

# ICNOLOGÍA DE LA FORMACIÓN RÍO MAYER, CRETÁCICO INFERIOR, SUDOESTE DE GONDWANA, PATAGONIA, ARGENTINA



SEBASTIÁN RICHIANO, DANIEL G. POIRÉ y AUGUSTO N. VARELA

Centro de Investigaciones Geológicas, Avenida 1 n° 644, B1900TAC La Plata, Argentina. [richiano@cig.museo.unlp.edu.ar](mailto:richiano@cig.museo.unlp.edu.ar); [poire@cig.museo.unlp.edu.ar](mailto:poire@cig.museo.unlp.edu.ar); [augustovarela@cig.museo.unlp.edu.ar](mailto:augustovarela@cig.museo.unlp.edu.ar)

**Resumen.** La Formación Río Mayer, compuesta principalmente por pelitas negras con intercalaciones de areniscas y margas, se depositó en la Cuenca Austral (Provincia de Santa Cruz, Argentina) durante el Cretácico Temprano. Existe abundante información en cuanto al contenido fósil, en especial amonites, pero se carece de estudios icnológicos y es este trabajo el primero enfocado en este tópico. En la región de Río Guanaco (49°57'11"S–72°04'56"W), a partir de un relevamiento sedimentológico e icnológico se diferenciaron tres secciones. La sección inferior (Berriasiano–Valanginiano) se compone casi enteramente de pelitas negras. La sección media (Valanginiano–Hauteriviano) posee un predominio de margas, mientras que en la superior (Barremiano–Albiano) dominan las pelitas con intercalaciones arenosas. Se reconocieron seis icnogéneros: *Zoophycos*, *Chondrites*, *Bergaueria*, *Ophiomorpha*, *Palaeophycus* y *Teredolites*. *Zoophycos* es el icnogénero más abundante y constante, y se lo dividió en 3 grupos morfológicos. Se reconocen dos icnoasociaciones. Una se corresponde con la sección media incluyendo una icnofacies de *Zoophycos* con *Bergaueria* asociada. La otra se desarrolla en la sección superior y posee también una icnofacies de *Zoophycos*, pero en este caso asociada a ejemplares de *Ophiomorpha* y *Teredolites*. En ambientes de costa afuera con baja oxigenación se registra un hallazgo poco usual de *Bergaueria*, excediendo el rango batimétrico típico del icnogénero. Se documenta la presencia inusual de *O. cf. rudis* en ambientes de plataforma externa, lo cual confirma la existencia de colonizadores condenados (*doomed pioneers*) en la unidad estudiada.

**Palabras clave.** Icnofacies de *Zoophycos*. Ichnoasociaciones. *Bergaueria*. *Ophiomorpha*. Cretácico. Cuenca Austral.

**Abstract.** ICHNOLOGY OF THE RÍO MAYER FORMATION, LOWER CRETACEOUS, SOUTHWESTERN GONDWANA, PATAGONIA, ARGENTINA. The Río Mayer Formation was deposited during the Early Cretaceous in the Austral Basin (Santa Cruz Province, Argentina) and includes black shales with intercalated sandstones and marls. Abundant information is available on its palaeontological content, especially on ammonoids, but detailed ichnological studies are lacking. Sedimentological and ichnological data were collected in the Río Guanaco area (49°57'11"S–72°04'56"W). Three sections were identified and described in detail. The lower Section was deposited during the Berriasian–Valanginian and is composed of black shales. The middle section including black marls with intercalated black shales was deposited during the Valanginian–Hauterivian. The upper section is composed of black shales with frequent thin intercalations of fine-grained sandstones (Barremian–Albian). Six ichnogenera were identified: *Zoophycos*, *Chondrites*, *Bergaueria*, *Ophiomorpha*, *Palaeophycus* and *Teredolites*. The most abundant and constant is *Zoophycos*, arranged in three morphological groups. All these ichnogenera are grouped—in the Río Mayer Formation—into two ichnoassociations. The first is found in the middle section, and is a typical *Zoophycos* ichnofacies with associated *Bergaueria*. The second ichnoassociation appears at the top of the upper section, and contains a *Zoophycos* ichnofacies with associated *Ophiomorpha* and *Teredolites*. The unusual presence of *Bergaueria* in low oxygen offshore environments, exceeds the bathymetric range typical of this ichnogenus. The unusual presence of *O. cf. rudis* in outer shelf environments reveals the existence of doomed pioneers in the analyzed unit.

**Keywords.** *Zoophycos* Ichnofacies. Ichnoassociations. *Bergaueria*. *Ophiomorpha*. Cretaceous. Austral Basin.

La Formación Río Mayer (Hatcher, 1897), en la Cuenca Austral (Argentina), se desarrolló durante el Cretácico Inferior (Fig. 1) y representa el primer evento de ambiente marino de plataforma externa correspondiente a una transgresión iniciada durante el Jurásico Tardío (Arbe, 2002). Apoya sobre las rocas volcánicas y volcanoclásticas del Complejo El Quemado y sobre las areniscas de la Formación Springhill. Es cubierta, de sur a norte (Fig. 2), por las formaciones Cerro Toro (ambiente marino de plataforma), Lago Viedma (ambiente marino litoral) y Piedra Clavada (ambiente deltaico) (Arbe, 2002; Malumian y Náñez, 2002).

El contenido fósil de la Formación Río Mayer es variado,

destacándose por su fauna de amonoideos (Leanza, 1970; Riccardi, 1971, 1988; Kraemer y Riccardi, 1997; Aguirre Urreta, 2002; entre otros) y microfósiles (Bertels, 1990; Concheyro y Angelozzi, 2002; Malumian y Náñez, 2002; Pérez Panera, 2012), documentándose además un importante registro de trazas fósiles, poco estudiadas hasta la fecha y sólo ocasionalmente citadas en trabajos previos referidos a esta unidad (Aguirre Urreta, 1987; Medina *et al.*, 2008). El objetivo de esta contribución es analizar la icnología de la Formación Río Mayer, caracterizar los icnogéneros hallados e interpretar las asociaciones de trazas fósiles a fin de aportar información sobre los procesos sedimentarios actuantes y la

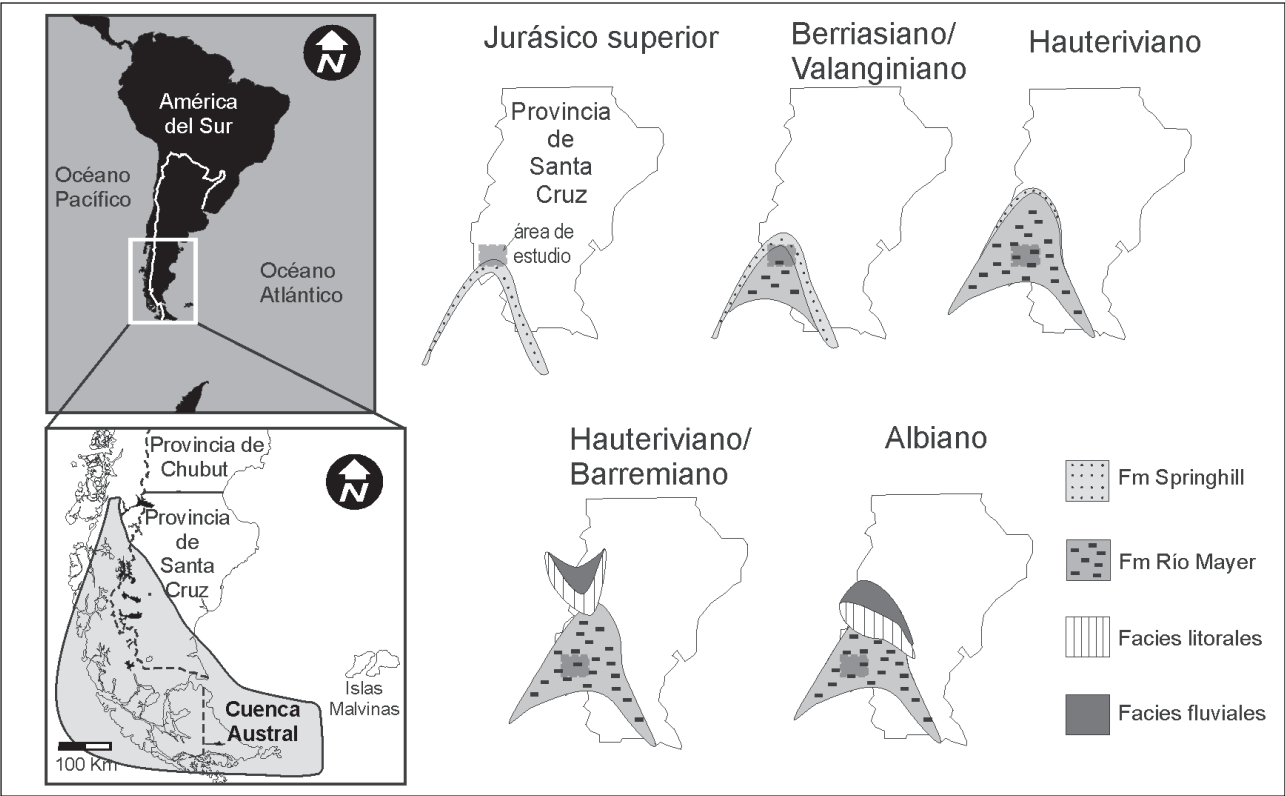


Figura 1. Mapa de ubicación de la Cuenca Austral en el Cretácico Temprano (modificado de Arbe, 2002).

reconstrucción paleoambiental. Este análisis es fundamental para cubrir un vacío de estudios concernientes a las relaciones entre los organismos y el paleoambiente durante el Cretácico Temprano en la Cuenca Austral.

ÁREA Y DEPÓSITOS ESTUDIADOS

El área de estudio se encuentra en la Provincia de Santa Cruz, dentro del Parque Nacional Los Glaciares, en la Seccional Río Guanaco (Fig. 3). En las inmediaciones de la naciente del Río Guanaco se relevaron siete perfiles sedimentológicos de detalle a escala 1:100 (Fig. 4). Este relevamiento incluyó la descripción en el campo de las trazas fósiles. Estudios previos sobre la Formación Río Mayer (Arbe y Hechem, 1984; Kraemer y Riccardi, 1997) situaron al intervalo estratigráfico estudiado en el lapso Berriasiano–Albiano.

La formación está compuesta de pelitas negras, intercaladas con niveles de margas (tabulares o concrecionales) y de areniscas finas a medianas. A partir de la distribución de estas litologías, se puede subdividir a la Formación Río Mayer en tres secciones principales. La sección inferior se compone casi exclusivamente de pelitas negras laminadas que carecen de icnofósiles; se habría



Figura 2. Cuadro estratigráfico (modificado de Arbe, 2002).

depositado durante el Berriasiano–Valanginiense temprano. La sección media está dominada por margas con muy escasa participación de areniscas finas, finalizando con un nivel de glauconita, y manifiestas trazas fósiles. Esta sección se habría depositado durante un momento de mínimo aporte clástico desde el continente y finaliza con la superficie de máxima inundación de la cuenca en el Hauteriviense tardío/Barremiano temprano. Finalmente, la sección superior está formada nuevamente por pelitas negras (laminadas y masivas), pero con frecuentes intercalaciones de areniscas, que incrementan su frecuencia hacia el tope de la unidad y se relacionan con el aporte proveniente de la Formación Piedra Clavada (Richiano, 2010; Richiano et al., 2012 a,b). La Formación Piedra Clavada corresponde a los primeros depósitos deltaicos de la Cuenca Austral, que se desarrollaron durante el Aptiano–Albiano (Arbe, 2002; Poiré et al., 2001, 2002). Solo en los últimos metros de esta sección se reconocieron trazas fósiles.

### PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

En la Formación Río Mayer se han reconocido un total de seis icnogéneros, describiéndose a continuación las características generales de los icnotaxones hallados (siguiendo el modelo utilizado en Mángano et al., 2005). Cabe destacar que todo el material ha sido descrito y fotografiado en el campo, razón por la cual los ejemplares aquí presentados no poseen repositorio.

### Icnogénero *Bergaueria* Prantl, 1945

**Icnospecie tipo.** *Bergaueria perata* Prantl, 1945; Prantl, 1945, p. 52–53, lám. 1, figs. 1–2.

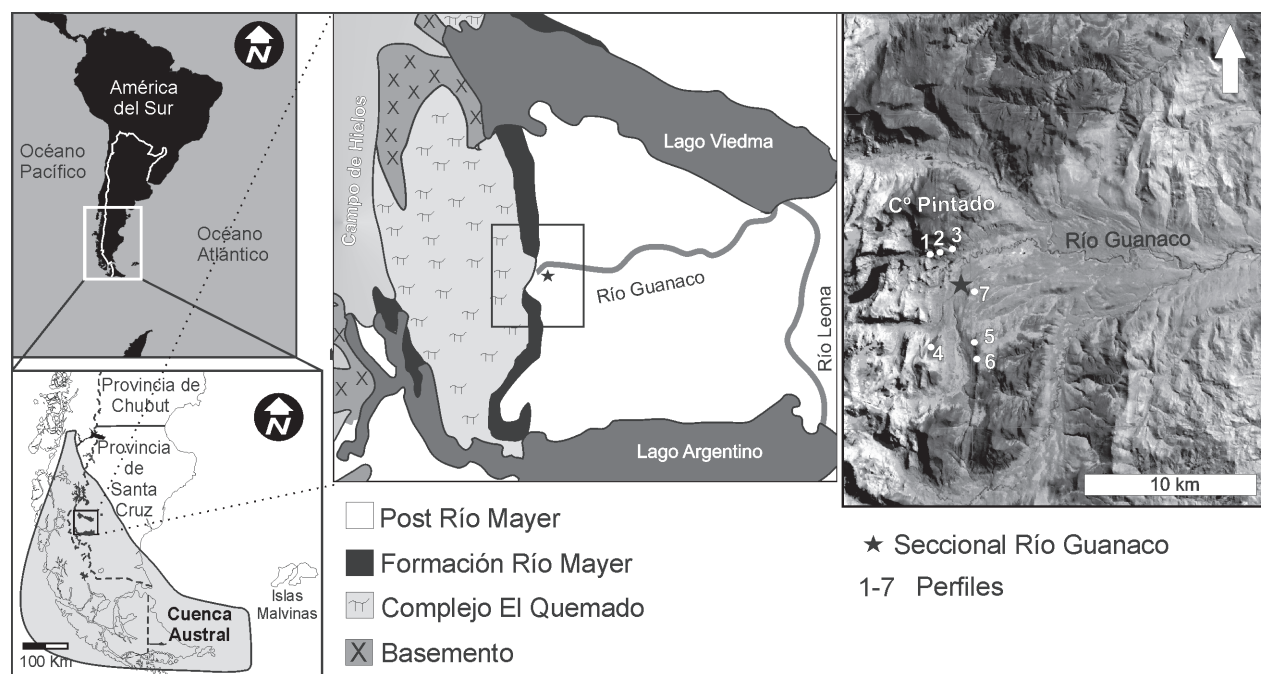
### *Bergaueria* isp.

#### Figura 5.1–2

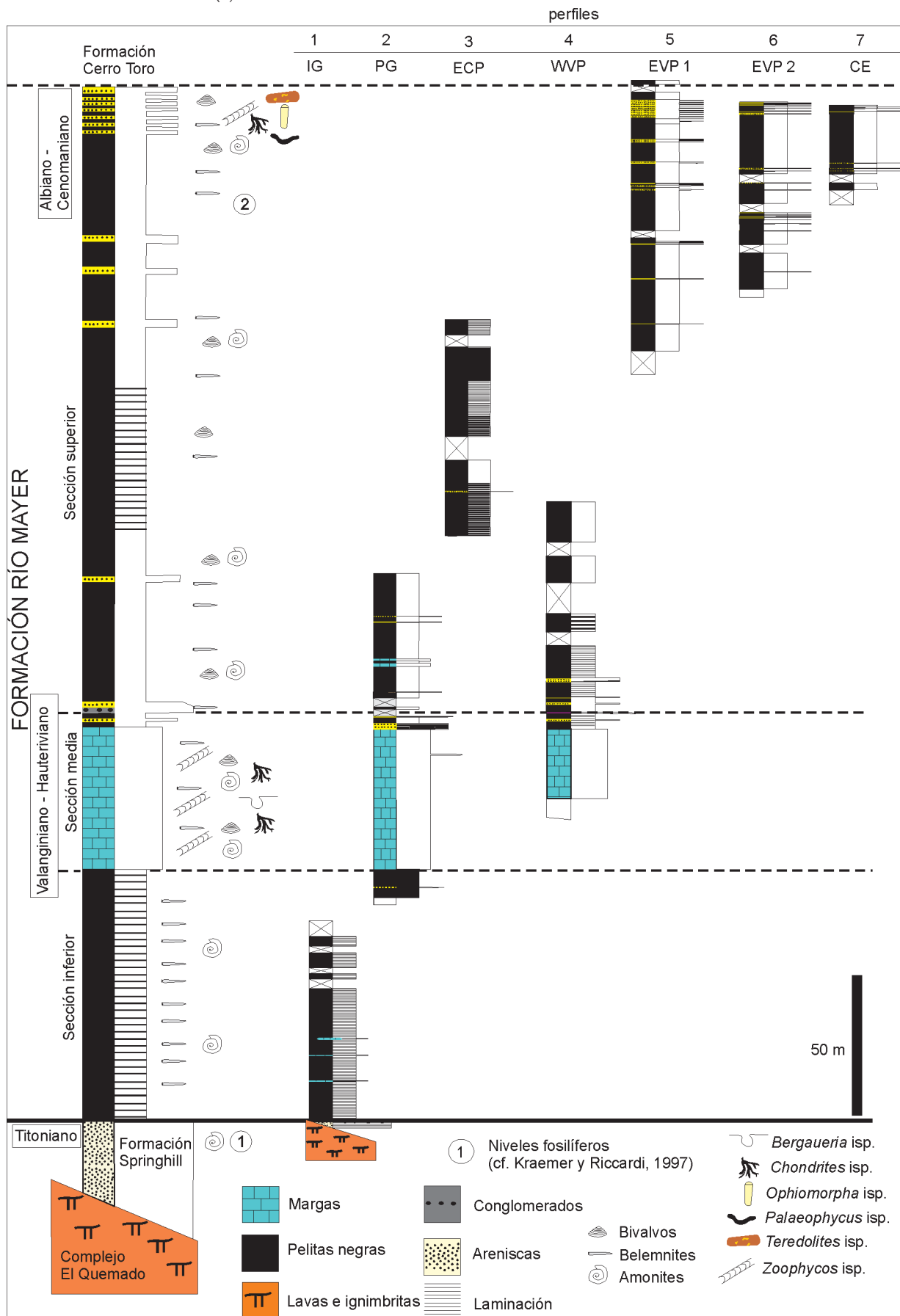
**Material.** Observación de campo, algunos ejemplares ubicados en la base de un estrato.

**Descripción.** Se preserva como un semirrelieve convexo, de manera hipicnial con paredes lisas, forma hemisférica de unos 2,1 a 2,3 cm de diámetro. Levemente desplazada del centro posee una depresión subcircular de 0,7 a 0,9 cm de diámetro, que en uno de los ejemplares presenta en su interior una pequeña elevación cilíndrica de 0,3 cm de diámetro.

**Discusión.** Los ejemplares de *Bergaueria* Prantl suelen aparecer como hipicnias, con forma hemisférica en semirrelieve convexo, las paredes son lisas y pueden presentar además una depresión central (*B. perata* Prantl, 1945) o una serie de pequeños tubérculos (*B. radiata* Alpert, 1973). Revisado por Pemberton et al. (1988), este icnogénero se halla representado en ambientes marinos someros desde el Precámbrico hasta el Eoceno, con una mayor abundancia en el Paleozoico Inferior (Pemberton et al., 1988; Seilacher et al., 2005), donde también ha sido registrado, localmente, en ambientes más profundos (Hofmann et al., 1994; Buatois et al., 2009, entre otros). Se lo ha interpretado



**Figura 3.** Mapa de detalle del área de estudio. Perfiles 1, 2 y 3 ubicados en el Cerro Pintado, 4, 5 y 6 en la Vega de Pérez y 7 en el Cerro Establo.



etológicamente como *Cubichnia* y *Domichnia* (Pickerill, 1989). Típicamente se asocia a las icnofacies de *Skolithos* y *Cruziana*. Las ocurrencias de este icnogénero en sedimentos cretácicos son escasas. Uno de los ejemplares analizados presenta marcas superficiales reticuladas y radiales a la traza, de una extensión entre 1,5 y 6 cm. Dichas marcas no se continúan en el interior del estrato y poseen, en ocasiones, sección subcircular. El origen de dichas marcas es dudoso. Si bien en forma y distribución se asemejan a la potencial impresión del cuerpo de una anémona, su posible origen inorgánico también debe considerarse.

#### Icnogénero **Chondrites** von Sternberg, 1833

**Icnoespecie tipo.** *Chondrites intricatus* (Brongniart, 1823); p. 308, designación original.

#### **Chondrites** isp.

##### Figura 5.3–5

**Material.** Observación de campo. Son abundantes en varios niveles de la sección media de la unidad, mientras que en la sección superior son dispersos.

**Descripción.** Se preserva como sistemas de pequeños túneles con ramificaciones generalmente en ángulos agudos. Se reconocieron dos morfologías diferentes. Un grupo de ejemplares está formado por túneles que miden aproximadamente entre 0,5 y 1,5 milímetros y se distribuyen en un patrón dendrítico; los túneles de primer orden alcanzan una longitud de hasta 2 centímetros, mientras que los de segundo orden pocas veces superan el centímetro de largo. El segundo tipo morfológico está dominado por túneles de segundo orden que miden entre 1 y 4 mm, son rectos a ligeramente curvos en planta y de corto desarrollo (no superan los 2 cm).

**Observaciones.** En la Formación Río Mayer se reconocen dos morfologías que podrían corresponder a las icnoespecies *C. cf. intricatus* (Brongniart, 1823) y *C. cf. targinoii* (Brongniart, 1828), sin embargo se mantiene por el momento la nomenclatura abierta. Una revisión de este icnogénero fue realizada por Fu (1991). En el perfil el icnogénero *Chondrites* es menos abundante que *Zoophycos*.

**Discusión.** Este icnogénero se caracteriza por presentar un patrón dendrítico de túneles, los cuales no se cortan entre sí y se ramifican en ángulos variables. El tamaño en general oscila entre 0,5 y 5 mm. El organismo productor suele cavar a niveles profundos desde la interfase agua/sedimento.

#### Icnogénero **Teredolites** Leymerie, 1842

**Icnoespecie tipo.** *Teredolites clavatus* Leymerie, 1842; p. 2. Designación subsecuente por Turner 1969, p. 740, fig. 214, 2a,b.

#### **Teredolites** isp.

##### Figura 5.6–8

**Material.** Observación de campo. En la sección superior de la Formación Río Mayer se encuentran abundantes restos de madera presentando este icnogénero.

**Descripción.** La traza usualmente presenta forma de “gota” de *c.* 1 cm de largo, en general aplastadas. En las muestras de Cerro Establo (Fig. 3) son impresiones de madera conteniendo el icnogénero (Fig. 5.8). Esta traza fue reconocida dentro de la Formación Río Mayer en la región de Estancia La Vega (49°22'22"S–71°47'35"O), donde la forma de la traza está mejor conservada por asociarse directamente a madera petrificada (Fig. 5.6 y 5.7).

**Discusión.** Este icnogénero se reconoce desde el Jurásico hasta el Reciente (Taylor y Wilson, 2003) y está constituido por perforaciones en sustrato leñoso. Se atribuye su presencia a la acción de bivalvos teredínidos, los cuales perforan troncos para morar en ellos.

#### Icnogénero **Ophiomorpha** Lundgren, 1891

**Icnoespecie tipo.** *Ophiomorpha nodosa* Lundgren, 1891; p. 114. Designación subsecuente por Häntzschel 1952, pp. 142–153, pl. 13–14.

#### **Ophiomorpha** isp.

##### Figura 6.1–5

**Material.** Observación de campo. Muy abundantes en la sección superior de la Formación Río Mayer.

**Descripción.** La traza corresponde a una exichnia, se presenta como tubos rectos desarrollados en estratos pelíticos rellenos de material más grueso (areniscas), el diámetro puede no ser constante y oscila entre 2 y 3 cm y la extensión puede llegar a 0,5 m de longitud (Fig. 6.1). El relleno es masivo y generalmente la superficie externa presenta desarrollo de *pe-llets*, aunque en ocasiones puede presentar pequeños tramos sin reforzar (Fig. 6.2 y 6.3). Posee coloración externa rojiza, indicativa de oxidación. Conforma sistemas de túneles que se comunican con los niveles arenosos por intermedio de chimeneas verticales (Fig. 6.1 y 6.2). Las uniones entre los túneles son en general en forma de “Y”; en menor medida se observaron uniones en forma de “T” (Fig. 6.4). En ocasiones

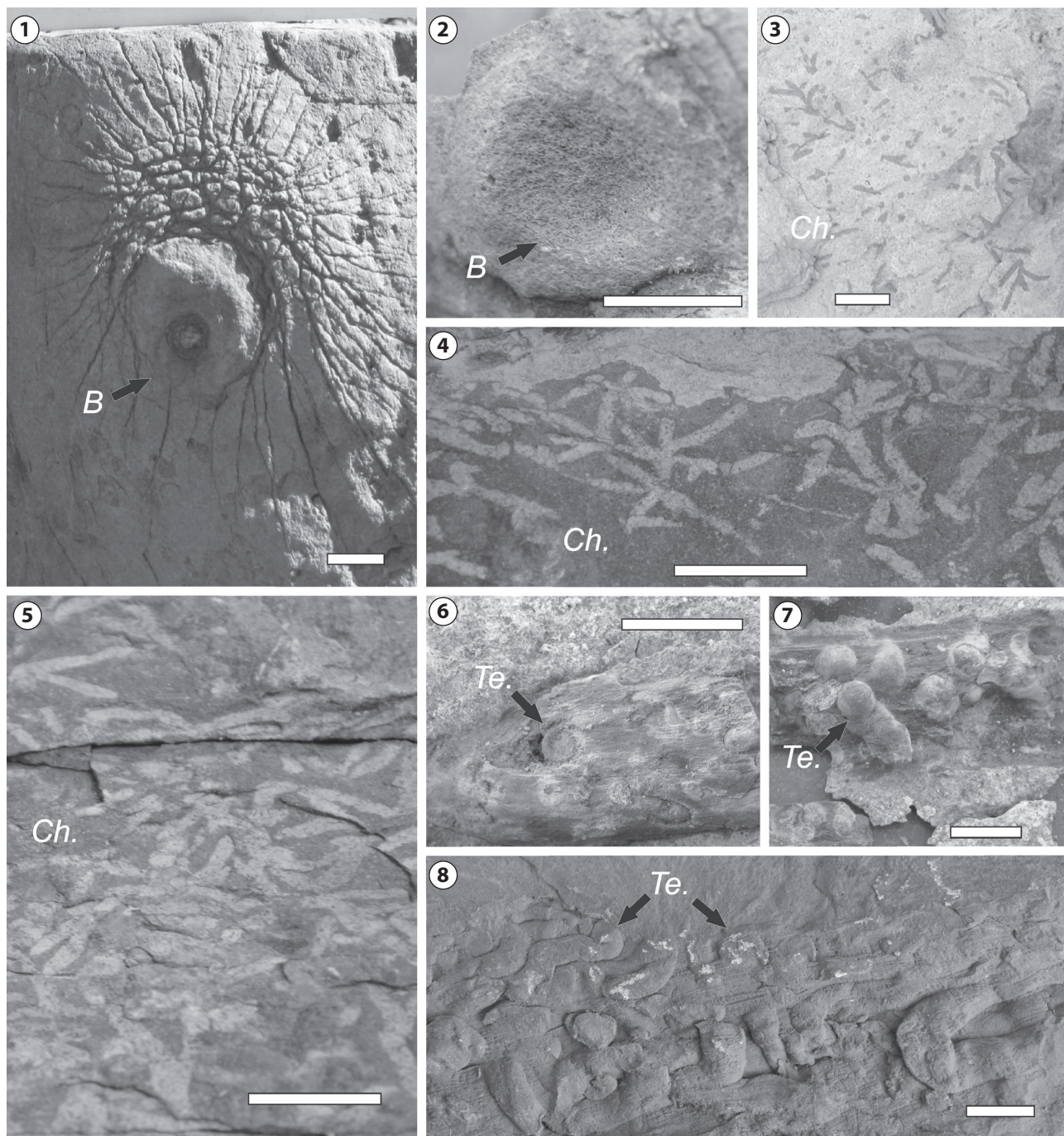
**Figura 4.1–7.** Reconstrucción de la sección ideal de la Formación Río Mayer a partir de los perfiles relevados en la región de las nacientes del Río Guanaco; **1**, Perfil IG; **2**, Perfil PG; **3**, Perfil ECP; **4**, Perfil WVP; **5**, Perfil EVP1; **6**, Perfil EVP2; **7**, Perfil CE. Ubicación aproximada de algunos niveles fósiles detallados en Kraemer y Riccardi (1997) (nivel 1= nivel n3; nivel 2= n6 de los mismos autores).



presenta abundantes galerías subhorizontales sobreimpuestas en un mismo plano de estratificación (Fig. 6.5).

**Discusión.** El material recolectado en la Formación Río Mayer podría interpretarse como *Ophiomorpha* cf. *rudis* (Książkiewicz, 1977), sin embargo por el momento se prefie-

re mantener una nomenclatura abierta. En esta icnoespecie parte del desarrollo de los túneles se asemeja a *Thalassinoides* por la poca participación de elementos que refuerzan el tubo (Uchman, 2009), pero la presencia de pellets en la pared, confirman la inclusión en el icnogénero *Ophiomorpha*. En



**Figura 5.** Trazas fósiles halladas en la Formación Río Mayer. 1–2, *Bergaueria* isp., localidad Cerro Pintado. 3, *Chondrites* isp., perfil CE. 4–5, *Chondrites* isp., perfil PG. 6–7, *Teredolites* isp., Estancia la Vega (49°22'22"S–71°47'35"O), las trazas se encuentran directamente en restos de madera petrificada. 8, *Teredolites* isp., perfil CE, corresponden a pelitas con impresiones de maderas con trazas de *Teredolites* isp. **Referencias:** B: *Bergaueria*; Ch.: *Chondrites*; Te.: *Teredolites*. Escala gráfica = 1 cm.

ocasiones el material presenta los típicos “maze” de *Ophiomorpha rudis*, compuestos de densas galerías subhorizontales (Fig. 6.5).

#### Icnogénero *Palaeophycus* Hall, 1847

**Icnoespecie tipo.** *Palaeophycus tubularis* Hall, 1847; p. 7. Designación subsecuente por Nicholson, 1873.

#### *Palaeophycus* isp.

##### Figura 6.6–7

**Material.** Observaciones de campo. Poco abundantes en la sección superior de la Formación Río Mayer.

**Descripción.** Excavaciones lisas de entre 0,5 y 1 cm de ancho que se desarrollan de manera recta a levemente curvada, con un largo que puede alcanzar los 10 cm (Fig. 6.6). En general se presentan comprimidas, lo que le confiere una forma elipsoidal en corte transversal (Fig. 6.7). Las trazas representan exichnias, ya que se desarrollan en sustrato pelítico, y a su vez son rellenas por pelita de manera pasiva. El escaso contraste litológico entre la roca que rellena la traza y el estrato pelítico genera que sólo sean distinguibles en los casos en que la pelita del relleno tenga una tonalidad levemente diferente de la roca hospedante (Fig. 6.6 y 6.7).

**Discusión.** Se considera a este icnogénero como morada de organismos similares a gusanos (Pemberton y Frey, 1982).

#### Icnogénero *Zoophycos* Massalongo, 1855

**Icnoespecie tipo.** *Zoophycos brianteus* Massalongo, 1855; lám. 3. Designación subsecuente por Olivero 2007, p. 227, fig. 13.10.

#### *Zoophycos* isp.

##### Figura 7.1–8

**Material.** Observación de campo. Se presenta muy abundante en la sección media de la Formación Río Mayer en los perfiles PG y WVP, mientras que en la sección superior se encuentra menos representado en los perfiles CE, PEVP1 y 2.

**Descripción.** Este icnogénero posee morfologías diferentes dentro de la unidad, las que dependen de la relación de corte entre la traza y el afloramiento. Por tal motivo se categorizó a los ejemplares en grupos morfológicos, reconociéndose en la Formación Río Mayer tres tipos.

**Tipo 1.** Se presenta como largos sistemas de túneles con *spreiten* que pueden extenderse por más de 1 m, con anchos máximos de hasta 1 cm. En general se desarrollan paralelamente a los estratos y en ocasiones, cuando aparecen en diagonal, comunican dos niveles de túneles (Fig. 7.1–5). Este tipo morfológico puede dividirse en dos subgrupos, denomi-

nados *Zoophycos* Tipo 1a y *Zoophycos* Tipo 1b. Se diferencian en el largo de los túneles, los Tipo 1a son largos (más de 50 cm), mientras que los Tipo 1b son de corto desarrollo (10 a 40 cm).

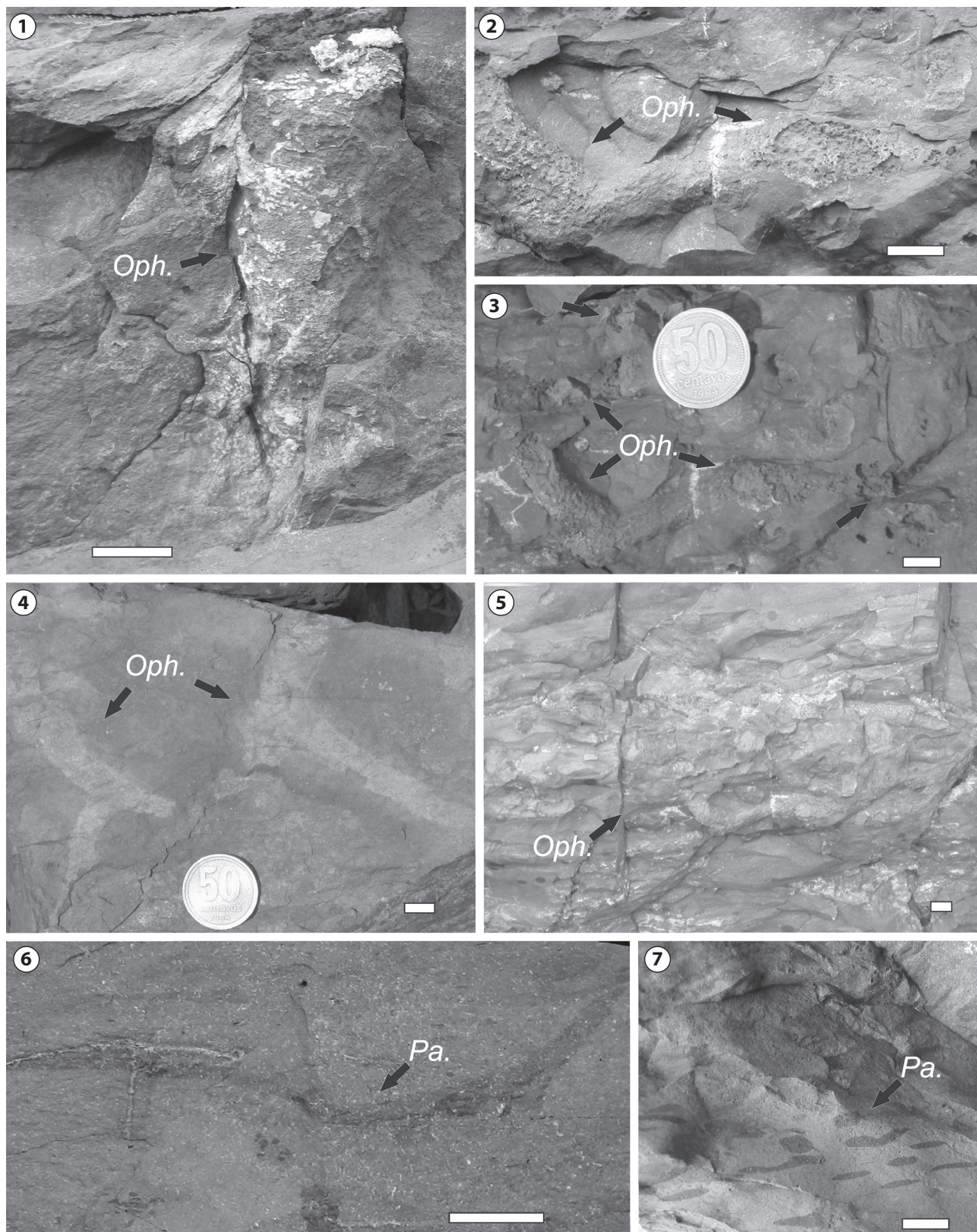
**Tipo 2.** Posee un conjunto de lamelas que se curvan en sentido contrario a la dirección de construcción y en ocasiones se bifurcan hacia el final. La Figura 7.6 muestra una vista superior, donde se observa el crecimiento radial desde un punto central o ápice.

**Tipo 3.** Al igual que el tipo 2 muestra un crecimiento desde un hipotético tubo central (no visible), pero en corte transversal, se observa *spreiten* hacia ambos lados con direcciones de movimiento opuestas (Fig. 7.7–8).

**Discusión.** De manera similar a la referida en gran parte de la bibliografía, este icnogénero posee estructura variable presentándose de dos maneras, helicoidal y planar, con *spreiten* complejo (Olivero y Gaillard, 2007). El *spreiten* presenta gran variedad en cuanto a tamaño, inclinación y estructura. Un estudio en ejemplares actuales muestra que los espesores varían entre 1 y 18 mm, con una distribución gaussiana de tamaños y una media de 6 mm (Löwemark y Schäfer, 2003).

*Zoophycos* es un componente común en las icnofaunas marinas costeras paleozoicas, mientras que durante el Mesozoico experimentó un desplazamiento hacia facies profundas de plataforma distal, talud y planicie abisal. Finalmente, se considera que durante el Cenozoico fue exclusivo de ambientes marinos profundos (Bottjer *et al.*, 1988; Buatois *et al.*, 2002). Estas ocurrencias en el registro se condicen con la presencia de este icnogénero en el Cretácico de Cuenca Austral. Actualmente se desarrollan formas similares a profundidades que van desde los 1000 a los 5000 m. En esas condiciones, los organismos están adaptados a bajas tasas de sedimentación y aporte de nutrientes, razón por lo cual, en el registro estratigráfico, este icnogénero se suele asociar a superficies de condensación (Ekdale y Lewis, 1991; Olivero y Gaillard, 1996; Gaillard *et al.*, 1999; Löwemark y Schäfer, 2003; entre otros). El organismo productor sería un gusano sipuncúlido detritívoro, el cual posee boca y ano en un único orificio anterior. Sin embargo, otros autores como Löwemark y Schäfer (2003), sostuvieron que *Zoophycos* no habría sido formado por un organismo detritívoro, sino que durante periodos de incremento en el aporte de nutrientes, el organismo habría acumulado en los túneles comida que habría reunido del sustrato, para utilizarla luego. Otras interpretaciones para este icnogénero incluyen, por ejemplo, ocupaciones por largos períodos, depósitos fecales de gusanos detritívoros de superficie y hasta cultivo de bacterias (Bromley,





**Figura 6.** 1–5, *Ophiomorpha* isp. Las foto pertenecen al perfil CE; 1, chimenea vertical de *Ophiomorpha* isp.; 2–3, galerías de *Ophiomorpha* isp. con el detalles de los tubos recubiertos con *pellets*; 4, típicas uniones en “Y”; 5, densas galerías subhorizontales de *Ophiomorpha* isp. mostrando los típicos *maze*. 6–7, *Palaeophycus* isp., perfil EVP 1; 6, corte longitudinal de un ejemplar de desarrollo subhorizontal curvo; 7 corte transversal mostrando las secciones elipsoidales. **Referencias:** **Oph:** *Ophiomorpha*; **Pa.:** *Palaeophycus* isp., Escala gráfica =1 cm.



1991; Ekdale y Bromley, 1991; Fu y Werner, 1995; Kotake, 1994, 1997; Miller III, 1998; Bromley *et al.*, 1999; Uchman y Demírcan, 1999; Miller III y D'Alberto, 2001).

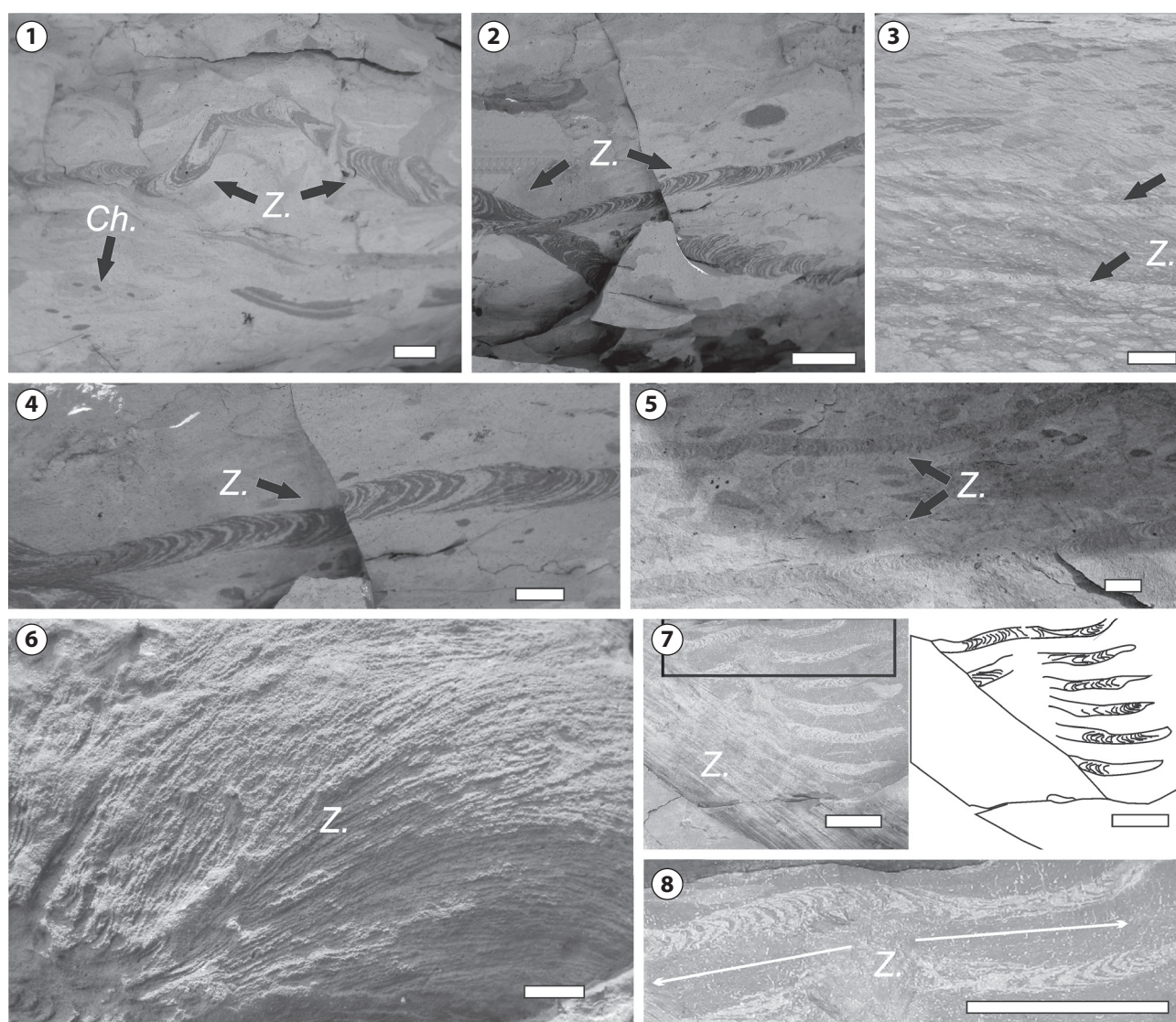
## ICNOASOCIACIONES

En la Formación Río Mayer se reconocen dos icnoasociaciones (Fig. 8). La primera incluye a los icnogéneros *Bergaueria*, *Chondrites* y *Zoophycos*, mientras que la segunda asociación está compuesta de los icnogéneros *Chondrites*, *Ophiomorpha*, *Palaeophycus*, *Teredolites* y *Zoophycos*. De esta manera, en la unidad estudiada se reconoció la icnofacies de *Zoophycos* bien preservada, compuesta principalmente por el icnogénero nominante acompañado por *Chondrites*. La prin-

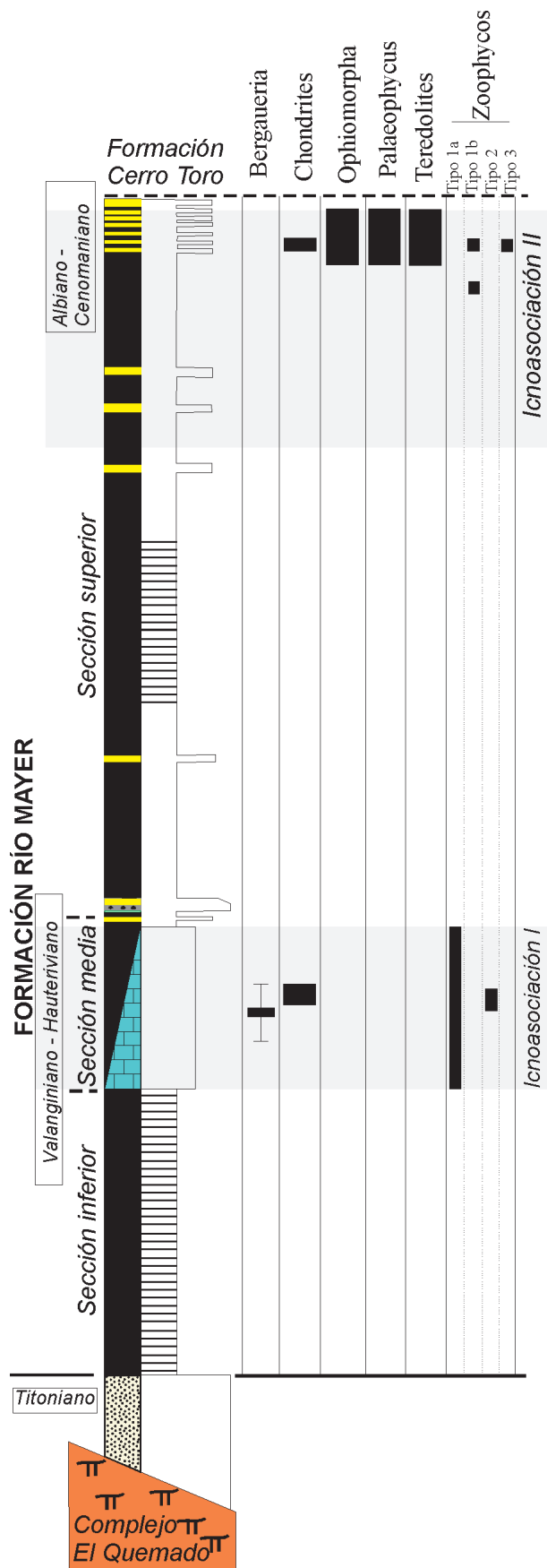
cipal variación entre las icnoasociaciones I y II son los icnogéneros acompañantes. A continuación se describen ambas icnoasociaciones.

**Íconoasociación I.** Se desarrolla por completo en la sección media de la Formación Río Mayer, entre el Valanginiano y el Hauteriviano (Fig. 9). Esta icnoasociación se compone de la icnofacies de *Zoophycos* acompañada por los ejemplares de *Bergaueria*.

La icnofacies de *Zoophycos* suele presentar baja icnodiversidad y son comunes las asociaciones monoicnoespecíficas, está dominada por estructuras de alimentación relativamente simples a complejas, las cuales en general tienen *spreiten*. Es una icnofacies que suele ser problemática y muy discutida



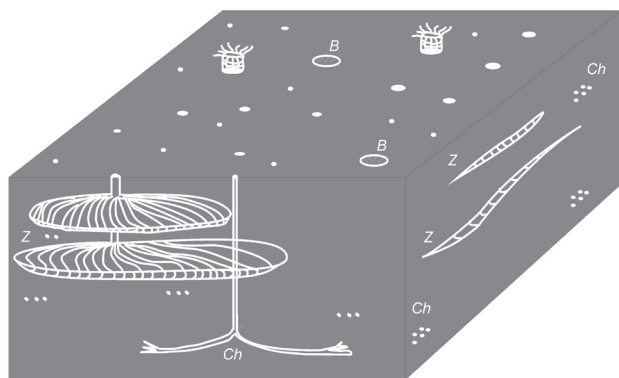
**Figura 7.** Ejemplares de *Zoophycos*. 1–5, *Zoophycos* Tipo 1; 1, 2, 4: perfil WVP; 3, 5: perfil PG. 6, *Zoophycos* Tipo 2 del perfil PG, mostrando el detalle del *spreiten*. 7, *Zoophycos* Tipo 3 en el perfil CE. 8, Detalle del *spreiten*, las flechas blancas muestran las diferentes direcciones de migración del tubo marginal. Referencias: Z.: *Zoophycos*. Escala gráfica = 1 cm.



(Buatois *et al.*, 2002; MacEachern *et al.*, 2007a) encontrándose entre las icnofacies de *Cruziana* y *Nereites* en el esquema de Seilacher (1964, 1967). La identificación de la icnoasociación I en la Formación Río Mayer se relaciona con una icnofacies de *Cruziana* que se registró en la Cuenca Austral en paleoambientes marino someros y en una posición cercana al borde de cuenca (Poiré y Franzese, 2008; Richiano *et al.*, 2012a). Sin embargo, la falta de depósitos turbidíticos de edad valanginiana no posibilita la presencia de una icnofacies de *Nereites* (Richiano, 2012; Richiano *et al.*, 2012a). La icnofacies de *Zoophycos* se desarrolla en condiciones de aguas tranquilas, en ambientes de plataforma externa hasta sectores batiales o sitios intracosteros protegidos, con sedimentos fangosos ricos en materia orgánica y deficientes de oxígeno (Frey y Pemberton, 1984, 1985; MacEachern *et al.*, 2007a,b). Esta icnoasociación se habría desarrollado en un ambiente de plataforma externa, en condiciones al menos disóxicas en la interfase agua/sedimento. El predominio de formas Tipo 1a sugiere una gran estabilidad del paleoambiente, en el cual los organismos productores de la traza pueden explorar grandes áreas de sedimento sin perturbaciones. Estas condiciones coinciden con las definidas para la Formación Río Mayer en el Valanginiano a partir del análisis sedimentológico (Richiano *et al.*, 2012b).

**Icnoasociación II.** La segunda asociación de trazas fósiles aparece en el Albiano-Cenomaniano inferior, está formada por un grupo de trazas que se desarrollaron de manera autóctona en el sustrato, y que incluye los icnogéneros *Chondrites*, *Ophiomorpha*, *Palaeophycus* y *Zoophycos*, y un elemento alóctono, el icnogénero *Tereidolites* (Fig. 10). La asociación *Zoophycos-Chondrites* define nuevamente una icnofacies de *Zoophycos*, que en este caso posee además *Palaeophycus* acompañante. La presencia de icnogéneros relacionados con organismos productores que habitan ambientes marinos someros (en este caso *Ophiomorpha*) en ambientes marinos de costa afuera se ha interpretado como colonizadores condenados o “doomed pioneers” (Föllmi y Grimm, 1990). Estas trazas habrían sido producidas por crustáceos callianásidos, cuyos representantes actuales poseen un exoesqueleto que les facilita ser transportados en flujos turbulentos. Una vez que se encuentran en ambientes profundos pueden vivir y alimentarse en sedimentos finos ricos en materia orgánica durante 5 a 7 días como mínimo (Föllmi y Grimm, 1990). Esta segunda asociación incorpora entre sus estratos restos de madera petrificada que portan el icnogénero

**Figura 8.** Distribución de los icnogéneros reconocidos en la Formación Río Mayer.



**Figura 9.** Reconstrucción de la Icnofacies de *Zoophycos* con *Bergaueria* asociada. Referencias: **B:** *Bergaueria*; **Ch:** *Chondrites*; **Z:** *Zoophycos*.

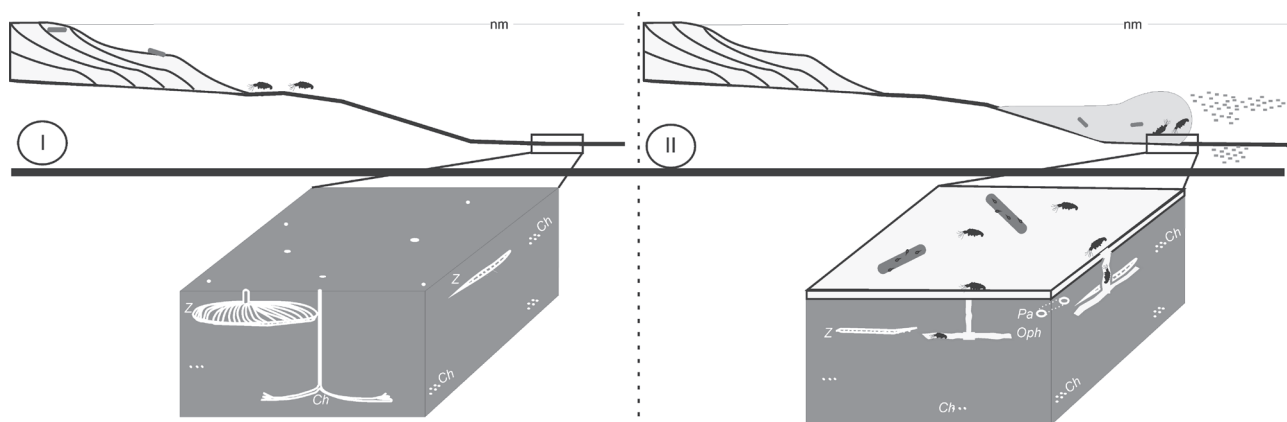
*Teredolites*. Dicha madera habría sido transportada desde zonas litorales. La presencia del icnogénero *Ophiomorpha* dentro de la icnoasociación II, sumada a los troncos con *Teredolites* dentro de la sección superior de la Formación Río Mayer, se relaciona a flujos turbidíticos distales provenientes del sistema deltaico de la Formación Piedra Clavada. A diferencia de la definición original de la icnosubfacies de *O. rudis*, la cual se considera desarrollada en ambientes de cuenca profunda relacionados a sistemas de canales y lóbulos submarinos, en la Formación Río Mayer esta icnosubfacies se encuentra en ambientes de plataforma distal influenciada por deltas.

## DISCUSIÓN

La primera icnoasociación incluye una icnofacies de *Zoophycos* con *Bergaueria*, y se desarrolló en un ambiente de aguas calmas deficientes en oxígeno con alta concentración de materia orgánica (Richiano, 2012; Richiano et al., 2012 a,b). Es común la asociación de *Bergaueria* con las icnofacies de

*Skolithos* y *Cruziana* (Crimes, 1970; Alpert, 1973; Buatois et al., 2002; Gámez Vintaned et al., 2006). Sin embargo, la presencia de los ejemplares aquí descritos en una icnofacies de *Zoophycos* plantea la posibilidad de que el rango batimétrico de este icnogénero sea mayor al considerado hasta el momento. En la actualidad, es conocida la presencia de anémonas tanto en ambientes marinos someros como profundos (cf. Ammons y Daly, 2008), mientras que las evidencias de actividad de estos organismos en el registro fósil son comúnmente halladas en ambientes marinos someros (Crimes, 1970; Alpert, 1973; Buatois et al., 2002; Gámez Vintaned et al., 2006). La presencia de trazas de anémonas en la Formación Río Mayer demuestra que estos organismos habrían estado adaptados a vivir en ambientes pobres en oxígeno desde al menos el Cretácico Temprano. Si bien hay registros de este icnogénero en ambientes marinos profundos, cabe destacar que estos hallazgos se relacionan con niveles arenosos, habiendo sido interpretados como conectados a momentos de mayor oxigenación (Podhálanska, 2007). Por el contrario, en la Formación Río Mayer, los icnofósiles recuperados en la icnoasociación I se desarrollaron enteramente en margas negras depositadas en ambientes disóxicos. La obtención de alimento y oxígeno por parte de las anémonas podría haber estado relacionada con la disolución de materia orgánica desde el sedimento a través de la ectodermis, tal cual lo hacen actualmente anémonas vivientes en el Golfo de México (Ammons y Daly, 2008). La etología de la traza seguiría correspondiendo a domichnia o cubichnia, ya que la alimentación a través de la ectodermis no parece ser un mecanismo que genere por sí mismo la traza fósil.

La segunda icnoasociación incluye a la icnofacies de *Zoophycos* asociada a galerías de *Ophiomorpha* y a impresiones de madera con *Teredolites*. Paleoambientalmente esta



**Figura 10.** Reconstrucción de la Icnofacies de *Zoophycos* con *Ophiomorpha* y *Teredolites* asociados. Referencias: **Ch:** *Chondrites*; **Oph:** *Ophiomorpha*; **Pa:** *Palaeophycus*; **Z:** *Zoophycos*.



icnoasociación se desarrolló en condiciones de plataforma externa influenciada por el delta que originó a la Formación Piedra Clavada, tal cual lo sugiere la evidencia sedimentológica (Richiano *et al.*, 2012; Richiano *et al.*, 2012b). Los flujos turbidíticos originados en el frente deltaico fueron la fuente de transporte de los organismos productores de galerías y de la madera conteniendo *Teredolites*. En concordancia con lo propuesto por Uchman (2009), la icnosubfacies de *O. rudis* se encuentra en sedimentos ricos en detritos de plantas y las galerías suelen presentar la superficie externa oxidada. Sin embargo, los ejemplares descriptos por dicho autor se desarrollaron en un ambiente marino profundo asociado a un sistema de lóbulos y canales submarinos. Los ejemplares de *O. cf. rudis* en la icnoasociación II pueden considerarse como un ejemplo de colonizadores condenados (“*doomed pioneers*”, tal cual fue definida por Föllmi y Grimm, 1990), ya que evidencian la acción de organismos que normalmente habitan ambientes someros en posiciones por debajo del nivel de olas mal tiempo.

## CONCLUSIONES

1. En la Formación Río Mayer se han reconocido dos icnoasociaciones. La primer icnoasociación presenta una icnofacies de *Zoophycos* con ejemplares de *Bergaueria* asociados. La segunda se compone también de una icnofacies de *Zoophycos* pero en este caso asociada al icnogénero *Ophiomorpha* y que como componente alóctono presenta restos de madera con *Teredolites*.
2. Se documenta un registro poco usual de *Bergaueria* en sedimentos cretácicos del Hemisferio Sur. A su vez se encuentra en facies más profundas que en las que normalmente está registrada, evidenciando una adaptación de las anémonas a vivir en ambientes de plataforma externa con pobre oxigenación.
3. Se reconoce para la parte superior de la Formación Río Mayer la existencia de colonizadores condenados (“*doomed pioneers*”), caracterizados por *Ophiomorpha cf. rudis* en una icnofacies de *Zoophycos*.

## AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por subsidios provenientes de CONICET (PIP 6237/05 y PIP 1016/10) y la Universidad Nacional de la Plata (Proyecto N/511). Los autores agradecen a la editora A. Pagani y a los revisores, R. Netto y anónimos, quienes enriquecieron ampliamente este manuscrito con sus sugerencias. Agradecemos a L. Buatois por las sugerencias al manuscrito original; a A. Uchman y M. Gingras por sus comentarios con respecto al icnogénero *Bergaueria*; a S. Páez y muy especialmente a la Administración del Parque Nacional Los Glaciares por su apoyo en los trabajos de campo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre Urreta, M.B. 1987. La icnofacies *Teredolites* en el Cretácico de la Cuenca Austral Argentina. *10° Congreso Geológico Argentino* (San Miguel de Tucumán), *Actas* 3: 147–148.
- Aguirre Urreta, M.B. 2002. Invertebrados del Cretácico inferior. En: M.J. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino* (El Calafate), *Relatorio*, p. 439–460.
- Alpert, S.P. 1973. *Bergaueria* Prantl (Cambrian and Ordovician), a probable actinian trace fossil. *Journal of Paleontology* 47: 919–924.
- Ammons, A.W. y Daly, M. 2008. Distribution, habitat use and ecology of deep water Anemones (Actiniaria) in the Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research II* 55: 2657–2666.
- Arbe, H.A. 2002. Análisis estratigráfico del Cretácico de la Cuenca Austral, 103–128. En: M. J. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino* (El Calafate), *Relatorio*, p. 103–128.
- Arbe, H. A. y Hechem, J.J. 1984. Estratigrafía y facies de depósitos marinos profundos del Cretácico superior, lago Argentino, Provincia de Santa Cruz. *9° Congreso Geológico Argentino* (Buenos Aires), *Actas* 5: 7–14.
- Bertels, A. 1990. Foraminíferos bentónicos y caracterización paleoambiental de la Formación Río Mayer (Hauteriviano-Barremiano) en el Lago San Martín, República Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 22: 239–293.
- Bottjer, D.J., Droser, M.L. y Jablonski, D. 1988. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils. *Nature* 333: 252–255.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace fossils. Biology and taphonomy*. Special Topics in Palaeontology. Unwin Hyman, Londres, 280 p.
- Bromley, R.G., 1991. *Zoophycos*: strip mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia* 24: 460–462.
- Bromley, R.G., 1996. *Trace Fossils. Biology, Taphonomy and Applications (Second Edition)*. Chapman and Hall, Londres, 361 p.
- Bromley, R.G., Ekdale, A.A. y Asgaard, U., 1999. *Zoophycos* in the Upper Cretaceous Chalk of Denmark and Sweden. *Greifswalder Geowissenschaftliche Beiträge* 6: 133–142.
- Brongniart, A.T., 1823. Observations sur les Fucoïdes. *Mémoire, Société d'Histoire Naturelle de Paris* 1: 301–320.
- Brongniart, A.T., 1828. *Histoire des Végétaux Fossiles ou Recherches Botaniques et Géologiques sur les Végétaux Renfermés dans les Diverses Couches du Globe, vol. 1*. G. Dufour & E. d'Ocagne, Paris, p. 1–136.
- Buatois, L. A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F. 2002. *Trazas Fósiles, señales de comportamiento en el Registro Estratigráfico (Edición especial n° 2 del Museo Egidio Feruglio)*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, 382 p.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Brussa, E., Benedetto, J. y Pompei, J. 2009. The changing face of the deep: Colonization of the Early Ordovician deep-sea floor, Puna, northwest Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 291–299.
- Concheyro, A. y Angelozzi, G.N. 2002. Nanofósiles calcáreos. En: M.J. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15° Congreso Geológico Argentino* (El Calafate), *Relatorio*, p. 519–531.
- Crimes, T.P. 1970. The significance of trace fossils in sedimentology, stratigraphy and palaeoecology with examples from Lower Palaeozoic strata. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (Eds.), *Trace Fossils*. Seel House Press, Liverpool, p. 101–126.
- Ekdale, A.A. y Bromley, R.G., 1991. Analysis of composite ichnofabrics: an example in uppermost Cretaceous chalk of Denmark. *Palaios* 6: 232–249.
- Ekdale, A.A. y Lewis, D.W., 1991. The New Zealand *Zoophycos* revisited: morphology, ethology and paleoecology. *Ichmos* 1: 183–194.
- Föllmi, K. B. y Grimm, K.A. 1990. Doomed pioneers : gravity-flow deposition and bioturbation in marine oxygen-deficient environments. *Geology* 18: 1069–1072.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1984. Trace fossils Facies Models. En : R.G. Walker (Ed.), *Facies Models*. Geoscience Canada Reprint series, Canada, p. 189–207.

- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 33: 72–115.
- Fu, S., 1991. Funktion, Verhalten und Einteilung fucoider und lophotoenider Lebensspuren. *Courier Forschungs Institut Senckenberg* 135: 1–79.
- Fu, S. y Werner, F., 1995. Is *Zoophycos* a feeding trace? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 195: 37–47.
- Gaillard, C., Hennebert, M. y Olivero, D., 1999. Lower Carboniferous *Zoophycos* from the Tournai area (Belgium): environmental and ethological significance. *Geobios* 32: 513–524.
- Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E., Mayoral, E., Dies, M.E., Gozalo, R. y Muñiz, F. 2006. Trace and soft body fossils from the Pedroche Formation (Ovetian, Lower Cambrian of the Sierra de Córdoba, S Spain) and their relation to the Pedroche event. *Geobios* 39: 443–468.
- Hall, J. 1847. *Palaeontology of New York. Volume I. Containing descriptions of the organic remains of the Lower Division of the New York System (Equivalent to the Lower Silurian rocks of Europe)*. C. van Benthuyzen, Albany, 338 p.
- Häntzschel, W. 1935. Die Lebensspur Ophiomorpha Lundgren im Miozän bei Hamburg, ihre weltweite Verbreitung und Synonymie. *Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg* 21: 142–453.
- Hatcher, J. B. 1897. On the geology of Southern Patagonia. *American Journal of Science* 4: 327–354.
- Hofmann, H.J., Cecile, M.P. y Lane, L.S. 1994. New occurrences of *Oldhamia* and other trace fossils in the Cambrian of the Yukon and Ellesmere Island, Arctic Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences* 31: 767–782.
- Kotake, N., 1994. Population paleoecology of the *Zoophycos* producing animal. *Palaios* 9: 4–91.
- Kotake, N., 1997. Ethological interpretation of the trace fossil *Zoophycos* in the Hikoroichi Formation (Lower Carboniferous), southern Kitakami Mountains, northeast Japan. *Paleontological Research* 1: 15–28.
- Kraemer, P.E. y Riccardi, A. C. 1997. Estratigrafía de la región comprendida entre los lagos Argentino y Viedma (49°40'–50°10'S), Provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 52: 333–360.
- Książkiewicz, M. 1977. Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians. *Palaeontologia Polonica* 36: 1–208.
- Leanza, A. F. 1970. Amonites nuevos o poco conocidos del Aptiano, Albiano y Cenomaniano de los Andes Australes con notas acerca de su posición estratigráfica. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 25: 197–261.
- Leymerie, M.A. 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du département de l'Aube. *Mémoires de la Société Géologique de France* 5: 1–34.
- Löwemark, L. y Schäfer, P. 2003. Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and 14C study of the modern deep-sea *Zoophycos*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 192: 101–121.
- Lundgren, B., 1891. Studieröfver fossil förändelösa block. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar* 13: 111–121.
- Mángano, M.G., Buatois L.A. y 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: 641–668.
- MacEachern, J.A., Bann, K. L., Pemberton, S.G. y Gingras, M.K. 2007. The Ichnofacies paradigm: High resolution palaeoenvironmental interpretation of the rock record. En: J.A. Mac Eachern, K.L. Bann, M.K. Gingras y S.G. Pemberton (Eds.), *Applied Ichnology* (Short Course Notes 52). Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa, 380 p.
- Malumian, N. y Nández, C. 2002. Los foraminíferos: su significado geológico y paleoambiental. En: M. J. Haller (Ed.), *Geología y Recursos Naturales de Santa Cruz. 15º Congreso Geológico Argentino* (El Calafate), Relatorio, p. 481–494.
- Massalongo, A. 1855. *Zoophycos*, novum genus Plantarum fossilium. Typis Antonellianis, Verona, p. 45–52.
- Medina, F.A., Archangelsky, S., Guler, V., Archangelsky, A. y Cárdenas, O. 2008. Estudio bioestratigráfico integrado del perfil La Horqueta (límite Aptiano-Albiano), lago Cardiel, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10: 273–289.
- Miller III, W. 1998. Complex marine trace fossils. *Lethaia* 31: 29–32.
- Miller III, W. y D'Alberto, L. 2001. Paleoethologic implications of *Zoophycos* from Late Cretaceous and Paleocene limestones of the Venetian Prealps, northeastern Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166: 237–247.
- Nicholson, H.A. 1873. Contributions to the study of the Errant Annelides of the Older Palaeozoic rocks. Abstract. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21: 288–290.
- Olivero, D. y Gaillard, C. 1996. Palaeoecology of Jurassic *Zoophycos* from South-Eastern France. *Ichnos* 4: 249–260.
- Olivero, D. 2007. *Zoophycos* and the role of Type Specimens in Ichnotaxonomy. En: W. Miller, III (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, p. 219–231.
- Olivero, D. y Gaillard, C. 2007. A constructional Model for *Zoophycos*. En: W. Miller, III (Ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam, p. 466–477.
- Pemberton, S.G., y Frey, R.W. 1982. Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *Journal of Paleontology* 56: 843–881.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W. y Bromley, R.G. 1988. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Canadian Journal of Earth Science* 25: 866–892.
- Pérez Panera, J.P. 2012. Nanofósiles calcáreos y bioestratigrafía del Cretácico del sudeste de la Cuenca Austral, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 49: 137–163.
- Pickerill, R.K. 1989. *Bergaueria perata* Prantl, 1945 from the Silurian of Cape George, Nova Scotia. *Atlantic Geology* 25: 191–197.
- Podhalánska, T. 2007. Ichnofossils from the Ordovician mudrocks of the Pomeranian part of the Teisseyre–Tornquist Zone (NW Poland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 245: 295–305.
- Poiré, D.G. y Franzese, J.R., 2008. Trazas fósiles de ambientes litorales marino-parálidos de la Formación Springhill (Cretácico Inferior), Andes Patagónicos Australes, provincia de Santa Cruz, Argentina. *12a Reunión Argentina de Sedimentología* (Buenos Aires), Actas, p. 143.
- Poiré, D.G., Carloni, A., Ferrer, O. y Canessa, N.D. 2001. Características icnológicas de la Formación Piedra Clavada (Cretácico), Tres Lagos, Cuenca Austral, Argentina. *4a Reunión Argentina de Icnología y 2a Reunión de Icnología del Mercosur* (Tucumán), Resúmenes, p. 65.
- Poiré, D.G., Canessa, N.D., Carloni, A. y Ferrer, O. 2002. La Formación Piedra Clavada en el área de Tres Lagos, provincia de Santa Cruz, Argentina. *15º Congreso Geológico Argentino* (El Calafate, Santa Cruz), Actas, p. 6.
- Prantl, F., 1945. Two new problematic trails from the Ordovician of Bohemia. *Académie Tchèque des Sciences, Bulletin International, Classe des Sciences Mathématiques, Naturelles et de la Médecine* 46: 49–59.
- Riccardi, A.C. 1971. Estratigrafía en el oriente de la Bahía de la Lancha, Lago San Martín, Santa Cruz, Argentina. *Extracto de la Revista del Museo de la Plata, Sección Geológica* 7: 245–318.
- Riccardi, A.C. 1988. The Cretaceous system of southern South America. *Geological Society of America, Memoir* 168: 1–116.
- Richiano, S. 2010. Offshore to deep marine sedimentation of the Río Mayer Formation, Austral Basin, Patagonia Argentina. *18th International Sedimentological Congress* (Mendoza), Abstracts, p. 749.
- Richiano, S. 2012. [Sedimentología e icnología de la Formación Río Mayer, Cuenca Austral, Provincia de Santa Cruz, Argentina]. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, p. 330. Inédita.
- Richiano S., Poiré, D.G. y Varela, A.N. 2012a. Icnología de las formaciones Springhill y Río Mayer durante el Valanginiense de la Cuenca Austral. *13a Reunión Argentina de Sedimentología* (Salta), Actas, p. 187–188.
- Richiano S., Varela, A.N., Cereceda, A. y Poiré, D.G. 2012b. Evolución

- paleoambiental de la Formación Río Mayer, Cretácico Inferior, Cuenca Austral, Provincia De Santa Cruz, Argentina. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 19: 3–36
- Seilacher, A. 1964. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology* 3: 256–263.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5: 413–428.
- Seilacher, A., Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2005. Trace fossils in the Ediacaran–Cambrian transition: Behavioral diversification, ecological turnover and environmental shift. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 227: 323– 356.
- von Sternberg, G.K. 1833. *Versucheiner geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt. IV Heft*. C.E. Brenck, Regensburg, 48 p.
- Taylor, P.D. y Wilson M.A. 2003. Palaeoecology and evolution of marine hard substrate communities. *Earth-Science Reviews* 62: 1–103.
- Turner, R.D. 1969. Superfamily Pholadacea. En: R.C. Moore (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Geological Society of America and University of Kansas Press, p. 1–952.
- Uchman, A. 2009. The *Ophiomorpha rudis* ichnosubfacies of the *Nereites* ichnofacies: characteristics and constraints. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 276: 107–119.
- Uchman, A. y 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.

DOI 10.5710/AMGH.05.09.2012.486

**Recibido:** 31 de marzo de 2011

**Aceptado:** 5 de septiembre de 2012