

ESTRUCTURAS SEDIMENTARIAS ORGÁNICAS BIOTURBACIÓN

Noelia B. Carmona¹,
Juan José Ponce¹, Nerina
Canale¹ y Aldo Montagna²

Introducción

La disciplina encargada del estudio de las estructuras biogénicas (tanto recientes como fósiles) se denomina icnología y el énfasis principal de la misma está centrado en el modo en que tanto los animales como las plantas dejan un registro de su comportamiento en el sedimento (Buatois *et al.*, 2002). Uno de los aspectos más sobresalientes de la icnología es que nos brinda una visión novedosa del registro paleontológico debido a su interacción con diferentes disciplinas, como la sedimentología, la estratigrafía y la paleontología. Los términos *trazas fósiles* se refieren a las estructuras distintivas producto del comportamiento de los organismos que se preservan en el sedimento (Frey, 1973; Frey y Pemberton, 1984, 1985; Pemberton *et al.*, 2001; Buatois *et al.*, 2002).

Efectos de la bioturbación: los organismos bentónicos y su relación con el sedimento

Los organismos forman parte integral del ambiente sedimentario en el que viven, pudiendo afectar la química y la estructura del sedimento, alterando su propio microambiente y el de los demás organismos. Para poder evaluar el papel que los organismos tienen en relación

con el sustrato que habitan, es necesario tener presente algunos de los fenómenos que son productos de esta interacción, es decir, evaluar los efectos del proceso de *bioturbación* (Reise, 2002):

- a. La bioturbación puede modificar el sustrato favoreciendo la sedimentación de material en algunos casos y produciendo la resuspensión del mismo en otros;
- b. cambia la composición de las partículas sedimentarias por efectos de aglutinación y fraccionamiento;
- c. cambia la distribución del sedimento dentro de los estratos (e.g. llevando el sedimento más fino hacia la superficie y el más grueso hacia abajo o viceversa);
- d. puede producir desagregación y fluidización del sustrato;
- e. modifica la química del sedimento y el metabolismo microbiano debido a que favorece la entrada de agua y oxígeno en el sedimento;
- f. aumenta el flujo de nutrientes disueltos, metabolitos y otras sustancias entre el sedimento y el agua, produce la alteración de la hidrodinámica de la superficie del sustrato creando una topografía irregular (e.g. formando montículos y depresiones).

Marco conceptual de la icnología

Las trazas fósiles poseen una serie de características propias que las convierten en herramientas fundamentales para los estudios sedimentológicos, estratigráficos y paleobiológicos (Frey, 1975; Pemberton *et al.*, 2001).

A. REGISTRO TEMPORAL EXTENSO

La mayoría de las trazas fósiles presentan un rango temporal extenso, llegando algunas estructuras a abarcar la totalidad del Fanerozoico. A pesar de que esta condición pueda considerarse una desventaja para el uso de la icnología en la bioestratigrafía (donde el

1. CONICET, Universidad Nacional de Río Negro - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Isidro Lobo y Belgrano, 8332. General Roca, Río Negro, Argentina.

ncarmona@unrn.edu.ar, jponce@unrn.edu.ar, nerinacanale@gmail.com

2. YPF, Universidad Nacional de Río Negro - Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Isidro Lobo y Belgrano, 8332. General Roca, Río Negro, Argentina.

aldo.montagna@ypf.com

mayor aporte lo realizan los fósiles guías, que abarcan cortos intervalos de tiempo y una amplia distribución), constituye una característica fundamental que favorece la comparación de rocas pertenecientes a diferentes edades (Pemberton *et al.*, 2001). Obviamente al considerar esta característica no se está asumiendo un mismo productor para los icnofósiles de diferentes edades, aunque sí se asume que diferentes organismos responden de manera similar a las condiciones del ambiente (convergencia de comportamiento).

B. RANGO FACIAL RESTRINGIDO

Como se dijo anteriormente, las trazas fósiles constituyen la respuesta de los organismos frente a las condiciones del ambiente. De esta manera, el hecho de que las trazas fósiles presenten un rango facial restringido implica que la asociación de ciertas estructuras biogénicas va a responder a parámetros ambientales determinados. En este sentido puede considerarse a los icnofósiles como *fósiles de facies* (Buatois *et al.*, 2002), los cuales aportan información valiosa en cuanto a las condiciones paleoecológicas y paleoambientales dominantes en el momento de la deposición. Sobre la base de esta característica y del hecho de que las asociaciones de trazas fósiles van a ser recurrentes en el tiempo siempre y cuando las condiciones del ambiente sean similares, Seilacher (1967) propuso el concepto de Icnofacies, el cual será analizado más adelante. Al considerar a los icnofósiles en conjunto como una asociación, podemos utilizarlos en interpretaciones ambientales, lo cual brinda mayor información que si consideráramos por separado a cada icnotaxón. A través del estudio e interpretación del comportamiento reflejado por las estructuras biogénicas podemos inferir cuáles podrían haber sido los factores dominantes en determinados ambientes y las respuestas de los organismos frente a tales condiciones.

C. AUSENCIA DE TRANSPORTE

Las trazas fósiles representan la evidencia de la actividad biológica *in situ*, presentando una estrecha relación con el sustrato (Pemberton *et al.*, 2001). De este modo, las trazas fósiles, al carecer usualmente de desplazamiento secundario, reflejan las condiciones originales del ambiente de deposición. Esta característica de los icnofósiles constituye una importante diferencia con

respecto a las asociaciones de cuerpos fósiles, ya que estos últimos generalmente se encuentran retrabajados y requieren, por lo tanto, un análisis tafonómico previo. Sin embargo, algunas veces las estructuras biogénicas pueden presentar transporte secundario, aunque en estos casos es relativamente sencillo determinar el carácter alóctono de las mismas.

D. PRESENCIA EN ROCAS NO FOSILÍFERAS

Las condiciones de preservación de las trazas fósiles y los cuerpos fósiles son distintas. Por esta razón, es común encontrar estructuras biogénicas en rocas no fosilíferas. Aún más, en muchos casos los procesos diagenéticos que destruyen los cuerpos fósiles pueden resaltar las estructuras biogénicas (Pemberton *et al.*, 2001). Si bien podría considerarse una desventaja el hecho de que las trazas fósiles no se preserven junto a los cuerpos de los organismos bioturbadores, podemos ver que esta condición de preservación diferencial es ventajosa al analizar sucesiones en las que los icnofósiles constituyen la única evidencia de actividad biológica disponible.

E. PRODUCCIÓN POR BIOTAS DE CUERPO BLANDO

Los organismos de cuerpo blando, aunque constituyen el mayor porcentaje de biomasa en prácticamente todas las comunidades, se preservan como cuerpos fósiles sólo bajo circunstancias extraordinarias, encontrándose generalmente subrepresentados en los estudios de reconstrucciones de paleocomunidades. Por el contrario, los estudios icnológicos permiten rescatar la información de los organismos de cuerpo blando, ya que es común que se preserve el registro de su actividad por medio de las trazas fósiles. Esta condición aporta una visión más global de la estructura trófica y de la riqueza total de las comunidades, siendo una herramienta fundamental a la hora de realizar reconstrucciones paleoecológicas (Ekdale *et al.*, 1984).

F. EVIDENCIA DE COMPORTAMIENTO

La cantidad y tipo de información que se puede obtener a partir del análisis de las trazas fósiles es muy variada y en muchas ocasiones, muy completa. Los estudios sobre la morfología y los patrones arquitecturales en la construcción de los icnofósiles permiten no sólo reconocer en muchos casos los organismos constructores, sino también sus características tróficas, modo de vida, forma de desplazamiento, etc. (Buatois *et al.*, 2002).

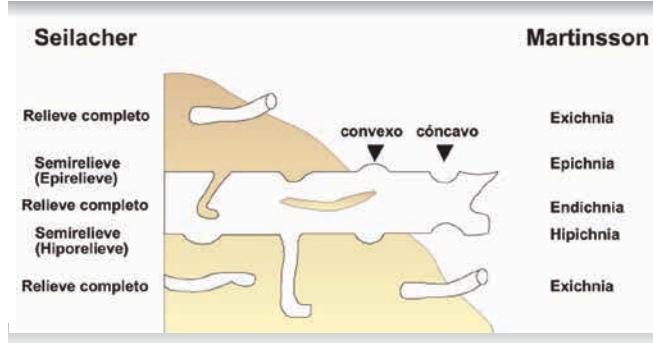
Clasificaciones preservacionales de las trazas fósiles

Para la identificación de las trazas fósiles y su interpretación del modo de construcción, es necesario analizar y entender el modo de preservación de las mismas. La estratinomía comprende la descripción y clasificación de los icnofósiles de acuerdo con el modo de preservación y ocurrencia (posición dentro del sustrato) y de manera secundaria, incluye los procesos mecánicos-sedimentológicos de preservación de las trazas fósiles. Según Bromley (1996), la estratinomía consiste en la expresión morfológica de un icnotaxón y varía de acuerdo a si la estructura se encuentra preservada dentro de un estrato pelítico o arenoso, o si se preserva en la superficie limitante entre ellos.

Diversos autores han propuesto diferentes clasificaciones sobre la base de las características topónimicas de los icnofósiles, de las cuales las más utilizadas son la clasificación de Seilacher (1964) y la de Martinsson (1970) (Fig. 1).

FIGURA 1

Clasificación topónima de las trazas fósiles en relación con el medio que las contiene (arenoso en este caso). En la izquierda, se clasifican las estructuras de acuerdo con la terminología propuesta por Seilacher (1964) y en la derecha se encuentran los términos propuestos por Martinsson (1970) (tomado de Bromley, 1996).



Seilacher (1964) propuso tres categorías para describir los modos de preservación de las trazas fósiles: preservación en relieve completo (estructuras dentro de una capa), semirrelieve (trazas en la interfase litológica, diferenciando hiporrelieve y epirrelieve) y estructuras biodeformacionales (disturbancias de la estratificación). Por su parte, Martinsson (1970) propuso una clasificación que comprende cuatro categorías preservacionales: epicnia (cuando las estructuras se preservan en el tope de las capas, ya sea como surcos o como crestas);

hipicnia (las trazas se preservan en las bases de las capas y, al igual que en el caso anterior, se diferencian en surcos y crestas), endicnia (cuando los icnofósiles se preservan dentro de las capas de sedimento) y exicnia (cuando la preservación ocurre fuera de las capas sedimentarias) (Bromley, 1996). Ambas clasificaciones tienen como referencia la relación entre el icnofósil y el medio moldeador (*casting medium*), el cual comprende generalmente un estrato arenoso.

Etolología de los organismos productores

Como se dijo anteriormente, las trazas fósiles constituyen el registro de la actividad de los organismos en el pasado y por lo tanto son consideradas como señales de comportamiento (Buatois *et al.*, 2002). Las mismas reflejan no sólo el modo de vida de los individuos sino también evidencian aspectos ecológicos y funcionales de los mismos, así como la relación con los parámetros ambientales dominantes (Pemberton *et al.*, 2001).

En este sentido, uno de los aportes biológicos más interesantes de la icnología es la información sobre la etología de los organismos productores. Seilacher (1953) propuso un esquema de clasificación etológica para las estructuras biogénicas. Este esquema original contaba con cinco categorías básicas de comportamiento basadas en los estudios realizados en ambientes marinos. En los últimos años se han adicionado nuevas categorías que complementan a la anterior y que cubren otros tipos de comportamientos y ambientes (por ejemplo las estructuras biogénicas de los depósitos continentales) (Frey, 1973; Ekdale *et al.*, 1984; Ekdale, 1985; Bromley, 1990; Genise y Bown, 1994; Gibert *et al.*, 2004). El esquema actual de categorías etológicas en uso es el siguiente (Bromley, 1996; Buatois y Mángano, 2011) (Fig. 2).

-*Cubichnia* (trazas de descanso): incluyen aquellas impresiones dejadas por los organismos cuando estos están en reposo. Estas trazas usualmente revelan las características latero-ventrales de los organismos productores. Idealmente estas trazas se encuentran aisladas, aunque la mayoría de las veces presentan intergradaciones con trazas pertenecientes a otras categorías etológicas (Fig. 3). Ejemplo: *Asteriacites*, *Lockenia*, *Rusophycus*.

FIGURA 2

Clasificación etológica de trazas fósiles (tomado de Buatois y Mángano, 2011).

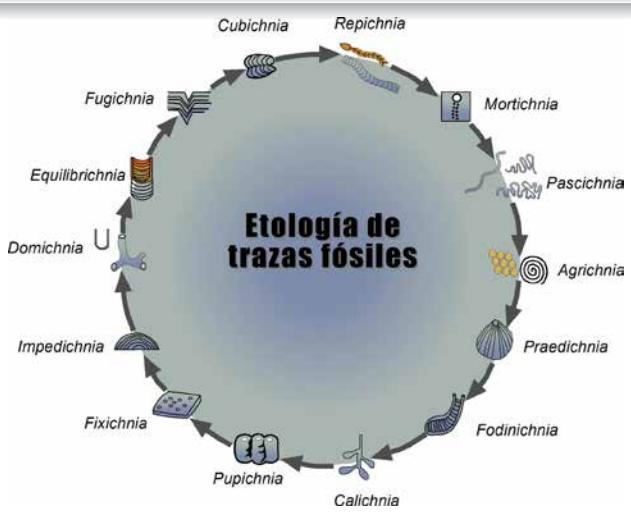


FIGURA 3

Vista basal de un nivel de areniscas con trazas de descanso de bivalvos. Formación Mulichinco, Puerta Curaco.

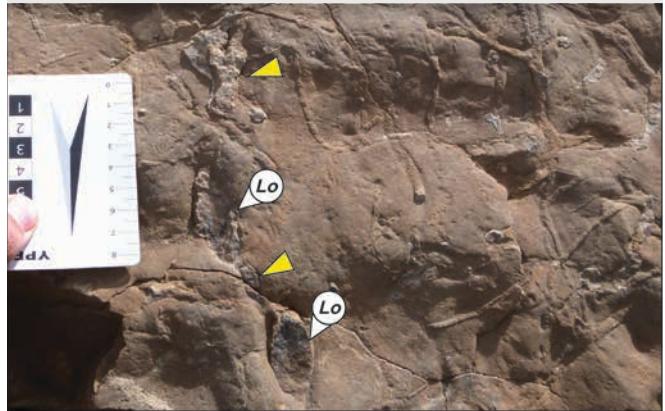


-*Repichnia* (trazas de locomoción): estructuras epiestra tales o intraestratales realizadas por organismos que se desplazan de un punto a otro (Fig. 4). El énfasis está puesto en la locomoción. Son estructuras lineales o sinuosas. Ejemplos: *Cruziana*, *Diplichnites*.

-*Mortichnia* (trazas de muerte): incluyen a aquellas estructuras que reflejan los últimos movimientos de los organismos antes de morir. En general los organismos productores también se preservan, lo que permite que las trazas fósiles sean asignadas a su productor sin ninguna duda (Buatois y Mángano, 2011). Usualmente incluyen estructuras de locomoción de artrópodos y, menos comúnmente, incluyen trazas de bivalvos y gasterópodos. Ejemplo: *Telsonichnus*.

FIGURA 4

Vista en planta de areniscas con acción de oleaje donde se reconocen trazas de descanso (*Cubichnia*) y locomoción (*Repichnia*) de bivalvos (flechas amarillas). Ejemplares de *Lockeia* (Lo) Formación Mulichinco, Puerta Curaco.



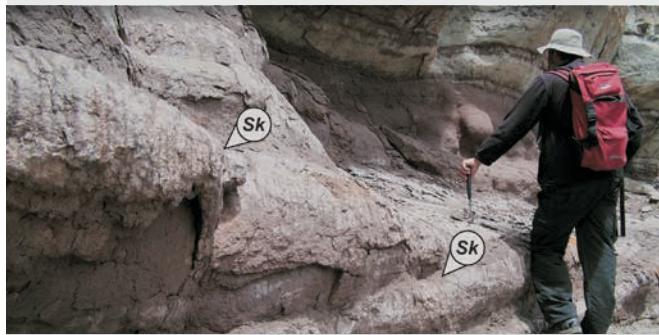
-*Pascichnia* (trazas de pastoreo): en esta categoría la actividad de locomoción y de alimentación se combinan, ya que el organismo se alimenta a medida que se produce el desplazamiento. Pueden presentarse sobre el sustrato o dentro del mismo y por lo general no revelan las características morfológicas de los productores. Algunas de estas estructuras pueden presentar patrones complejos de utilización del espacio para alimentación. Ejemplos: *Helminthorhaphe*, *Gordia*, *Scolicia*.

-*Fodinichnia* (trazas de alimentación): en esta categoría se incluyen las estructuras construidas por organismos depositívoros infaunales. Estas excavaciones pueden servir como domicilio permanente a la vez que constituyen un lugar para el procesamiento del sedimento en busca de alimento. Dentro de esta categoría se incluyen una serie de morfologías como estructuras en U o con desarrollo de spreite, pueden ser estructuras simples o ramificadas, y la posición dentro del estrato también es variable, pudiendo ser paralelas, inclinadas o verticales con respecto al plano de estratificación. Ejemplos: *Asterosoma*, *Rosselia*, *Arthropycus*.

-*Domichnia* (trazas de habitación): comprenden estructuras de habitación de organismos infaunales, incluyendo suspensívoros, depositívoros y, en algunos casos, predadores (Fig. 5). Por lo general, estas estructuras son permanentes. Es común que los organismos reforzén las paredes de las excavaciones con sustancias aglutinadas y/o pellets. Ejemplo: *Ophiomorpha*, *Skolithos*.

FIGURA 5

Vista en sección de sistemas de barras con trazas de *Skolithos* (Sk). Formación Lajas, Sierra de la Vaca Muerta.



-*Agrichnia* (trazas de cultivo o trampas de alimento): constituyen estructuras complejas, con patrones regulares y geométricos muy estructurados que servirían como domicilio y lugar de cultivo de bacterias o trampas para microorganismos. Generalmente son túneles horizontales, organizados en meandros, espirales o redes hexagonales. Ejemplo: *Spirorhaphes*, *Paleodictyon*.

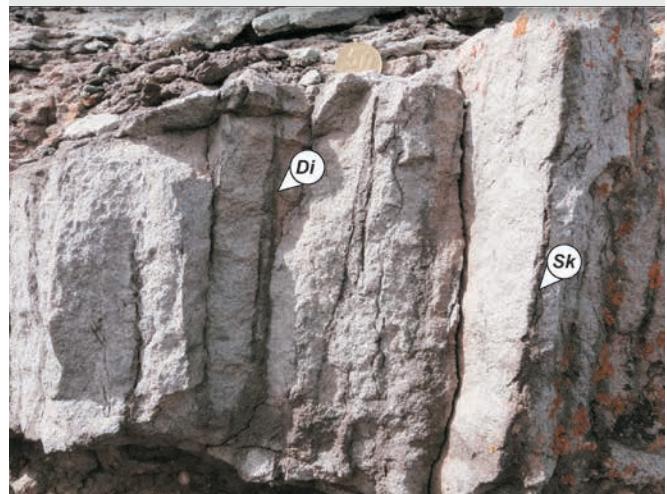
-*Equilibrichnia* (trazas de equilibrio): Son estructuras que registran los ajustes en la profundidad de las estructuras biogénicas con respecto a los eventos de acreción o erosión del sedimento (Fig. 6). En la mayoría de los casos los organismos deben mantener una distancia constante con la superficie del sedimento, por este motivo, si se produce agradación, las estructuras van a mostrar un movimiento hacia arriba; si en cambio se produce erosión del sedimento, las estructuras van a registrar un desplazamiento en la dirección contraria. Estas estructuras pueden mostrar una gradación hacia trazas de escape si las fluctuaciones en la tasa de sedimentación son abruptas. Ejemplo: *Diplocraterion*.

-*Fugichnia* (trazas de escape): estructuras generadas por el rápido movimiento hacia arriba o hacia abajo de los organismos, por ejemplo, cuando tratan de escapar del enterramiento o de la erosión del sedimento (Fig. 7). Generalmente estas estructuras muestran un movimiento vertical, aunque en algunos casos pueden presentar desplazamientos horizontales, por ejemplo, en el caso de organismos que escapan de predadores. Estas estructuras presentan morfologías típicas de

trazas de descanso repetidas verticalmente, especialmente excavaciones tipo cono en cono.

FIGURA 6

Vista en sección de niveles de areniscas con trazas de *Diplocraterion* (Di) y *Skolithos* (Sk). Formación Lajas, Sierra de la Vaca Muerta.



-*Calichnia* (trazas de nidificación): dentro de esta categoría se incluyen los nidos construidos con materiales del sustrato, por ejemplo, los nidos de escarabajos. Esta categoría incluiría a las trazas de edificación, las cuales comprenden estructuras construidas sobre el sustrato pero con materiales ajenos al mismo. Ejemplos: *Coprinisphaera* (nidos de escarabajos) y *Celliforma* (celdillas de abejas).

-*Pupichnia*: incluyen trazas producidas por insectos para su protección durante los períodos de pupación (Genise et al., 2007). En general estos organismos viven libres en los suelos o en la vegetación. Ejemplos: *Fictivichnus*, *Rebuffoichnus*.

-*Praedichnia* (trazas de predación): generalmente estas estructuras se preservan en sustratos duros, por ejemplo, los orificios perforados en conchillas. También son consideradas como trazas de predación las marcas de mordeduras sobre huesos, exoesqueletos y conchillas. En sustratos blandos, estas estructuras son más difíciles de identificar. Ejemplo: *Oichnus*.

-*Fixichnia* (trazas de fijación): Esta categoría, propuesta por Gibert et al. (2004), comprende a aquellas estructuras superficiales producidas por la fijación o anclaje de

los organismos al sustrato. Ejemplo: *Podichnus* (estructura de fijación de braquiópodos).

-*Impedichnia* (trazas de bioclastración): Esta categoría incluye estructuras que registran dos comportamientos diferentes durante la construcción de una cavidad en el material esquelético (Tapanila, 2005). Las estructuras resultantes se conocen como bioclastración (Tapanila, 2005) y son generadas por organismos endosimbiontes que inhiben la acreción esquelética del hospedador, y por el hospedador que altera su crecimiento esquelético para acomodarse al organismo infestante. Ejemplos: *Helicosalpinx*, *Tremichnus*, *Hicetes*, y *Eodiorygma*.

FIGURA 7

Vista en sección de niveles de areniscas con trazas de escape (fu).
Formación Lajas, Sierra de la Vaca Muerta.



Principios icnológicos

Existen una serie de principios que deben tenerse en cuenta a la hora de realizar análisis e interpretaciones de las trazas fósiles, especialmente cuando se intenta asignar una determinada estructura biogénica a un

organismo productor (Bromley, 1996). Entre estos principios podemos citar:

Organismos filogenéticamente no relacionados pueden presentar comportamientos similares y construir estructuras morfológicamente semejantes. Este principio está basado en el concepto de convergencia etológica; organismos diferentes pueden responder funcionalmente de la misma manera frente a condiciones ambientales similares. Por este motivo la asignación de una traza fósil a un organismo en particular es prácticamente imposible de realizar. Sin embargo, el hecho de que organismos diferentes construyan estructuras similares, permite obtener información paleoecológica de relevancia, ya que se puede inferir el tipo de comportamiento que tendrán los mismos frente a determinadas condiciones ecológicas.

El mismo organismo puede producir estructuras diferentes de acuerdo con los diferentes patrones etológicos del individuo. Este principio se basa en el hecho de que un mismo organismo presenta diferentes comportamientos de acuerdo con las funciones que realiza y a las condiciones ecológicas del medio que habita. La misma estructura biogénica, al preservarse en sustratos diferentes, puede adquirir características que lleven a considerarla como estructuras distintas. Este principio plantea un problema central en las discusiones sobre las clasificaciones icnotaxonómicas: ¿dos estructuras similares que presenten preservaciones diferentes deben ser consideradas una misma estructura o deben ser clasificadas con nombres diferentes? Esta pregunta va a tener respuestas diferentes dependiendo si se considera que la clasificación icnotaxonómica debe basarse solamente en las características morfológicas puras o en éstas como un reflejo del comportamiento.

Una misma estructura puede estar reflejando la acción de varios organismos distintos. Este principio se basa en el hecho de que organismos distintos pueden habitar y modificar una misma estructura, ya sea al mismo tiempo (si los individuos presentan relaciones de comensalismo o simbiosis), o en períodos diferentes (por ejemplo, en el caso de una reutilización posterior de la estructura por algún individuo, luego del abandono del organismo constructor).

En general, los organismos productores no se preservan. Este principio se refiere especialmente a los organismos excavadores de cuerpos blandos y también a aquellos organismos con partes duras, que al adquirir

el hábito infaunal (por ejemplo, algunos bivalvos y crustáceos), presentan una reducción en el grosor de las valvas y de los exoesqueletos. Estos individuos sólo se preservan bajo condiciones excepcionales, que generalmente no son comunes. Por lo tanto, se puede considerar que el registro icnológico constituye una excelente oportunidad de recuperar parte de la información que se pierde en los estudios de cuerpos fósiles.

Aportes de los estudios de trazas fósiles a la paleoecología

La paleoecología utiliza el registro fósil para reconstruir los modos de vida de los organismos fósiles así como su relación con las paleocomunidades y con los ambientes físicos en los cuales vivían (Brenchley y Harper, 1998). Tradicionalmente, los análisis paleoecológicos se basaron en los datos provenientes de los cuerpos fósiles. Sin embargo, como se planteó antes, una gran proporción de los organismos son de cuerpos blandos, por lo que su presencia no queda registrada y no puede ser evaluada en las reconstrucciones paleoecológicas. En este sentido, los aportes que la icnología puede realizar a estos estudios son sumamente importantes e informativos, aunque su uso en los análisis paleoecológicos no se haya generalizado aún.

La distribución de los organismos está regida por una serie de factores tanto físicos como biológicos. Fisiológicamente cada organismo puede funcionar dentro de un estrecho rango ambiental que le permite al individuo mantener sus condiciones internas de manera constante. Entre las contribuciones más importantes de los estudios de trazas fósiles a la paleoecología, se destacan aquellas relacionadas con los factores ecológicos como temperatura, salinidad, tasa de sedimentación y estabilidad del sustrato, ya que los icnofósiles reflejan el comportamiento de los organismos en respuesta a estas variables.

PARÁMETROS ECOLÓGICOS:

ENERGÍA

La energía es claramente un factor que influye en la distribución de los organismos y, de este modo, en la

distribución de las trazas fósiles. Las asociaciones generadas en ambientes de alta y baja energía son claramente diferentes entre sí, estando las primeras dominadas por estructuras de habitación de organismos suspensívoros, generalmente con paredes constructivas. Estas estructuras reflejan la actividad de la biota estacionaria, tienen una disposición predominantemente vertical y presentan una baja diversidad. Por el contrario, las icnofaunas desarrolladas en depósitos de baja energía son generadas por organismos depositívoros y detritívoros móviles que se disponen preferentemente en el plano horizontal y presentan generalmente mayor diversidad (Pemberton *et al.*, 2001).

SUSTRATO

El sustrato constituye uno de los factores ecológicos que mayor control ejerce sobre la colonización, distribución y desarrollo de las comunidades bentónicas. De este modo, también afectan a las estructuras biogénicas construidas por los organismos. Existen cinco categorías que definen al sustrato según su consistencia: a- sustratos soposos (*soupgrounds*); b- sustratos blandos (*soft-grounds*); c- sustratos firmes (*firmgrounds*); d- sustratos duros (*hardgrounds*) y e- sustratos xílicos (*woodgrounds*). Entre los cuatro primeros la diferencia sustancial reside en el contenido de agua que poseen, estando los sustratos soposos sobresaturados de agua, mientras que los sustratos duros están cementados. En los sustratos blandos el sedimento presenta el contenido de agua suficiente como para permitir la excavación de los organismos sin que se produzca el colapso de las estructuras. De este modo son los sustratos más aptos para la generación y preservación de las trazas fósiles. Los sustratos firmes se encuentran compactados y deshidratados y también se caracterizan por la presencia de estructuras biogénicas, aunque sus asociaciones son de menor diversidad que las desarrolladas en sustratos blandos. Por otro lado, los sustratos xílicos están formados por material carbonoso, son flexibles y se degradan rápidamente. Las perforaciones más comunes que presentan estos sustratos pertenecen a bivalvos e insectos.

Otra condición que hay que tener en cuenta al analizar el sustrato es la textura del sedimento, ya que ésto condiciona a su vez la profundidad y el modo de excavar de los organismos. Si se comparan sedimentos finos con

sedimentos más gruesos, se ve que a medida que aumenta la profundidad, las condiciones físicas y químicas cambian en ambos sedimentos. Sin embargo, la diferencia fundamental reside en la manera en que se produce este cambio. Por ejemplo, los cambios físico-químicos en sedimentos gruesos son graduales, mientras que dichos cambios son abruptos en depósitos con sedimentos finos. Estas diferencias se reflejan también en el contenido icnológico, ya que en los sedimentos gruesos, la disminución de las trazas fósiles es relativamente gradual a medida que se profundiza, mientras que en los depósitos de sedimentos finos, la disminución es abrupta, de la misma manera que los cambios físico-químicos.

OXIGENACIÓN

El oxígeno es esencial para la vida de los organismos. En general los requerimientos de oxígeno aumentan con el tamaño y la actividad del organismo. En los sectores superiores del océano, la entrada de oxígeno se produce por solución desde la atmósfera (favorecida también por el oleaje) y por la actividad fotosintética del fitoplancton (Brenchley y Harper, 1998). Por debajo de la zona fótica, hay una disminución en la concentración de oxígeno debido a que los procesos de respiración y descomposición de la materia orgánica no son compensados por la entrada de oxígeno fotosintético. Sobre la base de estas diferentes concentraciones de oxígeno, el agua de mar se clasifica en: 1- aeróbica (completamente oxigenada) cuando la concentración de oxígeno es superior a 1,0 ml/l de agua, 2- disaeróbica (pobre-

mente oxigenada) cuando la concentración de oxígeno se encuentra entre 0,1 y 1,0 ml/l de agua, y 3- finalmente anaeróbica (sin oxígeno), cuando la concentración es inferior a 0,1 ml/l de agua. Los organismos bentónicos responden de distintas maneras a las diferentes concentraciones de oxígeno sobre la superficie del sedimento y dentro del mismo. En general, en los fondos bien oxigenados, los organismos construyen excavaciones profundas, oxigenando a su vez los sectores más profundos del sedimento. A medida que la concentración de oxígeno sobre la superficie del sedimento es menor, los organismos construyen excavaciones menos profundas, de menor tamaño y con un escalonamiento menos pronunciado. Finalmente, los depósitos anóxicos carecen en general de organismos y por lo tanto de estructuras biogénicas. En general se considera que a medida que disminuye la concentración de oxígeno dentro del sedimento, el tamaño y la diversidad de estructuras biogénicas también se hace menor (Buatois *et al.*, 2002). Se han postulado varios modelos para describir la distribución de las trazas fósiles de acuerdo con la concentración de oxígeno. Uno de estos modelos, propuesto por Ekdale y Mason (1988) distinguen entre la concentración de oxígeno del agua que se encuentra dentro del sedimento y sobre la superficie del mismo, reconociendo cuatro categorías principales que se describen a continuación:

SALINIDAD

La salinidad es un importante factor de control sobre la

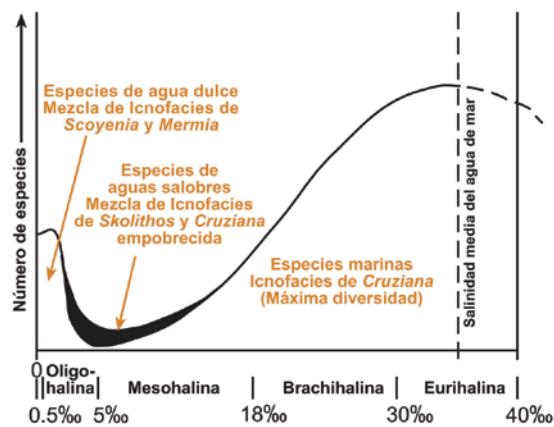
OXIGENACIÓN	ETOLOGÍA DE LAS ESTRUCTURAS BIOGÉNICAS	OTRAS CARACTERÍSTICAS
Agua intersticial: aeróbica Agua de fondo: anaeróbica	Sin bioturbación	Depósitos con laminación paralela
Agua intersticial: anaeróbica Agua de fondo: disaeróbica-aeróbica	Estructuras semipermanentes de alimentación de depositívoros (<i>Fodinichnia</i>)	Icnodiversidad baja. Generalmente las asociaciones son monoespecíficas y las estructuras tienen conexiones con el fondo oceánico
Agua intersticial: disaeróbica Agua de fondo: disaeróbica-aeróbica	Dominio de estructuras de pastoreo de depositívoros o detritívoros (<i>Pascichnia</i>)	Estructuras sin conexión con el fondo marino
Agua intersticial: aeróbica Agua de fondo: aeróbica	Estructuras permanentes de habitación (<i>Domichnia</i>) de organismos suspensívoros	Otras etologías pueden estar representadas

distribución de la fauna, especialmente en los sectores marinos marginales, los que pueden ser salobres o hipersalinos. La fauna que ocupa estos ambientes debe estar adaptada para soportar amplios rangos de salinidad (eurihalinos) y desarrollar métodos efectivos para osmorregular. En general, a medida que disminuye o aumenta la salinidad también lo hace la diversidad de los organismos, aunque no siempre la abundancia, ya que se pueden presentar asociaciones monoespecíficas de organismos eurihalinos.

En la Figura 8 se grafica una curva idealizada de la relación entre la diversidad de especies y los niveles de salinidad. Las faunas salobres y de agua dulce son en general de baja diversidad, mientras que las faunas marinas alcanzan el máximo de diversidad a los 35% aproximadamente (Remane y Schlieper, 1971). Esta misma relación ha sido observada a partir de los estudios de trazas fósiles, siendo uno de los logros más importantes de la icnología la distinción entre ambientes marinos, salobres y dulceacuícolas (Buatois *et al.*, 2002).

FIGURA 8

Niveles de salinidad, su relación con la diversidad de especies y con las diferentes icnofacies (basado en Buatois *et al.*, 2002). Nótese que los ambientes salobres presentan la menor diversidad de especies.



En general se considera que las icnofaunas desarrolladas en ambientes con salinidad normal presentan alta diversidad y abundancia, componentes epi e infaunales, con estructuras que reflejan la actividad de generalistas tróficos así como de especialistas, con dominio de estructuras horizontales de tamaños variables. Por el contrario, las icnofaunas desarrolladas en ambientes salobres exhiben una baja diversidad y abundancia variable.

Hay un dominio de trazas fósiles simples de organismos infaunales, especialmente de oportunistas tróficos (Manganó y Buatois, 2004). En general, los organismos experimentan una reducción de tamaño y hay un predominio de individuos de cuerpo blando frente a aquellos que poseen exoesqueletos (Pemberton *et al.*, 2001).

TASA DE SEDIMENTACIÓN

La tasa de sedimentación constituye un factor de control sumamente importante en la regulación de la distribución de los organismos y de sus estructuras biogénicas. En general se considera que una tasa de sedimentación lenta y continua permite un completo retrabajo del sedimento, mientras que una tasa de sedimentación rápida y episódica, delimita diferentes niveles de bioturbación, restringiendo el retrabajo del sedimento al techo de los bancos recién depositados (Buatois *et al.*, 2002).

NUTRIENTES

La disponibilidad de nutrientes constituye un parámetro fundamental ya que condiciona el tipo de estrategia alimenticia a adoptar por los organismos. Los organismos suspensívoros son los más frecuentes en ambientes con aguas agitadas y alimento particulado en suspensión, mientras que los organismos detritívoros y depositívoros dominan aquellos ambientes en los que hay acumulación de partículas alimenticias sobre la superficie y dentro del sedimento, respectivamente (Bromley, 1996).

En el caso de los ambientes marinos profundos, en los que hay poca disponibilidad de alimento tanto en la columna de agua como en el sedimento, los organismos desarrollan estrategias de alimentación muy especializadas para que la obtención de alimento sea lo más eficiente posible (Seilacher, 1974). Las estructuras biogénicas generadas bajo estas condiciones son características de la icnofacies de *Nereites* (ver apartado siguiente).

BATIMETRÍA

Si bien las asociaciones de trazas fósiles no constituyen un parámetro batimétrico absoluto, permiten obtener una idea general de las condiciones locales bajo las que se desarrollan. Estas condiciones locales se modifican en general de manera coordinada con la

profundidad, estableciéndose de este modo una relación indirecta entre las asociaciones de trazas fósiles y las características batimétricas de los depósitos.

Icnodiversidad y abundancia

Las trazas fósiles están relacionadas con la etología de los organismos, y conceptualmente son diferentes a los mismos. Por lo tanto, el concepto de icnodiversidad no debe confundirse con el de diversidad biológica (Bromley, 1996). La icnodiversidad se refiere al número de icnotaxones presentes en una asociación y constituye una de las características más relevantes para los análisis paleoecológicos de trazas fósiles.

La icnodiversidad va a depender de una serie de factores diferentes a los que controlan la diversidad biológica. Por ejemplo, la barrera de fosilización es diferente en uno y otro caso. Muchos tipos de comportamientos presentan mayores probabilidades de preservación que otros, como por ejemplo las galerías con paredes construccionales. También es importante tener en cuenta la profundidad a la cual se desarrolla cada una de las estructuras biogénicas, ya que aquellas trazas emplazadas a mayor profundidad presentan mayores posibilidades de preservarse que las estructuras superficiales, las que en general son obliteradas por estructuras posteriores (Bromley y Ekdale, 1986). Otros factores incluyen la naturaleza del sustrato y las condiciones físicas del medio de deposición (Bromley, 1996). Sin embargo, una vez evaluados los factores diferenciales que controlan la icnodiversidad y la diversidad biológica, se pueden evidenciar tendencias similares entre ambos atributos en respuesta a los parámetros ambientales comunes.

A su vez, el concepto de *abundancia* también difiere del concepto biológico de biomasa, ya que no es totalmente equivalente a la abundancia de organismos en el sustrato (Buatois *et al.*, 2002). La abundancia de organismos refleja en parte el grado de movilidad de los organismos dentro del sedimento. Si los organismos son altamente móviles, generan una considerable bioturbación del sedimento, produciendo depósitos con un alto índice de icnofábrica (ver más adelante).

Por el contrario, los organismos que construyen excavaciones permanentes, no generan tanto disturbio de la fábrica sedimentaria, presentando un limitado grado

de bioturbación. En ciertas ocasiones, una alta abundancia de estructuras biogénicas puede estar acompañada de una alta icnodiversidad, mientras que en otros casos, puede ser que una alta abundancia se corresponda con una baja icnodiversidad, especialmente en aquellos ambientes estresados en los que los pocos organismos que se adaptan a estas condiciones presentan un alto número de individuos.

Estrategias poblacionales

Los organismos presentan diferentes estrategias poblacionales en relación a sus modos de vida y a la estabilidad de los ambientes en los cuales se desarrollan. Aquellas especies que maduran tempranamente, producen una gran cantidad de descendientes y tienen períodos de vida cortos se denominan **estrategas-r**. Los organismos con estrategia-r generalmente corresponden a especies pioneras que colonizan rápidamente un hábitat luego de un disturbio (e.g. un evento de tormenta), o bajo condiciones físicas estresantes (e.g. una playa con alta energía), o cuando hay deficiencia en los recursos alimenticios. Como se planteó antes, estos organismos presentan gran abundancia en ambientes de baja diversidad (Bromley, 1996).

Por el contrario, los organismos que presentan bajas tasas reproductivas en ambientes denso-dependientes y que generalmente viven durante períodos de tiempo importantes, son denominados **estrategas-K**. Las especies de equilibrio o estrategas-K están mejor adaptados para vivir en ambientes estables y presentan tolerancias más estrechas. En general son organismos altamente especializados en el consumo de determinados recursos (es decir, ocupan nichos tróficos muy definidos) y son típicamente miembros de la comunidad clímax, en la cual la diversidad es alta, aunque la abundancia es equitativa entre las diferentes especies, sin organismos dominantes.

Icnofaunas oportunistas e icnofaunas residentes

Las asociaciones de trazas fósiles de icnotaxones oportunistas presentan una baja diversidad y alta abundancia de estructuras. A través de la información sedimentológica se

pueden inferir las condiciones de deposición dominantes bajo las cuales se desarrollaron las estructuras biogénicas (Bromley, 1996). Por lo general, los organismos oportunistas colonizan rápidamente el sedimento disturbado, produciendo estructuras con alto potencial de preservación. Los organismos vermiformes son considerados los pioneros más comunes, y producen generalmente estructuras verticales similares a *Skolithos* (Bromley, 1996). Es importante destacar que si bien es relativamente sencillo identificar icnocoenosis de oportunistas, no es conveniente identificar a taxones particulares como oportunistas, ya que los mismos pueden presentarse tanto en asociaciones de trazas fósiles pioneras como de clímax.

Las asociaciones de trazas fósiles que se establecen con posterioridad a la comunidad pionera, corresponden a organismos de la comunidad de clímax y se forman una vez que los disturbios cesan y el sedimento se estabiliza. En general estas trazas fósiles obliteran a la comunidad anterior, por lo cual es difícil tener preservadas ambas icnocoenosis, excepto cuando la tasa de sedimentación es elevada y los horizontes donde cada comunidad se desarrolla están separados. Los icnotaxones de clímax ocurren en hábitats estables, con condiciones que cambian de manera gradual y predecible. Generalmente estas asociaciones son muy diversas y varios icnotaxones responden a la misma categoría trófica (Bromley, 1996), lo cual indica una alta especialización y partición de los nichos.

Asociaciones de trazas fósiles y reconstrucciones paleoambientales

Como se describió anteriormente en este capítulo, los organismos responden de manera similar frente a condiciones ambientales semejantes, produciendo asociaciones de trazas fósiles que son recurrentes en el tiempo y que por lo tanto, permiten ser caracterizadas y reconocidas a lo largo del registro geológico. Seilacher (1964, 1967), introdujo el concepto de **icnofacies** para denominar a estas asociaciones y las relacionó de manera directa con el ambiente depositacional y con las facies sedimentarias en las que se encontraban. Según Bromley (1996), una icnofacies refleja en forma directa condiciones ambientales, tales como batimetría, salinidad y tipo de sustrato. Existen tres grupos principales

de icnofacies: las marinas desarrolladas en sustratos blandos, las continentales y las sustrato-controladas. Las icnofacies marinas desarrolladas en sustratos blandos presentan una caracterización de acuerdo con el gradiente batimétrico. Dentro de este grupo de icnofacies se reconocen cinco categorías principales:

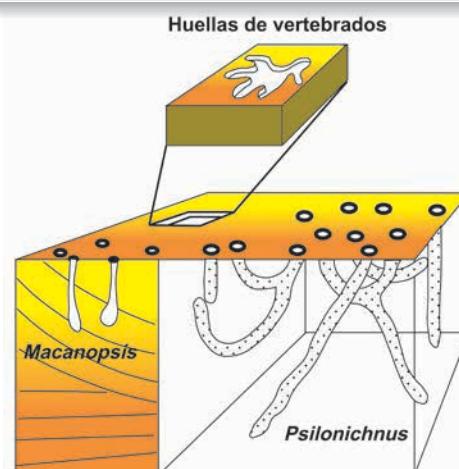
Icnofacies marinas desarrolladas en sustratos blandos

ICNOFACIES DE *PSILONICHNUS*

esta asociación presenta una mezcla de condiciones marinas y continentales debido a su desarrollo en ambientes supramareales a intermareales superiores. La energía en general es media a baja, con influencia de condiciones tanto marinas como eólicas (Fig. 9).

FIGURA 9

Icnofacies de *Psilonichnus*: las trazas fósiles más características de esta asociación incluyen: *Psilonichnus* (estructuras de decápodos); *Macanopsis* y huellas de vertebrados (tomado de Pemberton et al., 1992).



Las estructuras dominantes son excavaciones de decápodos utilizadas como domicilios. Morfológicamente se caracterizan por presentar un predominio de componentes verticales, en J, Y o U. También hay asociadas otras estructuras verticales con terminaciones bulbosas basales, huellas de vertebrados, estructuras de raíces y en algunos casos, tapetes algales. En general, la icnodiversidad y abundancia de las estructuras es baja (Fig. 9).

ICNOFACIES DE SKOLITHOS

Esta asociación se desarrolla en ambientes intermareales a submareales superiores, sobre sustratos arenosos predominantemente y en general se asocia a condiciones de energía moderada a alta. Las estructuras biogénicas características de esta icnofacies comprenden excavaciones verticales cilíndricas o en forma de U (especialmente domicnia) y pocas trazas horizontales. En general las estructuras corresponden a organismos suspensívoros (Figs. 10, 11 y 12).

FIGURA 10

Icnofacies de *Skolithos*: las estructuras más comunes de esta asociación comprenden *Ophiomorpha* (excavaciones de decápodos); *Diplocraterion* (estructuras en U de organismos vermiciformes y pequeños crustáceos), *Skolithos* y *Monocraterion* (tubos verticales de habitación y alimentación de organismos vermiciformes) (modificado de Frey y Pemberton, 1984).

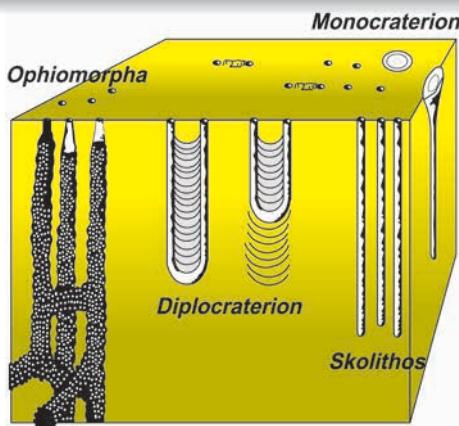
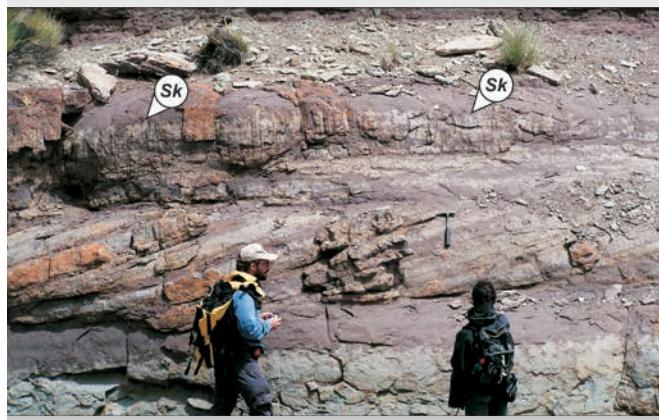


FIGURA 11

Sistema de barras arenosas con tubos verticales de habitación y alimentación de organismos vermiciformes asignados a *Skolithos* [Sk]. Formación Lajas, Sierra de la Vaca Muerta.



Bromley (1996) considera a la icnofacies de *Skolithos* una tafofacies, ya que la mayoría de las veces sólo

quedan preservadas las estructuras biogénicas construidas a mayor profundidad dentro del sustrato, debido a que las más superficiales en general no se preservan. De este modo, la baja icnodiversidad que caracteriza a esta icnofacies sería aparente, faltando las estructuras generadas por los organismos que habitan los sectores menos profundos dentro del sustrato.

FIGURA 12

Detalle de una barra deltaica con estructuras biogénicas asignadas a *Ophiomorpha* (Op). Formación Lajas, Sierra de la Vaca Muerta.

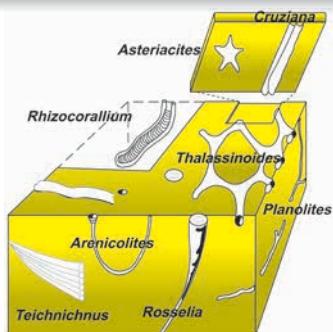


ICNOFACIES DE CRUZIANA

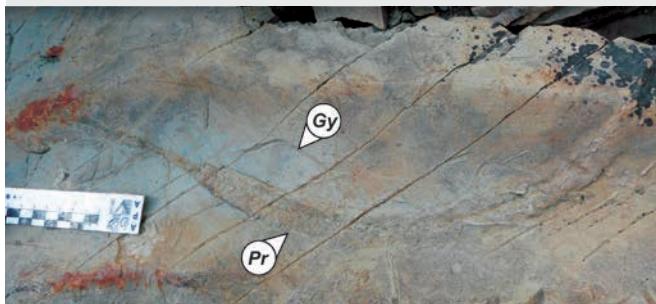
Esta icnofacies es característica de ambientes submareales de baja energía, comprendidos en general entre el nivel de base de ola de buen tiempo y el nivel de base de ola de tormenta. Comúnmente el sedimento es arenoso, arenoso-pelítico o pelítico (Figs. 13, 14 y 15). Esta icnofacies presenta un mayor contenido de estructuras horizontales generadas por organismos depositívoros y detritívorus (Figs. 14 y 15), aunque también hay estructuras generadas por organismos suspensívoros. De este modo, la diversidad de las estructuras así como de patrones etológicos es mayor en esta asociación que en las vistas anteriormente. Dentro de las categorías etológicas reconocidas en esta icnofacies se pueden citar *cubicnias*, *repicnias*, *fodinicnias* y *domicnias*.

FIGURA 13

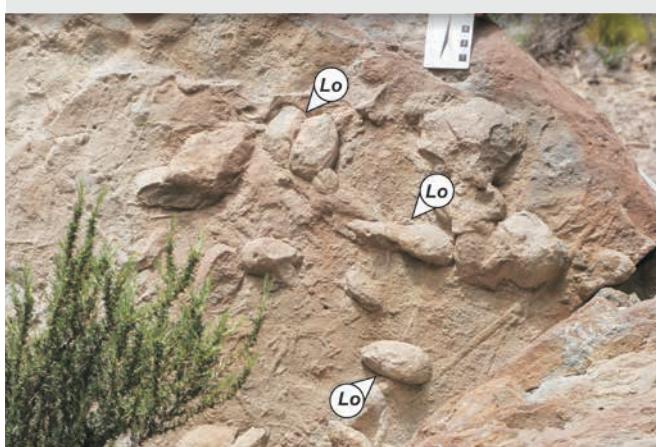
Icnofacies de Cruziana. Trazas fósiles comunes en esta asociación: *Asteriacites* (traza de descanso de asteroideos), *Cruziana* (trazas de locomoción atribuidas a trilobites), *Thalassinoides* (excavaciones asignadas a decápodos), *Teichichnus*, *Rosselia*, *Arenicolites*, *Planolites* y *Rhizocorallium* (estructuras que representan diversos patrones etológicos asociados con organismos vermiformes principalmente) (modificado de Frey y Pemberton, 1984).

**FIGURA 14**

Vista en planta de niveles de areniscas carbonáticas con ejemplares de *Protovirgularia* (Pr) y *Gyrochorte* (Gy). Formación Agrio (Mb superior), Bajada del Agrio.

**FIGURA 15**

Vista basal de niveles de areniscas afectados por oleaje con trazas de descanso de bivalvos asignadas a *Lockeia* (Lo) asociadas a estructuras de locomoción. Formación Mulichinco, Puerta Curaco.

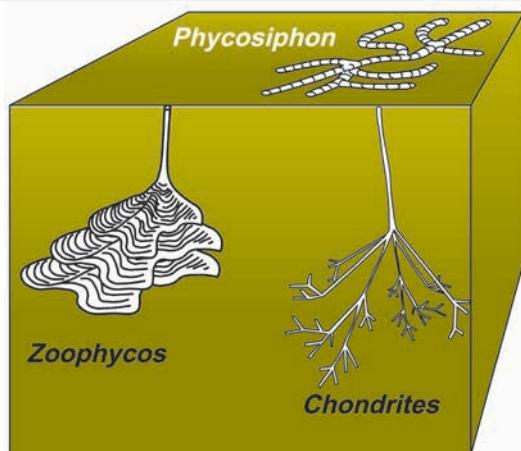


ICNOFACIES DE ZOOPHYCOS

Generalmente se consideró que esta icnofacies se desarrollaba especialmente en relación con los ambientes de talud continental, en sectores por debajo de la influencia del oleaje y sin la acción de turbiditas (Seilacher, 1967). Sin embargo, el rango ambiental del icnogénero *Zoophycos* es bastante amplio (puede encontrarse tanto en ambientes marinos profundos como someros), razón por la cual, el valor de esta asociación como indicador paleobatimétrico es muy controvertido (Pemberton *et al.*, 2001). Los principales parámetros de control sobre esta asociación son un bajo contenido de oxígeno junto a una alta cantidad de materia orgánica disponible para ser consumida por los organismos, lo cual se asocia además de manera directa con una baja energía ambiental. Es decir, más allá del factor estrictamente batimétrico, la presencia de la icnofacies de *Zoophycos* va a estar favorecida en aquellos ambientes estresados, anóxicos y de baja energía (Fig. 16).

FIGURA 16

Icnofacies de *Zoophycos*. Las trazas fósiles que caracterizan esta asociación corresponden a estructuras generadas principalmente por organismos vermiformes depositívoros (modificado de Frey y Pemberton, 1984).



Las estructuras biogénicas de esta icnofacies se caracterizan por ser poco diversas aunque muy abundantes (los sedimentos muestran en general una bioturbación muy intensa). Los patrones etológicos son relativamente complejos, siendo dominantes las estructuras de depositívoros (Fig. 17).

ICNOFACIES DE NEREITES

Esta asociación se presenta en ambientes marinos batiales a abisales, oxigenados y localmente afectados por corrientes de fondo o flujos gravitatorios, especialmente corrientes de turbidez. Las estructuras biogénicas que caracterizan esta asociación son muy someras a subsuperficiales, generalmente llenadas durante el evento turbidítico, lo que favorece la preservación de las mismas (Fig. 18).

FIGURA 17

Vista en planta de trazas fósiles asignadas a organismos depositívoros como *Nereites* (Ne) y *Phycosiphon* (Phy). Formación Vaca Muerta, Ruta Nacional N° 40.

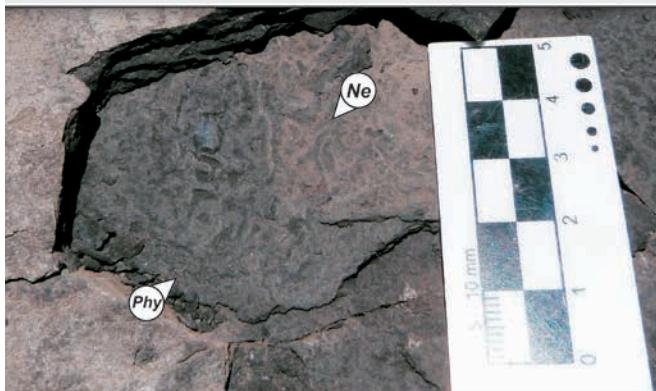
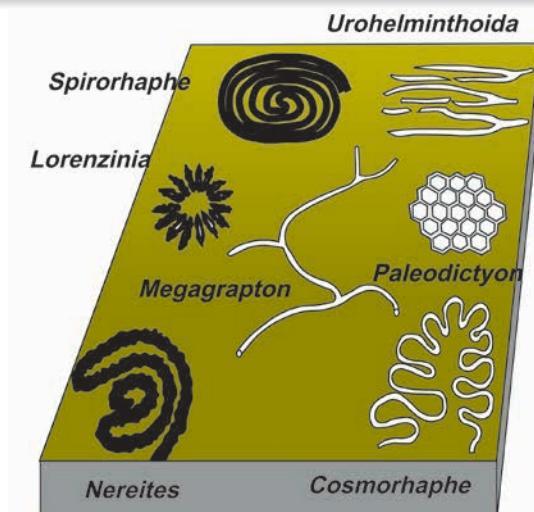


FIGURA 18

Icnofacies de *Nereites*: las trazas fósiles que caracterizan esta asociación muestran patrones complejos de pastoreo y las estructuras de alimentación-habitación reflejan un comportamiento altamente especializado (tomado de Frey y Pemberton, 1984).



Las características etológicas de los organismos que dominan esta asociación responden principalmente a una escasez de alimento en comparación con ambientes más someros y una disrupción periódica producto de los flujos y corrientes a los que están sujetos estos ambientes. La diversidad de trazas fósiles es moderada a alta, aunque la abundancia es en general baja. Los patrones de pastoreo son altamente organizados y complejos (debido a la falta de alimento). Se registran también estructuras de cultivo y trampa para microorganismos, así como trazas de pastoreo.

Icnofacies marinas sustrato-controladas

Dentro de las icnofacies sustrato-controladas se reconocen cuatro asociaciones principales: la icnofacies de *Glossifungites* (desarrolladas en sustratos firmes), la icnofacies de *Teredolites* (en sustratos de madera o carbón), la icnofacies de *Gnathichnus* (desarrollada sobre conchillas) y la icnofacies de *Trypanites* (desarrolladas en sustratos duros y rocosos) [Ekdale *et al.*, 1984, Buatois y Mángano, 2011].

ICNOFACIES DE GLOSSIFUNGITES

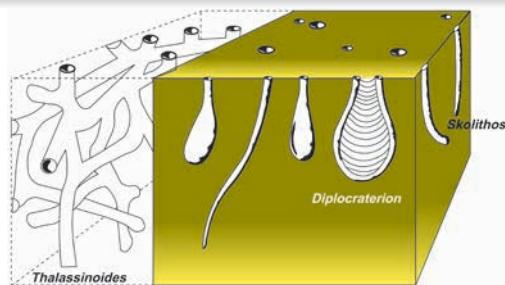
Esta icnofacies se desarrolla sobre sustratos firmes, no litificados, generalmente en sedimentos que han sufrido procesos de compactación y exhumación erosiva. Está caracterizada por el dominio de estructuras verticales a subverticales de organismos suspensivos (Fig. 19). Al estar desarrollada sobre sustratos con cierta consistencia, los márgenes de los icnofósiles son netos, bien definidos, llegando en algunos casos a preservarse las marcas de los apéndices constructores (Figs. 20 y 21). El relleno estrictamente pasivo de estas estructuras indica que permanecieron abiertas posteriormente al abandono de las mismas. En general, la abundancia de trazas es alta, aunque la diversidad es relativamente baja. Algunas de las estructuras pueden presentar *spreiten* protrusivo que refleja el crecimiento del organismo productor.

En los últimos años, los estudios sobre icnofacies sustrato-controladas, en especial los trabajos relacionados con la icnofacies de *Glossifungites*, han tenido un gran

desarrollo, especialmente aquellos en los que estas asociaciones se utilizan como herramientas para los análisis estratigráficos secuenciales. Esto se debe a su utilidad en el reconocimiento de superficies de discontinuidad y en la interpretación genética de los mecanismos que las producen.

FIGURA 19

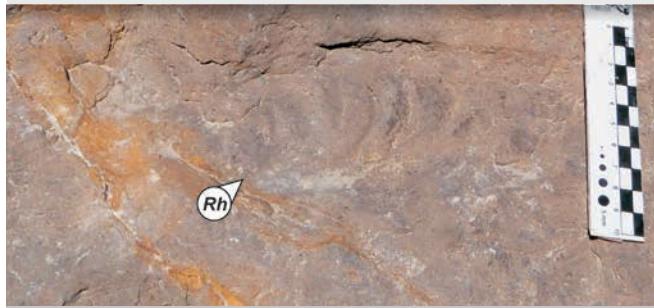
Icnofacies de *Glossifungites*. Esta asociación está compuesta principalmente por estructuras de habitación de organismos suspensívoros, con componentes verticales, cilíndricos, en forma de gota o U [modificado de Frey y Pemberton, 1984].

**FIGURA 20**

Vista en planta de una icnofacies de *Glossifungites* desarrollada en niveles de calizas óliticas donde se reconocen ejemplares de *Thalassinoides* (Th). Formación Mulichinco, Ruta Nacional N° 40.

**FIGURA 21**

Vista en planta de niveles de calizas con desarrollo de una icnofacies de *Glossifungites*, donde se reconocen ejemplares de *Rhizocorallium* (Rh). Formación Agrio (Mb. Superior), Bajada del Agrio.

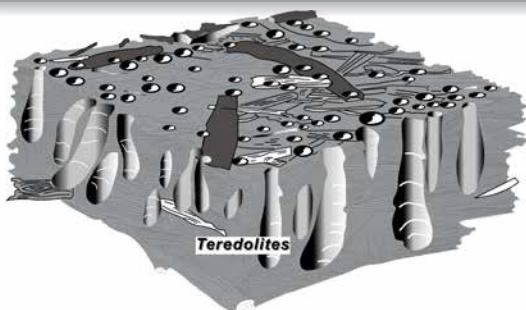


ICNOFACIES DE TEREDOLITES

Esta icnofacies se desarrolla sobre sustratos xílicos o con alto contenido carbonoso (Pemberton *et al.*, 2001). Las trazas fósiles que caracterizan esta icnofacies (Fig. 22) consisten en perforaciones en forma de clava, asignadas a la actividad de bivalvos perforantes (Bromley *et al.*, 1984). Si bien estas estructuras (denominadas *Teredolites*) son las dominantes, otras estructuras (e.g. *Thalassinoides*) pueden estar presentes (Lavigne *et al.*, 1998). Los sustratos xílicos se caracterizan por ser flexibles, están compuestos por materia orgánica en vez de minerales como en el caso de los sustratos líticos y, además, se degradan con rapidez (Bromley *et al.*, 1984). Estas condiciones son las que determinan las diferencias en las asociaciones de estructuras biogénicas presentes en sustratos xílicos y sustratos líticos. Debido a que estos sustratos pueden ser fácilmente retransportados por las corrientes, es necesario tener en cuenta si las perforaciones son autóctonas o alóctonas, ya que sólo las formas autóctonas son consideradas como parte de la icnofacies de *Teredolites* (Pemberton *et al.*, 2001).

FIGURA 22

Icnofacies de *Teredolites*: trazas fósiles características (modificado de Ekdale *et al.*, 1984).



ICNOFACIES DE TRYPANITES

Esta asociación se desarrolla sobre superficies de omisión consolidadas (e.g. en costas rocosas, *hardgrounds*), en arrecifes o también en sustratos constituidos por material orgánico como acumulaciones de huesos, conchillas o coquinas (Pemberton y MacEachern, 1995). Las perforaciones asociadas con esta icnofacies se ca-

racterizan por ser cilíndricas, en forma de vaso, de gota o en U, aunque también pueden presentar una morfología irregular (Figs. 23 y 24).

Generalmente se disponen en forma perpendicular al sustrato y representan domicilios de organismos suspensívoros o predadores profundos (Frey y Pemberton, 1984, 1985). Esta icnofacies implica la existencia de largos períodos de actividad bioerosiva sin sedimentación, estando directamente asociada a diferentes tipos de discordancias (Buatois y Mángano, 2011). Los organismos dominantes son bivalvos y esponjas y por lo general son característicos de acantilados o sustratos duros de tipo hamrientos (Buatois *et al.*, 2002).

FIGURA 23

Icnofacies de *Trypanites*. Esquema con sus principales estructuras de bioerosión (modificado de Pemberton *et al.*, 1992).

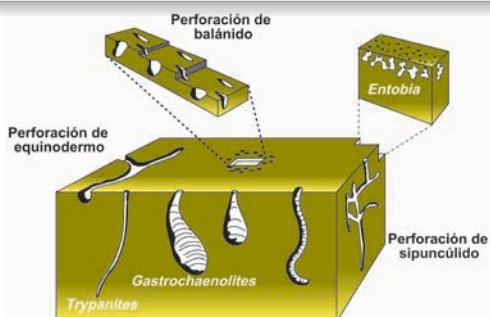


FIGURA 24

Ejemplo de la icnofacies de *Trypanites*, con ejemplares de *Gastrochaenolites* (Ga). Formación La Manga, Sierra de la Vaca Muerta.



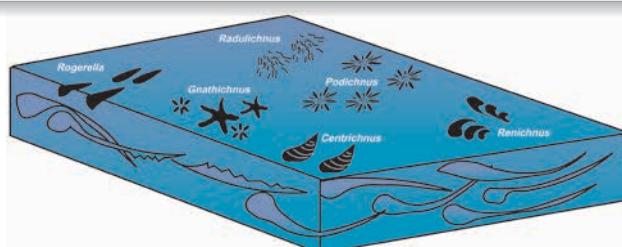
ICNOFACIES DE GNATHICHNUS

Esta icnofacies se encuentra dominada por estructuras de pastoreo someras a muy someras, siendo los organismos dominantes los quitones, gasterópos y

equinodermos regulares. En esta icnofacies también se encuentran registradas otras categorías etológicas como domicnia, fixicnia y praedicnìa, con moderada a baja icnodiversidad y alta abundancia. Esta asociación caracteriza aquellos sustratos en los que la actividad bioerosiva es interrumpida por eventos de sedimentación, lo cual evita la destrucción de las estructuras superficiales (Bromley y Asgaard, 1993). Las estructuras más comunes de esta icnofacies incluyen a *Gnathichnus*, *Radulichnus*, *Renichnus*, *Podichnus* y *Centrichnus* (Fig. 25). Se produce con frecuencia en sustratos móviles integrados por bioclastos formados bajo condiciones de moderada energía (Gibert *et al.*, 2007).

FIGURA 25

Icnofacies de *Gnathichnus*. Esquema con sus principales estructuras de bioerosión (modificado de Bromley y Asgaard, 1993).



Icnofacies continentales

Finalmente, las icnofacies continentales también presentan una subdivisión en seis diferentes tipos de asociaciones: las icnofacies de *Coprinisphaera*, *Scyenia*, *Mermia*, *Termitichnus*, *Celliforma* y *Octopodichnus-Entradichnus*.

ICNOFACIES DE COPRINISPHAERA

Esta icnofacies se desarrolla en paleosuelos de ecosistemas herbáceos (e.g. sabanas, praderas), tanto de climas fríos y secos como cálidos-templados y húmedos (Genise *et al.*, 2000; Buatois *et al.*, 2002). En este sentido, la evaluación de la abundancia relativa de las diferentes trazas fósiles permite refinar las condiciones paleoclimáticas dominantes durante el desarrollo de las paleocomunidades (Genise *et al.*, 2000; Buatois y Mángano, 2011).

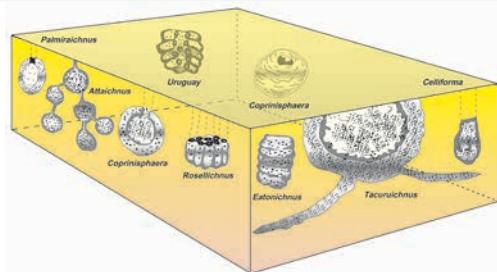
Los ambientes sedimentarios en los que se puede

encontrar esta icnofacies incluyen planicies aluviales, planicies de inundación desecadas, barras fluviales abandonadas, albardones y depósitos eólicos vegetados (Genise *et al.*, 2000).

Las estructuras características de esta icnofacies incluyen especialmente nidos de invertebrados (Fig. 26) y, en menor medida, estructuras de alimentación. Son comunes las estructuras de insectos sociales y de otros artrópodos, las estructuras de vertebrados y las marcas de raíces. La diversidad es moderada a alta, mientras que la abundancia es generalmente alta.

FIGURA 26

Icnofacies de *Coprinisphaera* integrada por nidos de escarabajos coprófagos (*Coprinisphaera*); nidos y celdillas de abejas (*Celliforma*, *Uruguay*, *Roselichnus*, *Palmirachnus*), nidos de hormigas (*Attaichnus*); nidos de termitas (*Tacuruichnus*) (modificado de Buatois *et al.*, 2002).



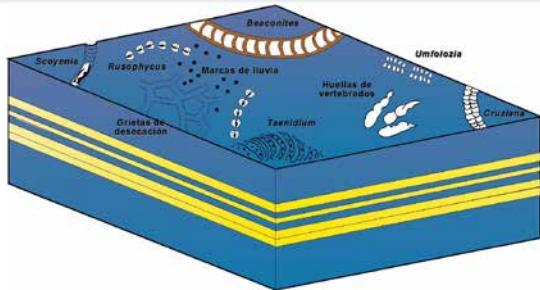
ICNOFACIES DE SCOYENIA

Esta asociación es característica de sustratos subaéreos con inundaciones periódicas así como sedimentos subáqueos con emersiones ocasionales. Esta asociación se relaciona especialmente con ambientes transicionales fluvio-lacustres, como planicies de inundación, estanques, márgenes de lagos, lagos efímeros e interdunas húmedas (Buatois *et al.*, 2002).

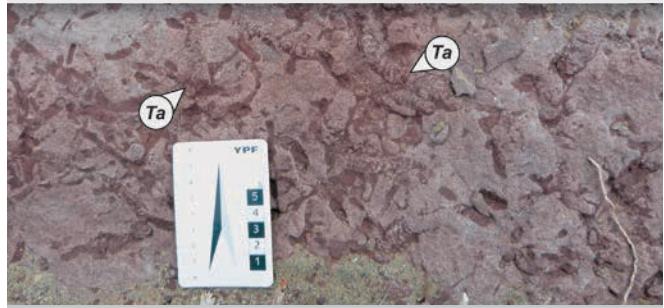
Las estructuras biogénicas que caracterizan a esta icnofacies comprenden trazas de desplazamiento, estructuras horizontales de alimentación meniscadas, trazas de locomoción continuas y tubos verticales, baja a moderada icnodiversidad, y alta abundancia de manera local (Figs. 27, 28). El dominio de estructuras horizontales de organismos depositívoros sugiere su desarrollo en ambientes de baja energía (Buatois y Mángano, 2011).

FIGURA 27

Icnofacies de *Scyenia*. Las estructuras características de esta icnofacies comprenden trazas meniscadas de alimentación (e.g. *Scyenia*, *Taenidium*), huellas de vertebrados, trazas de locomoción (e.g. *Cruziana*) y huellas de artrópodos (e.g. *Umflozia*) (modificado de Buatois y Mángano, 1996).

**FIGURA 28**

Vista en planta de niveles de areniscas mostrando la icnofacies de *Scyenia*, note la presencia de trazas meniscadas de alimentación asignadas a *Taenidium* (Ta). Formación Rayoso, El Portón.



ICNOFACIES DE MERMIA

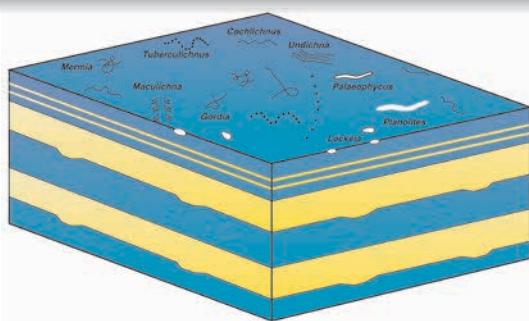
Esta icnofacies se desarrolla en ambientes permanentemente subáqueos, especialmente en sedimentos lacustres de grano fino, bien oxigenados y con baja energía (Fig. 29). Pueden ser ambientes sometidos a corrientes de turbidez periódicas (Buatois *et al.*; 2002). Esta icnofacies se presenta comúnmente en sistemas lacustres perennes siliciclásticos, aunque también ha sido registrada en lagos carbonáticos (Gibert *et al.*, 2000; Buatois *et al.*, 2000; Genise *et al.*, 2010).

Esta icnofacies se caracteriza por la presencia de trazas de pastoreo horizontales a subhorizontales producidas por organismos detritívorus, con patrones poco especializados. También son comunes las trazas de locomoción, aunque se encuentran menos representadas. La icnodiversidad de estructuras es generalmente alta a moderada. Si bien hay un dominio de estructuras horizontales, registros de la icnofacies de *Mermia* desarrollados a partir del Mesozoico presen-

tan algunas estructuras de organismos infaunales (Buatois y Mángano, 1998).

FIGURA 29

Icnofacies de *Mermia*: esta icnofacies se caracteriza por trazas de pastoreo simples, con pistas que se entrecruzan (*Gordia*, *Mermia*), algunas con patrones sinusoidales (*Cochlichnus*) o con geometría en zig-zag (*Treptichnus*). También se pueden preservar trazas de peces (*Undichnus*) o bivalvos (*Lockelia*) (modificado de Buatois y Mángano, 1996).

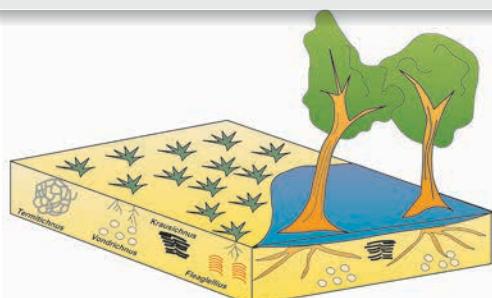


ICNOFACIES DE TERMITICHNUS

Esta icnofacies se caracteriza por el dominio de trazas de termitas, una baja icnodiversidad y una alta abundancia (Fig. 30). Es característica de paleosuelos desarrollados en bosques cerrados, en climas cálidos y húmedos (Genise et al., 2000; 2004, 2010).

FIGURA 30

Icnofacies de *Termitichnus* caracterizada por el dominio de trazas de termitas, una baja icnodiversidad y una alta abundancia (modificado de Buatois y Mángano, 2011).



ICNOFACIES DE CELLIFORMA

Esta icnofacies fue definida por Genise et al. (2010) para incluir aquellas asociaciones de trazas fósiles desarrolladas en paleosuelos ricos en carbonatos. Se caracteriza por el desarrollo de nidos de abejas, la presencia de restos fósiles de gasterópodos de agua dulce y terres-

tres, dominio de *callichnia*, presencia de *pupichnia*, moderada icnodiversidad y alta abundancia (Genise, 2004, Genise et al., 2010, Buatois y Mángano, 2011) (Fig. 31). La mayoría de los ejemplos de esta icnofacies corresponden a ambientes desarrollados bajo condiciones paulstres, aunque también se han registrado en calcretas, y sería indicativa de condiciones climáticas más áridas que la icnofacies de *Coprinisphaera* (Genise et al., 2010).

ICNOFACIES DE OCTOPODICHNUS-ENTRADICHNUS

Esta icnofacies es característica de ambientes eólicos y fue definida en dos estudios independientes. Hunt y Lucas (2007) definieron a la icnofacies de *Octopodichnus* (dominada por trazas de artrópodos), mientras que Ekdale et al. (2007) propusieron la icnofacies de *Entradicnus* (dominada por trazas someras de artrópodos, domicilios verticales y trazas meniscadas), ambas para incluir las icnoasociaciones desarrolladas en ambientes de dunas eólicas (Fig. 32).

FIGURA 31

Icnofacies de *Celliforma* incluye a las asociaciones de trazas fósiles desarrolladas en paleosuelos ricos en carbonatos, con dominio de nidos de abejas, moderada icnodiversidad y alta abundancia (tomado y modificado de Buatois y Mángano, 2011).

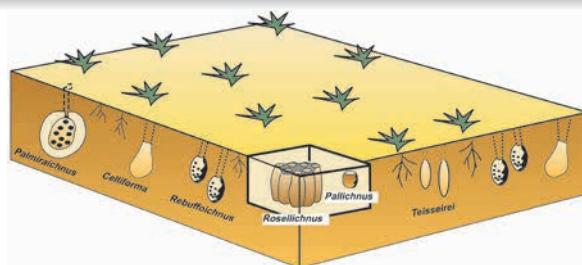
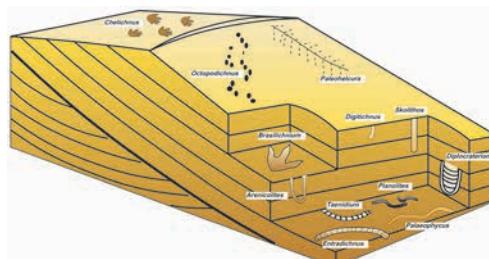


FIGURA 32

Icnofacies de *Octopodichnus-Entradicnus* característica de ambientes eólicos (tomado y modificado de Buatois y Mángano, 2011).



Estas diferencias se deben principalmente a que en ambos estudios se utilizaron ejemplos distintos; uno se basó en dunas eólicas pérmicas (icnofacies de *Octopodichnus*), mientras que el otro estudio se basó principalmente en ejemplos jurásicos (icnofacies de *Entradichnus*) (Buatois y Mángano, 2011). En este sentido es interesante notar que las diferencias registradas en ambos estudios se deben al hecho de que los cambios en las icnofaunas eólicas se habrían producido durante la transición Permo-Triásico, con el aumento en el número de organismos infaunales y la aparición de patrones etológicos más variados (Buatois y Mángano, 2011).

Análisis de escalonamiento, icnocolectividades e icnofábricas

De la misma manera que se reconocen zonaciones faunísticas a lo largo de un gradiente horizontal en los ambientes marinos (que se producen principalmente debido a los cambios batimétricos), también es posible identificar zonaciones de organismos dentro del sedimento. Esta zonación vertical responde a las variaciones que experimentan las condiciones físicas, químicas y biológicas a medida que aumenta la profundidad dentro del sedimento. Esta organización vertical de los organismos se denomina escalonamiento o *tiering* y su análisis permite una mejor comprensión de las relaciones de los organismos epi y endobentónicos con el sustrato. En la Figura 33a, se representa una asociación ideal de estructuras biogénicas y sus posiciones dentro del sustrato. En este caso se pueden definir tres escalones principales, uno superior, uno medio y otro profundo. Sin embargo, en el esquema inferior [Fig. 33b] se representan tres situaciones posibles que se pueden encontrar en el afloamiento. En el primer caso, en el cual la sedimentación es normal y la agradación del sedimento es continua y lenta, la fauna experimenta una migración vertical hacia arriba, de manera tal que las estructuras más profundas cortan a las más someras y los escalones se superponen. En el segundo recuadro, la sedimentación no es lenta y gradual, sino que es episódica, produciéndose el soterramiento instantáneo de los estratos. Si las estructuras más someras se preservan (caso 1), significa que la depositación se produjo sin que ocurriera erosión previa del depósito; si en cambio faltan los escalones más

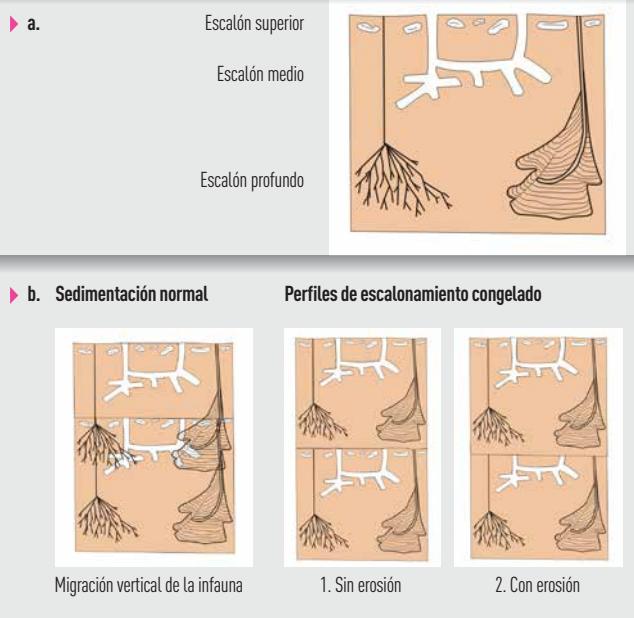
superficiales (caso 2), significa que éstos se erosionaron antes que se produjera la depositación.

Otro concepto que debe definirse es el de icnocolectividades o *ichnoguilds* que, al igual que el concepto de escalonamiento, fueron tomados de la literatura ecológica y adaptados para describir ciertos patrones encontrados en los estudios icnológicos. El concepto de icnocolectividad se utiliza para referirse a estructuras biogénicas con características recurrentes como posición vertical de las estructuras dentro del sustrato (es decir el escalonamiento), tipo trófico (suspensívoros, depositívoros, etc.), permanencia o estabilidad de las estructuras (Bromley, 1996). Este concepto permite describir de una manera sencilla la estructura ecológica de las comunidades, facilitando la caracterización de los principales grupos funcionales dentro de las paleoasociaciones.

A partir de estos estudios en los que se utilizan los icnofósiles no solamente desde el punto de vista ambiental, sino también desde una perspectiva centrada en los patrones ecológicos de la relación de los icnofósiles con el sustrato, se desarrolló el concepto de icnofábrica.

FIGURA 33

Perfiles de escalonamiento. a. Esquema de un perfil ideal con tres escalones principales. b. Posibles situaciones de escalonamiento de acuerdo con el tipo de sedimentación dominante en el ambiente (modificado de Buatois et al., 2002). Ver explicación en el texto.



Este concepto se utiliza para describir la textura y estructura interna del sedimento, producto de la bioturbación y bioerosión a distintas escalas (Ekdale y Bromley,

1984; Bromley y Ekdale, 1986). Según Taylor y Goldring (1993), los análisis de icnofábricas consisten en el registro de las condiciones de sedimentación primarias, de las estructuras de la comunidad endobentónicas y de la subsiguiente historia tafonómica de una o más fases de actividad biogénica.

Una de las mayores ventajas que presenta este tipo de estudio es que permite evaluar las relaciones de corte entre las trazas fósiles y los escalonamientos o posiciones que cada una presenta verticalmente. Otra ventaja que presentan estos estudios es la posibilidad de incorporar en los análisis de trazas fósiles a todas aquellas estructuras de difícil asignación taxonómica (Buatois *et al.*, 2002). Es importante destacar que el tipo de información obtenida a partir de los análisis de icnofábricas constituye un complemento para los estudios tradicionales de icnofacies, ya que ambos tipos de análisis se diferencian en la escala con la que se aborda el estudio de las estructuras biogénicas. Esta concepción integradora debe ser la que dirija los trabajos icnológicos, permitiendo una visión más completa y tridimensional de la comunidad bentónica.

Icnología y estratigrafía secuencial

En los últimos años se produjo un importante aporte de la icnología a los análisis estratigráfico-secuenciales, debido especialmente a la utilidad de las trazas fósiles en el reconocimiento de superficies de discontinuidad estratigráfica y en la interpretación genética de las mismas. Este tipo de información permite identificar los tipos de controles dominantes en los sistemas deposicionales (por ejemplo, fluctuaciones en el nivel del mar). Según Pemberton *et al.* (2001), las trazas fósiles pueden ayudar al entendimiento de las superficies con significado estratigráfico de dos maneras diferentes: por un lado, las icnofacies sustrato-controladas que marcan discontinuidades y, por otro lado, a través del análisis detallado de las sucesiones icnológicas desarrolladas en sedimentos blandos. En el primer caso, la icnofacies de *Glossifungites* (desarrollada sobre sustratos firmes) es la asociación que mayor cantidad de datos ha aportado a este tipo de análisis.

A su vez, las trazas fósiles permiten reconocer parasecuencias (debido a que las asociaciones icnológicas varían de acuerdo con las condiciones batimétricas) y

también pueden ayudar en la identificación de tendencias transgresivas y regresivas (por medio de los análisis a escala de sets de parasecuencias) (Buatois *et al.*, 2002).

Agradecimientos

Se agradece al Dr. Silvio Casadío por la lectura crítica y sugerencias realizadas al manuscrito. También se agradece al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo económico brindado a través del proyecto PIP 417. Al Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología de la Universidad Nacional de Río Negro y a la Fundación YPF por el apoyo brindado en las tareas de campo. A Daniel Drittanti, Daniela Olivera, Constanza Bournod, Marcelo Martínez y Martín Parada se agradece la colaboración y enriquecedoras discusiones realizadas en los afloramientos. Finalmente, queremos agradecer a Marta Villegas (directora de la Escuela de la Bajada de Los Molles) por permitirnos utilizar las instalaciones de la institución.

Referencias

- Brenchley, P.J. y Harper, D.A.T. 1998. *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. Chapman & Hall, London. 402 pp.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace Fossil. Biology and Taphonomy*. Unwin Hyman. Londres, 280 pp.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace Fossils. Biology, Taphonomy and Applications*. Chapman & Hall, Londres. 361 pp.
- Bromley, R.G. y Ekdale, A.A. 1986. Composite ichnofabrics and tiering of burrows. *Geological Magazine*. 123: 59-65.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau*. 82: 276-280.
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G y Rahamani, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: The *Teredolites* Ichnofacies. *Journal of Paleontology*. 58: 488-498.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1996. Icnología de ambientes continentales: problemas y perspectivas. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial. 4: 5-30.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1998. Trace fossil analysis of lacustrine facies and basins. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 140: 367-382.
- Buatois, L.A., Mangano, M.G., Fregenal-Martinez, M.A. and Gibert, J.M. de (2000). Short-term colonization trace-fossil assemblages in

- a carbonate lacustrine konservat-lagerstatte (Las Hoyas fossil site, Lower Cretaceous, Cuenca, central Spain). *Facies* 43: 145-156.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002. *Trazas Fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Publicación del Museo Egidio Feruglio. 382 pp.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2011. *Ichnology: Organism-Substrate interactions in Space and Time*. Cambridge University Press. 358 pp.
- Ekdale, A.A. 1985. *Paleoecology of the marine endobenthos*. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 50: 63-81.
- Ekdale, A.A. y Bromley, R.G. 1984. Comparative ichnology of shelf-sea and deep-sea chalk. *Journal of Paleontology*. 58: 323-332.
- Ekdale, A.A. and Mason, T.R. 1988. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. *Geology*. 16: 720-723.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. y Pemberton, S.G. 1984. *Ichnology, trace fossils in sedimentology and stratigraphy*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course. 15: 317 p.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G. y Loope, D.B. 2007. *Ichnofacies of an Ancient Erg: A climatically influenced trace fossil association in the Jurassic Navajo Sandstone, Southern Utah, USA*. En: W. Miller III (ed.), *Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*, Amsterdam. Elsevier. 562-564.
- Frey, R.W. 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Petrology*. 43: 6-19.
- Frey, R.W. 1975. The realm of ichnology, its strengths and limitations. En: R.W. Frey (ed.), *The Study of Trace Fossils. A Synthesis of Principles, Problems and Procedures in Ichnology*. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin. 13-38 pp.
- Frey, R.W. y Pemberton, G. 1984. *Trace Fossils Facies Models*. En: Walker, R.G. (Ed.). *Facies Models*, 2nd Edition, Geoscience Canada Reprint Series. 189-207 pp.
- Frey, R.W. y Pemberton, G. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. approaches to ichnology. *Bulletin Of Canadian Petroleum Geology*. 33: 72-115.
- Genise, J.F. 2004. Ichnotaxonomy and ichnostratigraphy of chambered trace fossils in palaeosols attributed to coleopterans, ants and termites. En: D. McIlroy (ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*, Geological Society Special Publication. 228: 419-453.
- Genise, J.F. y Bown, T.M. 1994. New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and early Miocene (Santa Cruzian) paleoenvironments, Patagonian. Argentina. *Ichnos*. 3: 107-117.
- Genise, J.F., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Laza, J.H. y Verde, M. 2000. Insect trace fossil associations in paleosols: The Coprinisphaera Ichnofacies. *Palaios*. 15: 49-64.
- Genise, J.F., Mángano, M.G., y Buatois, L.A. 2004. Ichnology moving out of the water: a model for terrestrial ichnofacies. In: L.A. Buatois y M.G. Mángano (eds.), *First International Congress on Ichnology*, Trelew, Argentina, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Abstract Book, 38.
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Bellosi, E.S., Gonzalez, M.G. y Krause, M. 2007. New insect pupation chambers (Pupichnia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*. 28: 545-559.
- Genise, J.F., Melchor R.N., Bellosi, E.S. and Verde. 2010. Invertebrate and Vertebrate Trace Fossils from Continental Carbonates. En: A.M. Alonso-Zarza and L. Tanner (eds.) *Carbonates in Continental Settings: Facies, Environments, and Processes, Developments in Sedimentology*. 61: 319-369.
- Gibert, J.M. de, Fregenal-Martinez, M.A., Buatois, L.A and Mangan, M.G. (2000). Trace fossils and their palaeoecological significance in Lower Cretaceous lacustrine conservation deposits, El Montsec, Spain. *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*. 156: 89-101.
- Gibert, J.M., Domènech, R. y Martinell, J. 2004. An ethological framework for animal bioerosion trace fossils upon mineral substrates with proposal of a new class, Fixichnia. *Lethaia*. 37: 429-437.
- Gibert, J.M. de, Domènech, R. y Martinell, J. 2007. Bioerosion in shell beds from the Pliocene Roussillon Basin, France: implications for the (macro)-bioerosion ichnofacies model. *Acta Palaeontologica Polonica*. 52: 783-798.
- Hunt, A.P. y Lucas, S.G. 2007. Tetrapod ichnofacies: a new paradigm. *Ichnos*. 14: 59-68.
- Lavigne, J.M., Gingras, M.K., Pemberton, S.G. y Eberth, D.A. 1998. Woodgrounds, log grounds and the Teredolites Ichnofacies. American Association of Petroleum Geologists, Annual Meeting (Salt Lake City), Expanded Abstracts, A384.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004. Integración de estratigrafía secuencial, sedimentología e icnología para un análisis cronoestratigráfico del Paleozoico Inferior del noroeste argentino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. 59.
- Martinsson, A. 1970. Toponomy of Trace Fossils. En: T.P. Crimes Y J.C. Harper (eds.), *Trace Fossils*. Geological Journal Special Issue 3: 323-330.
- Pemberton, S.G. y MacEachern, J.A. 1995. The sequence stratigraphic significance of trace fossils: examples from the Cretaceous Foreland Basin of Alberta, Canada. En: J.C. Van Wagoner And G. Bertram (eds.), *Sequence Stratigraphy of the Foreland Basin Deposits - outcrop and subsurface examples from the Cretaceous of North America*, AAPG Memoir 64: 429-475.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W., Ranger, M.J. y MacEachern, J.A. 1992. The conceptual framework of ichnology. En: Pemberton, S.G. (Ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration – a core workshop*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core

Workshop 17: 1-32.

Pemberton, S.G., Spilla, M., Pulham, A.J., Saunders, T., MacEachern, J.A., Robbins, D. y Sinclair, I.K. 2001. *Ichnology and sedimentology of shallow to marginal marine systems: Ben Nevis & Avalon Reservoirs, Jeanne D'Arc Basin*. Geological Association Of Canada. Short Course Volume 15. 343pp.

Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48: 127-141.

Remane, A. y Schlieper, C. 1971. *Biology of brackish water*. Wiley-Interscience. New York. 372 pp.

Seilacher, A. 1953. *Studien Zur Palichnologie. I. Über Die Methoden Der Palichnologie*. Neues Jahrbuch Für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen, 96: 421-452.

Seilacher, A. 1964. Biogenic sedimentary structures. En: *Imbrie, J.*

y Newell, N.D. (eds.), *Approaches to Paleoecology*. New York, John Wiley. 296-316.

Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*. 5: 413-428.

Seilacher, A. 1974. *Flysch trace fossils: evolution of behavioural diversity in the deep-sea*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie. Monatshefte*. 233-245.

Tapanila, L. 2005. Palaeoecology and diversity of endosymbionts in Palaeozoic marine invertebrates: trace fossil evidence. *Lethaia*. 38: 89-99.

Taylor, A.M. y Goldring, R. 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. *Journal of The Geological Society, London* 150: 141-148.