto RG, Horodyski RS. 2018b. A *Zoophycos* carnival in Devonian beds: Paleoeological, paleobiological, sedimentological, and paleobiogeographic insights. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 507:188-200.
- Sedorko, D, Netto, RG, Horodyski, RS. 2019. Tracking Silurian-Devonian events and paleobathymetric curves by ichnologic and taphonomic analyzes in the southwestern Gondwana. *Global and Planetary Change* 179: 43-56.
- Sedorko D, Netto RG, Scheffler SM, Horodyski RS, Bosetti EP, Ghilardi RP, Mauller PM, de Vargas MR, Videira-Santos R, et al. 2021. Paleoeologic trends of Devonian Malvinokaffric fauna from the Paraná Basin as evidenced by trace fossils. *J South Am Earth Sci* 109: 103200.
- Seilacher A. 1954. Geological relevance of fossil tracks of life. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 105:214-227.
- Seilacher A. 1955. Spuren und Fazies im Unterkambrium. En: Schindewolf OH, Seilacher A, editores. Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). Naturwissenschaftliche Klasse: Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz, Abhandlung Mathematisch. p 373–399.
- Seilacher A. 1958. Zur ökologischen charakteristik von flysch und molasse. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 51:1062-1078.
- Seilacher A. 1960. Lebensspuren als Leitfossilien. *Geologische Rundschau* 49:41-50.
- Seilacher A. 1967a. Fossil Behavior. *Sci Am* 217:72-80.
- Seilacher A. 1967b. Bathymetry of trace fossils. *Mar Geol* 5:413-428.
- Seilacher A. 1974. Flysch trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 1974:233-245.
- Seilacher A. 1977. Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. En: Crimes TP, editor. Trace Fossils 2. *Geological Journal*. Vol. 9. p 289-334.

- Seilacher A. 1986. Evolution of behavior as expressed in marine trace fossils. En: Nitecki MHG, Kitchell JA, editores. *Evolution of Animal Behavior: Palaeontological and Field Approaches*. New York: Oxford University Press. p 62-87.
- Seilacher A. 1990. Aberrations in bivalve evolution related to photo- and chemosymbiosis. *Hist Biol* 3:289-311.
- Seilacher A. 2007. *Trace Fossil Analysis*. Berlin: Springer.
- Seilacher A. 2008. Biomats, biofilms, and bioglue as preservational agents for arthropod trackways. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 270:252-257.
- Seilacher A, Buatois LA, Gabriela Mángano M. 2005. Trace fossils in the Ediacaran–Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turn over and environmental shift. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 227:323-356.
- Seilacher A, Meischner D. 1965. Fazies-analyse im palaeozoikum des Oslo-Gebeites. *Geologische Rundschau* 54:596-619.
- Seilacher Adolf. 1953. Studien zur Palichnologie. I. über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 96:421-452.
- Shepard RN, Sumner DY. 2010. Undirected motility of filamentous cyanobacteria produces reticulate mats. *Geobiology* 8:179-190.
- Shi GR, Gong YM, Potter A. 2009. Late Silurian trace fossils from the Melbourne Formation, Studley Park, Victoria, southeastern Australia. *Alcheringa* 33:185-209.
- Simpson S. 1956. On the trace-fossil *Chondrites*. *Quarterly Journal of the Geological Society* 112:475-499.
- Smelror M, Grenne T, Gasser D, Bøe R. 2022. Deep-water trace fossils in the Ilfjellet rift basin (Middle Ordovician), central Norwegian Caledonides. *Palaeoworld* 32:63-78.
- Smith JJ, Hasiotis ST, Kraus MJ, Woody DT. 2008. *Naktodemasis bowni*: New ichnogenus and ichnospecies for adhesive meniscate burrows (AMB), and paleoenvironmental implications, Paleogene Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *J Paleontol* 82:267-278.
- Song H, Nie S, Jin Y, Zhang X, An H. 2021. Characterization of behavioral complexity in marine trace fossils and its paleoenvironmental significance: a case study of *Zoophycos*. *Fractals* 29:2150119.
- Spalletti LA, Mazzoni MM. 1972. Paleocorrientes del miembro medio de la Formación Yacimiento los Reyunos, Sierra Pintada, provincia de Mendoza, República Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología* 3:77-90.
- Stachacz M. 2012. Ichnology of Czarna Shale Formation (Cambrian, Holy Cross Mountains, Poland). *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 82:105-120.
- Stampfli GM, Borel GD. 2002. A plate tectonic model for the Paleozoic and Mesozoic constrained by dynamic plate boundaries and restored synthetic oceanic isochrons. *Earth Planet Sci Lett* 196:17-33.

- Stepanek J, Geyer G. 1989. Spurenfossilien aus dem Kulm (Unterkarbon) des Frankenwaldes. *Beringeria* 1:1–55.
- von Sternberg KM. 1883. Versuch einer geognostischbotanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. Prague: Johann Spurny.
- Stimson MR, Miller RF, MacRae RA, Hinds SJ. 2017. An Ichnotaxonomic Approach to Wrinkled Microbially Induced Sedimentary Structures. *Ichnos* 24:291–316.
- Stoodley P, Sauer K, Davies DG, Costerton JW. 2002. Biofilms as Complex Differentiated Communities. *Annu Rev Microbiol* 56:187–209.
- Stow D, Smillie Z. 2020. Distinguishing between Deep-Water Sediment Facies: Turbidites, Contourites and Hemipelagites. *Geosciences (Basel)* 10:68.
- Talling PJ, Amy LA, Wynn RB, Blackburn G, Gibson O. 2007. Evolution of Turbidity Currents Deduced from Extensive Thin Turbidites: Marnoso Arenacea Formation (Miocene), Italian Apennines. *Journal of Sedimentary Research* 77:172–196.
- Talling PJ, Masson DG, Sumner EJ, Malgesini G. 2012. Subaqueous sediment density flows: Depositional processes and deposit types. *Sedimentology* 59:1937–2003.
- Tang D-J, Shi X-Y, Jiang Ganqing, Wang X-Q. 2012. Morphological Association of Microbially Induced Sedimentary Structures (MISS) as a Paleoenvironmental Indicator: An Example from the Proterozoic Succession of the Southern North China Platform. En: *Microbial Mats in Siliclastic Depositional Systems Through Time*. SEPM (Society for Sedimentary Geology). p 163–175.
- Tauber AF. 1949. Paläobiologische analyse von *Chondrites furcatus* Sternberg. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt*:141–154.
- Tchoumatchenco P, Uchman A. 2001. The oldest deep-sea *Ophiomorpha* and *Scolicia* and associated trace fossils from the Upper Jurassic–Lower Cretaceous deep-water turbidite deposits of SW Bulgaria. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 169:85–99.
- Thomas K, Herminghaus S, Porada H, Goehring L. 2013. Formation of *Kinneyia* via shear-induced instabilities in microbial mats. *Philosophical Transactions of the Royal Society a Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 371:20120362.
- Thomas WA, Astini RA. 1996. The Argentine Precordillera: A Traveler from the Ouachita Embayment of North American Laurentia. *Science* 273:752–757.
- Thomka JR. 2021. An additional example of the ichnogenus *Zoophycos* in Cambrian strata (Gallatin Formation; Wyoming, USA). *Palaeoworld* 30:229–232.
- Tickyj H, Cingolani CA, Varela R, Chemale F. 2017. Low-Grade Metamorphic Conditions and Isotopic Age Constraints of the La Horqueta Pre-Carboniferous Sequence, Argentinian San Rafael Block. En: Cingolani, CA, editor. *Pre-Carboniferous evolution of the San Rafael Block, Argentina*, Springer Earth System Sciences. p 137–159.
- Toro M, Paredes F, Birhuet R. 1990. Paleoicnología de la Formación Anzaldo (Ordovícico) en el anticlinal de Ilpa-Cueva, Cordillera del Tunari, Departamento Cochabamba-Bolivia. *Revista Técnica YPF* 11:239–302.

- Tzetlin AB. 1998. Giant pelagic larvae of *Phyllodocidae* (Polychaeta, Annelida). *J Morphol* 238:93-107.
- Uchman A. 1995. Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: the Marnoso–arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria* 15:3-115.
- Uchman A. 1998. Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Ksiazkiewicz collection and studies of complementary materia. *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 68:105-218.
- Uchman A. 2001. Eocene flysch trace fossils from the Hecho Group of the Pyrenees, northero Spain. *Beringeria* 28:3-41.
- Uchman A. 2003. Trends in diversity, frequency and complexity of graphoglyptid trace fossils: Evolutionary and palaeoenvironmental aspects. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 192:123-142.
- Uchman A. 2004. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. Geological Society, London, Special Publications 228:125-139.
- Uchman A. 2007. Deep-Sea Ichnology: Development of Major Concepts. En: Miller W III, editor. *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier. p 248-267.
- Uchman A. 2009. The *Ophiomorpha rudis* ichnosubfacies of the *Nereites* ichnofacies: Characteristics and constraints. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 276:107-119.
- Uchman A, Demircan H. 1999. A *Zoophycos* group trace fossil from Miocene flysch in southern Turkey: Evidence for a U-shaped causative burrow. *Ichnos* 6:251-259.
- Uchman A, Hanken NM, Binns R. 2005. Ordovician bathyal trace fossils from metasiliciclastics in central Norway and their sedimentological and paleogeographical implications. *Ichnos* 12:105-133.
- Uchman A, Lebanidze Z, Beridze T, Kobakhidze N, Lobzhanidze K, Khutsishvili S, Chagelishvili R, Makadze D, Koiava K, et al. 2020. Abundant trace fossil *Polykampton* in Palaeogene deep-sea flysch deposits of the Lesser Caucasus in Georgia: Palaeoecological and palaeoenvironmental implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 558:109958.
- Uchman A, Pervesler P. 2006. Surface lebensspuren produced by amphipods and isopods (Crustaceans) from the Isonzo delta tidal flat, Italy. *Palaios* 21:384-390.
- Uchman A, Wetzel A. 1999. An aberrant, helicoidal trace fossil *Chondrites* Sternberg. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 146:165-169.
- Uchman A, Wetzel A. 2011. Deep-sea ichnology: The relationships between depositional environment and endobenthic organisms. En: Hüneke H, Mulder T, editores. *Deep-Sea Sediments. Dev. Sedimentol.* Elsevier. Vol 63. p 517-556.
- Uchman A, Wetzel A. 2012. Deep-Sea Fans. En: Knaust D, Bromley RG, editores. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Dev. Sedimentol.* Elsevier. Vol 64. p 643-671.

- Vallon LH, Rindsberg AK, Bromley RG. 2016. An updated classification of animal behaviour preserved in substrates. *Geodinamica Acta* 28:5-20.
- Veselinović M. 1958. Nov nalazak *Dictyodora liebeana* (Weiss) u karbonskim škriljcima zapadne Srbije. *Zbornik radova geološkog instituta. Jovan Žujuović* 10:95-97.
- Vinn O, Toom U. 2015. *Zoophycos*'e jälgede esmaleid Eesti Silurist. *Estonian Journal of Earth Sciences* 64:284-288.
- Webby BD. 1969a. Trace fossils *Zoophycos* and *Chondrites* from the tertiary of New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 12:208-214.
- Webby BD. 1969b. Trace fossils (*Pascichnia*) from the Silurian of New South Wales, Australia. *Palaontol Z* 43:81-94.
- Weiss VHE. 1884a. Vorlegung des *Dictyophytum liebeanum* Gein. aus der Gegend von Gera. *Sitzungsberichte. Berlin: Gesellschaft Naturforschender Freunde Berlin*.
- Weiss VHE. 1884b. Beitrag zur Culm-Flora von Thüringen. *Jahrb.d Geolog.Landesanst.u.Bergakad.*
- Weller S. 1899. Kinderhook faunal studies. I. The fauna of the vermicular sandstone at Northview, Webster County, Missouri. *Transactions of the Academy of Science of St. Louis* 9:9-51.
- Wetzel A. 1992. The New Zealand *Zoophycos* revisited: Morphology, ethology, and paleoecology—some notes for clarification. *Ichnos* 2:91-92.
- Wetzel A. 2002. Modern *Nereites* in the South China Sea—ecological association with redox conditions in the sediment. *Palaios* 17:507-515.
- Wetzel A. 2008. Recent Bioturbation In The Deep South China Sea: A Uniformitarian Ichnologic Approach. *Palaios* 23:601-615.
- Wetzel A. 2010. Deep-sea ichnology: Observations in modern sediments to interpret fossil counterparts. *Acta Geologica Polonica* 60:125-138.
- Wetzel A, Blechschmidt I, Uchman A, Matter A. 2007. A highly diverse ichnofauna in late Triassic deep-sea fan deposits of Oman. *Palaios* 22:567-576.
- Wetzel A, Uchman A. 1998. Biogenic sedimentary structures in mudstones—An overview: En: Schieber J, Zimmerle W, Sethi P, editores. *Shales and Mudstones. Alemania. Schweizerbart Stuttgart*. p 351-369.
- Wetzel A, Uchman A. 2001. Sequential colonization of muddy turbidites in the Eocene Beloveža Formation, Carpathians, Poland. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 168:171-186.
- Wetzel A, Uchman A. 2012. Hemipelagic and Pelagic Basin Plains. En: Knaust D, Bromley RG, editores. *Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments. Dev. Sedimentol. Elsevier. Vol 64*. p. 673-701.
- Wetzel A, Werner F. 1980. Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments off NW Africa. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 32:185-212.

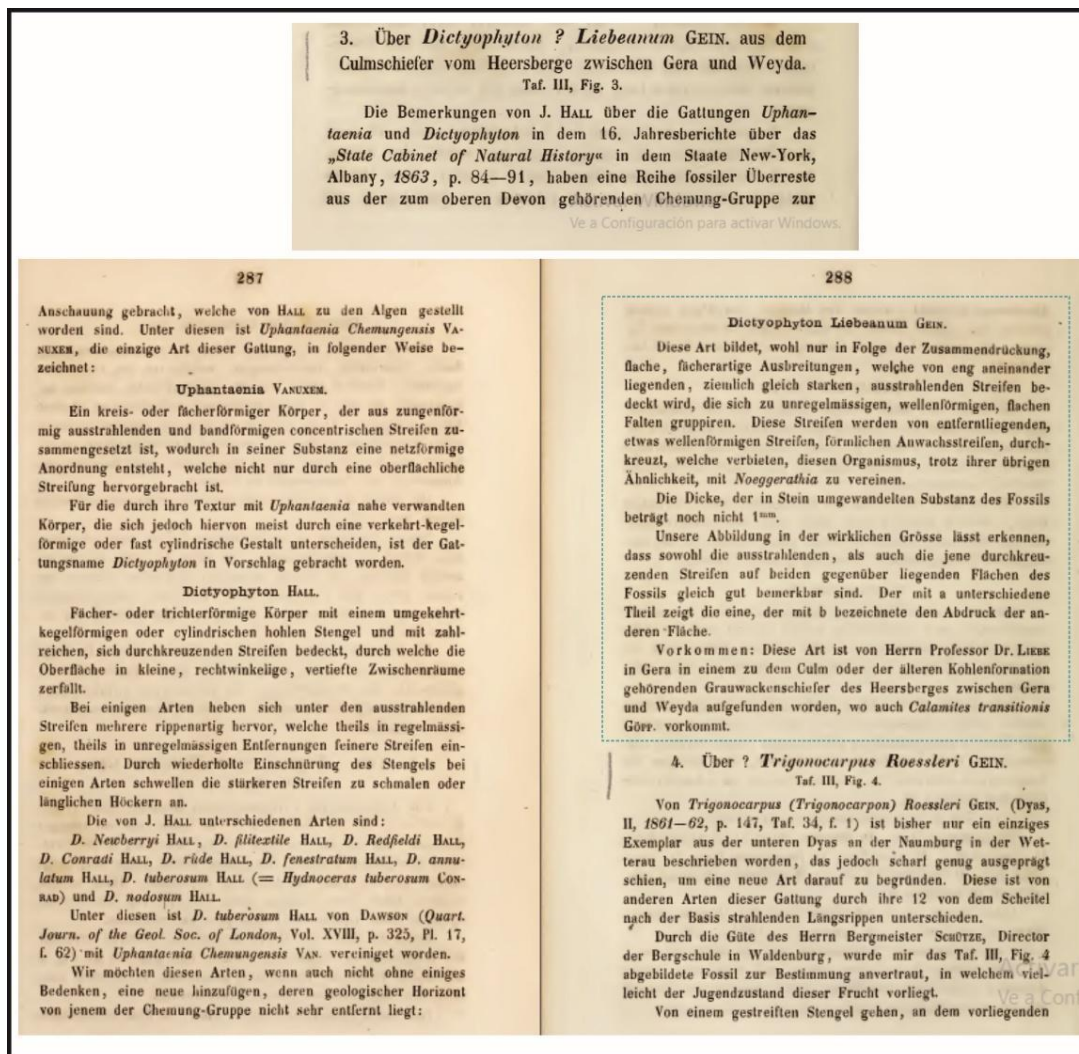
- Yan Z, Aitchison JC, Fu C, Guo X, Xia W, Niu M. 2016. Devonian sedimentation in the Xiqingshan Mountains: Implications for paleogeographic reconstructions of the SW Qinling Orogen. *Sediment Geol* 343:1-17.
- Yang SP, Hu Y. 1992. Silurian trace fossils from the western part of west Qinling. *Geoscience* 6:384–391.
- Yawar Z, Schieber J. 2017. On the origin of silt laminae in laminated shales. *Sediment Geol* 360:22-34.
- Zapletal J, Pek I. 1999. Ichnofacies of the Lower Carboniferous in the Jeseník Culm (Moravo-Silesian Region, Bohemian Massif, Czech Republic). *Vestník Českého geologického ústavu* 74:343-346.
- Zhang L, Buatois LA, Mángano MG. 2022. Potential and problems in evaluating secular changes in the diversity of animal-substrate interactions at ichnospecies rank. *Terra Nova* 34:433-440.
- Zhang LJ, Fan RY, Dang ZY, Gong YM. 2020. The youngest known *Dictyodora* from the Late Permian(Lopingian) deep sea in West Qinling, central China. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 558.
- Zhang LJ, Fan RY, Gong YM. 2015. *Zoophycos* macroevolution since 541 Ma. *Sci Rep* 5:1-10.
- Zhang LJ, Zhao Z. 2016. Complex behavioural patterns and ethological analysis of the trace fossil *Zoophycos*: Evidence from the Lower Devonian of South China. *Lethaia* 49:275-284.
- Zhao X, Tong J. 2010. Two episodic changes of trace fossils through the Permian-Triassic transition in the Meishan cores, Zhejiang Province. *Sci China Earth Sci* 53:1885-1893.
- Zimmermann E. 1889. Über die Gattung *Dictyodora* Weiss. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*:165-167.
- Zimmermann E. 1891. über neue Beobachtungen an *Dictyodora*. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*:551-554.
- Zimmermann E. 1892. *Dictyodora Liebeana* (Weiss) und ihre Beziehungen zu *Vexillnxa* (Bouault), *Palaeohorda marina* (Geinitz) und *Crossopodia Henrioi* (Geinitz). *Gera*.

ANEXOS



Anexo 1: Descripción original de *Dictyophyton? liebeanum*

Descripción original de la icnoespecie *Dictyophyton? liebeanum* creada por Geinitz (1867a) en su idioma original:



A continuación, se encuentra la traducción al español de la descripción original de la icnoespecie:

Dictyophyton Liebeanum Gein.

Esta especie forma, probablemente sólo como resultado de la compresión, extensiones planas, en forma de abanico, que están cubiertas por rayas radiales poco espaciadas, más bien igualmente fuertes, que se agrupan en pliegues irregulares, ondulados y planos. Estas franjas están cruzadas por franjas distantes, algo onduladas, franjas formales de acreción, que impiden unir este organismo con *Noeggerathia*, a pesar de sus otras similitudes.

El espesor de la sustancia del fósil transformado en piedra no llega a 1 mm.

Nuestra ilustración en tamaño real muestra que tanto las rayas radiadas como las cruzadas son igualmente bien perceptibles en ambas superficies opuestas del fósil. La parte marcada con a muestra una superficie, la parte marcada con b la huella de la otra superficie.

Ocurrencia: Esta especie ha sido encontrada por el profesor Dr. LIEBE en Gera en un esquisto de grauvaca perteneciente al Culm o a la formación de carbón más antigua del Heersberg entre Gera y Weyda, donde también se encuentra *Calamites transitionis* Göpp.

Anexo 2: Materiales de la Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA)

Los especímenes que se encuentran coloreados de color amarillo es el material tipo de la icnoespecies *Dictyodora atuelica* (ver Sección 3.3.7)

Numero de colección	Asignación icnogenérica	Asignación icnoespecífica	Presenta intergradación	Ex numeros de colección CPBA
IANIGLA:lc:34	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:35	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lc:36	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:37	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:38	<i>Dictyodora</i>		X	
IANIGLA:lc:39	<i>Nereites</i>	<i>N. cambriensis</i>		
IANIGLA:lc:40	<i>Dictyodora</i>	<i>D. tenuis</i>		
IANIGLA:lc:41	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:42	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:43	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:44	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:45	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:46	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lc:47	<i>Nereites</i>	<i>N. cambriensis</i>		
IANIGLA:lc:48	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:49	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:50	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:51	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:52	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lc:53	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		

IANIGLA:lcn:54	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lcn:55	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lcn:56	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lcn:57	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lcn:58	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lcn:59	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lcn:60	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lcn:61	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lcn:62	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lcn:63	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lcn:64	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lcn:65	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lcn:66	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lcn:67	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lcn:68	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lcn:69	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermani</i>		
IANIGLA:lcn:70	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermani</i>		
IANIGLA:lcn:71	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lcn:72	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lcn:73	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lcn:74	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lcn:75	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lcn:76	<i>Dictyodora</i>	<i>N. scotica</i>		
IANIGLA:lcn:77	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lcn:78	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lcn:79	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lcn:80	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lcn:81	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lcn:82	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		

IANIGLA:lc:83	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:84	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lc:85	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lc:86	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:87	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:88	<i>Dictyodora</i>	<i>D. tenuis</i>		
IANIGLA:lc:89	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:90	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:91	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lc:92	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:93	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:94	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lc:95	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:96	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:97	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lc:98	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lc:99	<i>Nereites</i>	<i>N. irregularis</i>		
IANIGLA:lc:100	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:101	<i>Dictyodora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:102	<i>Dictyodora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:103	<i>Dictyodora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:104	<i>Dictyodora</i>	<i>D. Silurica</i>		
IANIGLA:lc:105	<i>Dictyodora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lc:106	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:107	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lc:108	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:109	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:110	<i>Nereites</i>	<i>N. cambriensis</i>		
IANIGLA:lc:111	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		

IANIGLA:lc:112	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:113	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:114	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:115	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:116	<i>Dictydora</i>	<i>D. silurica</i>		
IANIGLA:lc:117	<i>Dictydora</i>	<i>D. tenuis</i>		
IANIGLA:lc:118	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:119	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:120	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:121	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:122	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:123	<i>Dictydora</i>	<i>D. tenuis</i>		
IANIGLA:lc:124	<i>Dictydora</i>	<i>Dictydora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:125	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:126	<i>Helminthoidites</i>	<i>Helminthoidites</i> isp.		
IANIGLA:lc:127	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lc:128	<i>Dictydora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lc:129	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:130	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lc:131	<i>Dictydora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:132	<i>Chondrites</i>	<i>Chondrites</i> isp.		
IANIGLA:lc:133	<i>Dictydora</i>	<i>Dictydora</i> isp.	X	
IANIGLA:lc:134	<i>Dictydora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:135	<i>Dictydora</i>	<i>D. liebeana</i>		
IANIGLA:lc:136	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:137	<i>Dictydora</i>	<i>D. scotica</i>		
IANIGLA:lc:138	<i>Dictydora</i>	<i>D. zimmermanni</i>		
IANIGLA:lc:139	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		
IANIGLA:lc:140	<i>Dictydora</i>	<i>Dictydora</i> isp.	X	

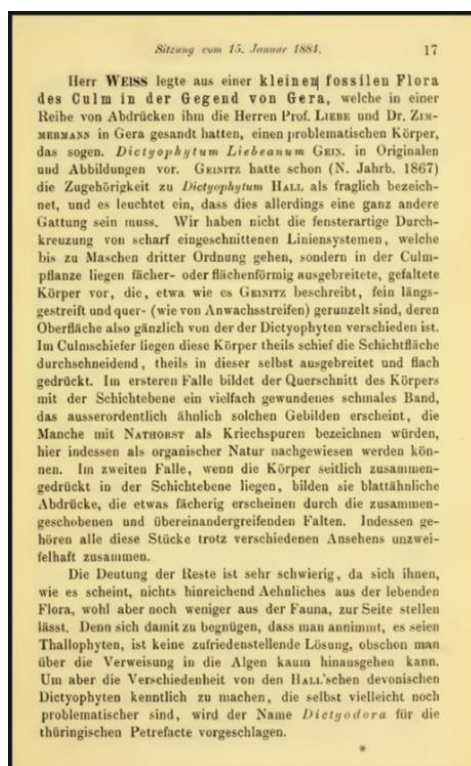
IANIGLA:lcen:141	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		
IANIGLA:lcen:142	<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.		
IANIGLA:lcen:143	<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.		
IANIGLA:lcen:144	<i>Dictyodora</i>	<i>Dictyodora</i> isp.		
IANIGLA:lcen:145	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		CPBA20466
IANIGLA:lcen:146	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21650
IANIGLA:lcen:147	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21651
IANIGLA:lcen:148	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21683
IANIGLA:lcen:149	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA 21653
IANIGLA:lcen:150	<i>Nereites</i>	<i>N. macleayii</i>		CPBA21654
IANIGLA:lcen:151	<i>Nereites</i>	<i>N. macleayii</i>		CPBA21655
IANIGLA:lcen:152	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		CPBA21656
IANIGLA:lcen:153	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21657
IANIGLA:lcen:154	<i>Nereites</i>	<i>N. jacksoni</i>		CPBA21658.1
IANIGLA:lcen:155	<i>Nereites</i>	<i>N. jacksoni</i>		CPBA21658.2
IANIGLA:lcen:156	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		CPBA21659
IANIGLA:lcen:157	<i>Nereites</i>	<i>N. pugnus</i>		CPBA21660
IANIGLA:lcen:158	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		CPBA21661
IANIGLA:lcen:159	<i>Nereites</i>	<i>N. macleayii</i>		CPBA21662
IANIGLA:lcen:160	<i>Nereites</i>	<i>N. cambriensis</i>		CPBA21663
IANIGLA:lcen:161	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		CPBA21664
IANIGLA:lcen:162	<i>Nereites</i>	<i>N. macleayii</i>		CPBA21665
IANIGLA:lcen:163	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>		CPBA21666
IANIGLA:lcen:164	<i>Nereites</i>	<i>N. irregularis</i>		CPBA21667
IANIGLA:lcen:165	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21668
IANIGLA:lcen:166	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		CPBA21669
IANIGLA:lcen:167	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		CPBA21670
IANIGLA:lcen:168	<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.		CPBA21671
IANIGLA:lcen:169	<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.		CPBA21672

IANIGLA:lc:170	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.	X	CPBA21673
IANIGLA:lc:171	<i>Zoophycos</i>	<i>Zoophycos</i> isp.		CPBA21674
IANIGLA:lc:172	<i>Helminthoidichnites</i>	<i>Helminthoidichnites</i> isp.		CPBA21675
IANIGLA:lc:173	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21676
IANIGLA:lc:174	<i>Gordia</i>	<i>Gordia</i> isp.		CPBA21677
IANIGLA:lc:175	<i>Dictyodora</i>	<i>D. atuelica</i>		CPBA21678
IANIGLA:lc:176	<i>Diplichnites?</i>	<i>Diplichnites?</i> isp.		CPBA21679
IANIGLA:lc:177	<i>Nereites</i>	<i>N. missouriensis</i>	X	CPBA21680
IANIGLA:lc:178	<i>Helminthoidichnites</i>	<i>Helminthoidichnites</i> isp.		CPBA21681
IANIGLA:lc:179	<i>Dictyodora</i>	<i>D. scotica</i>		CPBA21682
IANIGLA:lc:180	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.	X	CPBA21652
IANIGLA:lc:181	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:182	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		
IANIGLA:lc:183	<i>Nereites</i>	<i>Nereites</i> isp.		

Anexo 3: Propuestas icnosistemáticas

Se entiende que al no ser la Tesis una publicación periódica se trata de propuestas icnosistemáticas como camino a seguir en el futuro. Se propone una enmienda de diagnosis en el icnogénero *Dictyodora* para fijar la terminología y ampliar los caracteres diagnósticos.

Diagnosis original del icnogénero *Dictyodora* Weiss 1884a:



Diagnosis enmendada por Häntzschel (1975): Estructura con *spreiten* tridimensional complicada, irregularmente cónica vertical a la estratificación; ápice del cono invertido; *spreite* muy fino (= *Dictyodora sensu stricto*) con la superficie exterior delicadamente estriada, intensamente "plegada", puede entrecruzarse, consiste en láminas en forma de surcos semilunares en sección transversal; espiral irregular o "banda" serpenteante (= "*Palaeochorda marina*" Geinitz) los planos de clivaje paralelos a la estratificación representan la línea de intersección vertical del *spreite*; margen inferior no horizontal,

grueso, en forma de túnel, con almohadilla (= “*Crossopodia henrici*” Geinitz); altura de toda la estructura (en el Carbonífero inferior de Alemania) de 3 a 18 cm. [Traza de forrajeo meandrosa; endicnia].

Propuesta de enmienda de diagnóstico: Estructura tridimensional compleja compuesta por una excavación basal y por una estructura medial de poco espesor (*spreite*) dispuesta por encima de la excavación basal, perpendicular a oblicua respecto de la misma. El *spreite* presenta un ancho menor a la excavación basal; su ancho disminuye, a su vez, a medida que se aleja de la excavación basal. La estructura completa se desarrolla en distintos niveles estratinómicos, preservándose en secciones horizontales con trayectorias que no se ramifican y de variable morfología. Puede presentar trayectorias irregulares, meandriformes, espiraladas, o meandrosas espiraladas. La excavación basal presenta relleno meniscado y, en corte transversal, una morfología lenticular u ovalada, pudiendo ser, en este último caso, simple o tripartita. En ocasiones donde se preservan varios niveles estratinómicos y tanto *spreite* como excavaciones basales se distinguen en distintos niveles consecutivos, se observa que la estructura en su totalidad puede formar estructuras helicoespirales o con formas de tirabuzón.

En las siguientes hojas se detallan las dos propuestas icnosistemáticas sugeridas en esta Tesis. En la propuesta 1 se sinonimizan *Dictyodora atuelica* y *D. scotica* con *D. tenuis* (ver Sección 3.3.12.2). En la propuesta 2, en cambio, las icnoespecies *D. atuelica* y *D. scotica* se consideran como variantes preservacionales de *D. tenuis* (ver Sección 3.3.12.2).

PROPUESTA ICNOSISTEMÁTICA 1					
Icnoespecies de <i>Dictyodora</i>					
Icnotaxobases		<i>D. liebeana</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>
Carácteres diagnósticos principales		Trayectoria del <i>spreite</i> con estructuras espiradas concéntricas + e.b en forma de tirabuzón	Trayectoria del <i>spreite</i> meandriforme regular con tendencia a espiralarse + e.b meandriforme	Trayectoria del <i>spreite</i> meandriforme regular que no se espirala + e. b meandriforme con zonas espiraladas	Trayectoria del <i>spreite</i> irregular
<i>Spreite</i>	trayectoria horizontal	Trayectoria compleja con patrón irregular que se espirala concéntricamente	Trayectoria meandriforme con meandros regulares o irregulares. Mayormente arcos redondeados.	Trayectoria meandriforme con meandros regulares e irregulares. varios órdenes de sinuosidad	Ttrayectoria del spreite irregular
Excavación basal (e.b)	trayectoria	Espiralada con entrecruzamiento + meandriforme + helicoidal con forma de tirabuzón	Meandriforme	Meandriforme con espiralamientos	Meandriforme con numerosos espiralamientos
	Pared	Lisa	Estrías superficiales		
	Morfología de la excavación basal en corte transversal	Lenticular: cilindro central y proyecciones laterales puntiagudas.	Ovalada tripartita	Ovalada simple	Ovalada simple
	Relleno	Meniscado			
Terminación de la traza		Estructuras subcirculares o circulares			

PROPUESTA ICNOSISTEMÁTICA 2					
Icnoespecies de <i>Dictyodora</i>					
Icnotaxobases		<i>D. liebeana</i>	<i>D. silurica</i>	<i>D. tenuis</i>	<i>D. zimmermanni</i>
Carácteres diagnósticos principales		Trayectoria del <i>spreite</i> con estructuras espiradas concéntricas + e.b en forma de tirabuzón	Trayectoria del <i>spreite</i> meandriforme regular con tendencia a espiralarse + e.b meandriforme	Trayectoria del <i>spreite</i> meandriforme o irregular	Trayectoria del <i>spreite</i> irregular
<i>Spreite</i>	Trayectoria horizontal	Trayectoria compleja con patrón irregular que se espirala concéntricamente	Trayectoria meandriforme con meandros regulares o irregulares. Mayormente arcos redondeados.	Trayectoria meandriforme con meandros regulares e irregulares. varios órdenes de sinuosidad	Trayectoria del <i>spreite</i> irregular
Excavación basal	Trayectoria	Espirada con entrecruzamiento + meandriforme + helicoidal con forma de tirabuzón	Meandriforme	Meandriforme con espiralamientos	Meandriforme con numerosos espiralamientos
	Pared	Lisa	Estrías superficiales		
	Morfología de la excavación basal en corte transversal	Lenticular: cilindro central y proyecciones laterales puntiagudas.	Ovalada tripartita	Ovalada simple	Ovalada simple
	Relleno	Meniscado			
Terminación de la traza		Estructuras subcirculares o circulares			

Variantes preservacionales de <i>D. tenuis</i>		
	<i>D. scotica</i>	<i>D. atuelica</i>
Trayectoria horizontal del <i>spreite</i>	Meandriforme regular sección superior: arco puntiagudo; secciones inferior y media redondeados	Trayectoria meandriforme regular con meandros con una relacion ancho/largo igual a 1 y forma de los arcos angulosos

Anexo 4: Registros de Dictyodora

Edad	Iconotaxones	Año	Autores	Localidades
Cámbrico	<i>Dictyodora isp.</i>	2012	Stachacz	Polonia
Ordovícico	<i>Dictyodora cf. zimmermanni</i>	1997	Chlupáč	República Checa
Ordovícico	<i>Dictyodora tenuis</i>	2016	Jensen <i>et al.</i>	Portugal-España
Ordovícico Temprano	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1996	Orr	Reino Unido
Ordovícico Temprano	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1999	Orr y Howe	Reino Unido
Ordovícico Medio	<i>Dictyodora tenuis</i>	2001	Neto de Carvalho	Portugal
Ordovícico Medio	<i>Dictyodora tenuis</i>	1910	Delgado	Portugal
Ordovícico Medio	<i>Dictyodora tenuis</i>	2001	Neto de Carvalho	Portugal
Ordovícico Temprano- Medio	<i>Dictyodora cf. tenuis</i>	2005	Uchman <i>et al.</i>	Noruega
Ordovícico Temprano- Medio	<i>Dictyodora cf. tenuis</i>	2022	Smelror <i>et al.</i>	Noruega
Ordovícico Medio-Tardío	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1982	Benton	Alemania, Turingia
Ordovícico Medio-Tardío	<i>Dictyodora tenuis</i>	1993	Mikuláš <i>et al.</i>	República Checa
Ordovícico Tardío	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	2015	Reynolds	Estados Unidos
Ordovícico - Silúrico	<i>Dictyodora isp.</i>	1972	Frey y Chowns	Estados Unidos
Silúrico temprano	<i>Dictyodora tenuis</i>	1884	Emmons	Estados Unidos
Silúrico temprano	<i>Dictyodora scotica</i> + <i>Dictyodora tenuis</i>	1987	Pickerill <i>et al.</i>	Canadá
Silúrico temprano	<i>Dictyodora scotica</i>	1995	Orr	Reino Unido
Silúrico temprano	? <i>Dictyodora scotica</i>	1995	Orr y Pickerill	Estados Unidos
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1839	MacLeay	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora tenuis</i>	1839	MacLeay	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1855	M' Coy	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1880	Nicholson y Etheridge	Reino Unido

Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1892	Zimmermann	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1899	Peach y Home	Escocia
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1912	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1928	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1929	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1931	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora isp.</i>	1972	Frey y Chowns	Estados Unidos
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1980	Doughty	Irlanda
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i> + <i>Dictyodora tenuis</i>	1980	Benton y Trewin	Escocia
Silúrico	<i>Dictyodora tenuis</i>	2015	Chowns y Rindsberg	Estados Unidos
Silúrico	<i>Dictyodora tenuis</i>	*1851a	M' Coy	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora tenuis</i>	*1851b	M' Coy	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	*1913	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1851a	M' Coy	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1851b	M' Coy	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1879-1890	Schimper y Schenk	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i> + <i>Dictyodora tenuis</i>	1982b	Benton	Escocia
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1940	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1941	Hundt	Alemania
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1962	Häntzel	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1975	Häntzel	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1978	Benton y Trewin	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora scotica</i>	1978	Nicholson	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora tenuis</i>	1978	Nicholson	Reino Unido
Silúrico	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1978	Nicholson	Reino Unido

Silúrico tardío	<i>Dictyodora silurica</i>	1992	Yang y Zhu	China
Silúrico tardío- Devónico Temprano	<i>Dictyodora scotica</i> + <i>Dictyodora tenuis</i>	2015b	<i>Pazos et al.</i>	Argentina
Silúrico tardío- Devónico Temprano	<i>Dictyodora atuelica</i>	2015b	<i>Pazos et al.</i>	Argentina
Silúrico tardío- Devónico Temprano	<i>Dictyodora zimmermanni</i> + <i>Dictyodora scotica</i> + <i>Dictyodora tenuis</i> + <i>Dictyodora atuelica</i> + <i>Dictyodora liebeana</i> ?	2021	Gutiérrez et al	Argentina
Silúrico tardío- Devónico Temprano	<i>Dictyodora tenuis</i>	2015b	<i>Pazos et al.</i>	Argentina
Devónico Medio-Tardío	<i>Dictyodora isp.</i>	2013	Vieira de Luca y Basilici	Argentina
Devónico superior? Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1892	<i>Liebe et al.</i>	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1852	Göppert	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1853	Geinitz	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1864	Geinitz	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1865	Richter	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1870	Roemer	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1879	Gümbel	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1889	Zimmermann	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1891	Zimmermann	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1892	Rauf	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1893	Zimmermann	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1910	Zimmermann	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1911	Zimmermann	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1912	Auerbach	Alemania

Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana?</i>	1929	Patteisky	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1929	Korn	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1935	Abel	Austria
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1943	Hundt	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1954	Pfeifer	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1958	Veselinović	Serbia
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1959	Pfeifer	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1960	Pfeifer	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1962	Müller	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1967	Seilacher	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1967	Ruchholz	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1968	Pfeifer	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1968	Tessensohn	Austria
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1971	Müller	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1974	Gräbe	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1974	Seilacher	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora zimmermanni</i>	1975	Häntzel	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1976	Kostiř et al.	Serbia
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1979	Lang et al.	República Checa
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1989	Stepanek y Geyer	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1990	Pek y Zapletal	República Checa
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1994	Orr	España
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1996	Orr et al.	España
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1999	Zapetal y Pek	República Checa
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2002	Lehotský et al.	República Checa
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	2004	Bábek et al.	República Checa
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	2004	Mikuláš et al.	República Checa

Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	2007	Uchman <i>et al.</i>	República Checa
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2008	Baucon y Neto de Carvalho	Austria-Italia
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2011	Buatois y Mángano	España
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	2012	Uchman y Wetzel	República Checa
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2016	Kováček y Lehotský	República Checa
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	2016	Bourrouilh	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2016	Lehotský	Macizo de Bohemia
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2020	Radonjić	Serbia
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	*1867a	Geinitz	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1867b	Geinitz	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1884a	Weiss	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1884b	Weiss	Alemania
Carbonífero	<i>Dictyodora liebeana</i>	1964b	Volk	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	1982a	Benton	Alemania
Carbonífero temprano	<i>Dictyodora liebeana</i>	2020a	Muszer	Polonia
Carbonífero tardío	<i>Dictyodora liebeana</i>	2020b	Muszer	Polonia
Pérmico tardío	<i>Dictyodora zimmermanni</i> + <i>Dictyodora cf. scotica</i>	2020	Zhang <i>et al.</i>	China

AGRADECIMIENTOS



El conocimiento es una construcción colectiva. Es por esto que quiero agradecer primero al equipo que formó parte de esta Tesis. A mis directores: Pablo y Diana y al equipo de GISS (les que formaron y forman parte: Marquin, Catu, Artur, Rusco, Gero y Lu).

Les agradezco a los jurados: Diana Cuadrado, Daniel Sedorko y Franciso Rodríguez-Tovar por haber accedido a evaluar esta Tesis. Por la buena predisposición, por los comentarios, aportes y discusiones generadas desde el respeto que mejoraron esta Tesis.

Un agradecimiento en especial a los curadores y responsables de colecciones de distintas instituciones que pusieron los materiales a mi disposición. A ellos y ellas por la buena predisposición sobre todo por los inconvenientes con los viajes planeados y cancelados como consecuencia de la pandemia del covid. Agradezco toda la información enviada, los escaneos de bibliografía y las fotografías de materiales bajo su cuidado a las siguientes personas: Marian Tanuz (Colección de Paleontología de la Universidad de Buenos Aires) que colaboró incontables veces -no sólo con el material-; a Susana Devincenzi (Colección de Icnología del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales) (IANIGLA). Los siguientes curadores fueron claves para el estudio y la localización del material de *Dictyodora*: Frank Hrouda (curador del Museo de Historia Natural de Gera en Alemania), Markus Wilmsen (curador del Museo de Mineralogía y Geología de Dresden en Alemania), Andreas Abel (curador del Instituto de Paleontología del Museo de Historia Natural de Berlín), Abeer Eladany (curador de la Universidad de Aberdeen en Escocia), a Jill Darrell (curadora del Museo de Historia Natural de Londres, Reino Unido) y a Matt Riley (curador del Museo de Sedgwick en Cambridge, Reino Unido).

El agradecimiento es también para aquellos que colaboraron en el armado de esta Tesis: Gracias Gero, Hoqui, y Rodri por mejorar los planos en los esquemas y por las numerosas fotografías tomadas. Gracias a Andrea Carames por ayudarme en el manejo de la lupa y por la buena predisposición al dejarme su oficina para poder observar y fotografiar el material de *Dictyodora* en la lupa.

Quiero aprovechar para escribir unas palabras a mis directores:

Pablo me atrevo a decir que es uno de los pocos directores/as que ponen a la persona antes del recurso y eso es invaluable. La mirada, las interpretaciones y el conocimiento que brinda sobretodo en el campo hace que no quieras dejar de ir con él, porque logra que te vuele la cabeza viajando en el tiempo e imaginando todo en tres dimensiones. Ni hablar del “don” que tiene para encontrar esas estructuras que están a simple vista y nadie ve. Gracias por formar un grupo que no sólo se junta para planificar campañas, publicaciones o proyectos, sino para charlar y compartir la vida entre té con leche, mate, facturas o masitas.

Dianis es la hermana mayor del grupo, y la que ve que hay dos espacios seguidos en lo que escribís. Ella acompaña y respeta los tiempos de aprendizaje, siempre escuchando las ideas y repreguntando para que puedas contestar (idealmente con los términos correctos). La que recalca las formas de expresarse y sobre todo la pronunciación (porque todes sabemos que no es lo mismo tomar una Sprite que hablar del *spreite!*). Es la que te acompaña y te muestra todo el camino que recorriste, y aprendiste -no sólo en los procesos académicos sino también en la vida- y te cuida en todo momento, incluso se fija que siempre tengas puesto protector solar cuando estás disfrutando un rato del sol del campo.

Les agradezco a ambos por enseñarme que se puede hacer ciencia disfrutando del proceso de aprender, de pensar, de repensar y de discutir, por enseñarme que la ciencia es dinámica y que de lo que se trata es de nunca dejar de hacer preguntas y de contestarlas con toda la evidencia que encontremos (aunque a veces no apoye nuestras hipótesis). Pero sobretodo les agradezco por valorar e incentivar el trabajo en equipo, cooperativo y de pares.

En relación con esto, quiero agradecer a Catu y a Lu (y a Dianis) con quiénes las risas, karaokes, mates y chocolates no faltaron en la oficina 6. A Artur que viene desde el 2008 aguantando los cambios de muebles en la oficina, la decoración, la músicaailable y el nivel de circulación, gracias por acompañarme en esta última etapa. A Marquitos que es puro corazón, que está ahí siempre que le pidas y aporta toda la magia con las descripciones en secciones delgadas y con quién la propuesta de birra nunca falta. Y, a Gero que se incorporó a un GISS distinto post-covid, con menos meriendas y más bajas, pero que desde el momento cero estuvo dispuesto a aportar, ayudar y brindarse. Gracias por la “magia de Gero” en la creación del modelo, por los ricos cafés, por las discusiones,

por la buena onda y por dar la perspectiva correcta en mis dibujos. Pd. ¡Aguanten el team Paleozoico!

Quiero decir, que muchas son las personas que hacen que podamos llevar a cabo nuestras investigaciones y, que generalmente están invisibilizadas. Es importante tomar conciencia de esto. Desde las personas del IDEAN (Paula, Carina, Eugenio, Diego y Pablo), las del Departamento de Ciencias Geológicas (Julieta, Lucio, Soledad, German, Agustín, Raúl, Beto, Joaquín y Sil) hasta todo el personal administrativo de la facultad, y a todos aquellos que hacen gestión integrando comisiones que hacen que todo funcione.

Quiero agradecer a Alexandra (Sci-hub) por dar acceso público y gratuito a las publicaciones científicas de todo el mundo, haciendo que el acceso al conocimiento no sea sólo para aquellos que tienen recursos económicos para afrontarlo y sea un derecho universal.

Esta Tesis es el fruto también de aquellos que hicieron no sólo aportes desde lo académico, sino que aportaron en los cuidados de mi persona desde numerosos aspectos: salud mental, distracción, preparar comida, mates, etc. En especial, no puedo no nombrar los mates de la abuela Tota que hicieron que la escritura en casa sea en plenitud y rodeada de amor con cada cebada.

A los vínculos del amor que me acompañan desde todos los ángulos: familia, amigos, colegas, amores. Cada uno de ellos forman parte de quién estoy siendo y a dónde voy. Sin el apoyo, la contención, el respeto, el acompañamiento y las críticas -siempre constructivas-, sería imposible que esta etapa de mi vida se haya completado:

△ A Hoqui, Juanma, Bruno, y Gastón: Gracias por cada palabra, por cada audio, foto, comida, birra, mate, por las charlas a cualquier hora, (...). por su amistad, por estar, por ser y por compartir conmigo sus vidas.

△ A Ser, al Chile, Mary, Feli, Luchi, Churro, Seba, Carlita, Emi, Meli, Pato y Gise que desde donde estén a unos pocos km o en el otro lado del mundo están acompañando siempre y haciéndose presente.

△ A Letus, Marian y Ceci que me acompañaron con su cafecito salvador en esas tardes largas para despejar la mente y seguir con la escritura.

△ A todos los becarios y graduados de geo con quienes compartí distintos momentos en estos 6 años. Desde charlas, partidos de fútbol, salidas, baile, birras, almuerzos, discusiones, mudanzas entre tantas otras que seguro me olvidó! A otros graduados y amigos más recientes de la facu: Lei, Santi, Yami, Sofi, Santi -el amante de la Antártida- y Lauti, con quienes me encontré en este último tiempo en un Proyecto Exactas, que da los espacios para pensar y discutir qué futuro queremos, por laburar codo a codo para que así sea y por estar presentes en los difíciles momentos de crisis donde se hace indispensable tener alguien que te comprenda y te ayude a hacer catarsis, por cuidarnos entre nosotros en la vorágine de la vida en exactas.

△ A mis amigos por bancarme siempre y en particular en este último tiempo de caos, por recordarme confiar en mí y en los procesos. Gracias Ale (bebu), Tincho, Tefi, Mila, Tina, Goni, Ale y Pipi.

△ A Tata que siempre está, no importa en qué momento sea, ni dónde. Gracias por cuidarme, por valorarme y por acompañarme incondicionalmente en cada paso. Gracias por ser mi hermana de la vida, mi aquelarre.

△ A mi hermana y pilar, la manita que hace que la vida sea digna de ser vivida, aportando siempre su energía, y amor. Por demostrar que lo que importa es sentir, y que siempre hay que recordar que cuando las cosas no salen hay que tener Paciencia y Perseverancia. Gracias por ser la otra flor que apunta al sol, por cuidarme y acompañar cada proceso con sabiduría y por hacer fuerzas para que la Anís forme parte de nuestra vida. Te amo infinitamente. Y gracias por este último año compartido de viaje a las 7 am con mates en el colectivo que hicieron mis mañanas más felices.

△ A mis sobrines que siempre me recuerdan que la mejor manera de ver el mundo es como lo hacen las infancias.

△ A mis viejos, que son el sostén, con quienes aprendí que cuestionar está bien y que hay que buscar el por qué, y las herramientas y soluciones para esos cuestionamientos hasta que se resuelvan. Que no importa lo que pase, sus brazos están ahí para sostener todas las veces que haga falta, por entenderme hasta cuándo ni yo me entiendo, y por enseñarme que lo importante es ser buena persona, que las paredes son blancas y que hay gente muy

buena, pero... Gracias por creer en mí, apoyarme y acompañarme en mis sueños pero sobretodo gracias por darme las alas y la seguridad para volar, y dejar las puertas de casa abiertas para volver todas las veces que sea necesario. Les amo ♡.

△ Gracias a la Universidad de Buenos Aires, en particular a la FCEyN, por hacer que realizar una carrera de doctorado sea pública, gratuita, de excelencia y de calidad.

△ Gracias Néstor y Cristina por apostar e impulsar a la ciencia argentina, desde los programas para repatriar científicxs, por valorizar el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por crear el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación, y gracias por hacerme entender que la patria es el otre y que hay que militar hasta que el sueño de una Argentina con todes y para todes se vuelva posible.

△ Gracias al Estado argentino por haberme dado el privilegio de estudiar, formarme y trabajar en lo que amo, por darme la posibilidad de seguir haciéndome preguntas como esa nena de 5 años que encontró un fósil en el fondo de su casa.

"Estoy dentro del lirio. El lirio está dentro de mí."

Las fronteras se disuelven y el lirio y yo estamos
integrados en un solo espíritu.

