

El icnogénero *Psammichnites* Torell, 1870 en la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Superior de la cuenca Calingasta-Uspallata

M. Gabriela MÁNGANO¹, Luis A. BUATOIS¹, C. Oscar LIMARINO², Alfonsina TRIPALDI² y Alberto CASELLI²

Abstract. THE ICHNOGENUS *PSAMMICHNITES* TORELL, 1870 IN THE HOYADA VERDE FORMATION, UPPER CARBONIFEROUS OF THE CALINGASTA-USPALLATA BASIN. The ichnogenus *Psammichnites* Torell is documented in the Hoyada Verde Formation, Carboniferous, Calingasta-Uspallata Basin. Two ichnospecies are described and illustrated, *P. implexus* and *P. plummeri*. In previous studies, these structures were erroneously referred to as *Subphyllochora*, *Helminthoida* and *Helminthorhapha*. The presence of *Psammichnites* provides unequivocal ichnologic evidence of marine conditions, as also indicated by the abundant marine body fossils preserved in the succession.

Resumen. El icnogénero *Psammichnites* Torell es documentado en la Formación Hoyada Verde, Carbonífero de la cuenca, Calingasta-Uspallata. Dos icnoespecies son descritas e ilustradas, *P. implexus* and *P. plummeri*. En estudios previos estas estructuras fueron erróneamente referidas a *Subphyllochora*, *Helminthoida* y *Helminthorhapha*. La presencia de *Psammichnites* proporciona evidencias icnológicas inequívocas de condiciones marinas, lo cual es también indicado por los abundantes cuerpos fósiles de origen marino preservados en la sucesión.

Keywords. Ichnology. Trace fossils. Glaciation. Hoyada Verde Formation, Argentina. Gondwana.

Palabras clave. Icnología. Trazas fósiles. Glaciación. Formación Hoyada Verde. Gondwana.

Introducción

El icnogénero *Psammichnites* Torell, 1870 es una forma relativamente compleja, que incluye una gran variedad de trazas predominantemente horizontales y sinuosas, que exhiben un delicado menisco y están caracterizadas por una estructura dorsal media (Mángano *et al.*, 2002). *Psammichnites* registra la estrategia de alimentación y locomoción (pascichnia) de un organismo detritívoro subsuperficial que utiliza un sifón para coleccionar alimento en la interfase agua-sedimento. La taxonomía, paleoecología y morfología funcional de sus representantes carboníferos, tradicionalmente asignados al icnogénero *Olivellites* Fenton y Fenton 1937a, fue revisada recientemente por Mángano *et al.* (2002), quienes reconocieron tres icnoespecies para dicho período: *P. plummeri* (Fenton y Fenton, 1937a), *P. grumula* (Romano y Meléndez, 1979) y *P. implexus* (Rindsberg, 1994). Este icnogénero caracteriza ambientes marinos someros, desde salobres a marinos normales. Para el Paleozoico Tar-

dío ha sido reconocido en distintas regiones del mundo, principalmente en el hemisferio norte, incluyendo citas en los Estados Unidos, Reino Unido y España. En el ámbito gondwánico sólo se lo ha documentado en Australia (Teichert, 1941; Skwarko y Seilacher, 1993). En el presente estudio describimos este icnogénero para la Formación Hoyada Verde (Carbonífero Superior, provincia de San Juan), siendo ésta la primera documentación de este icnotaxón para América del Sur. En particular, se han reconocido en esta unidad dos icnoespecies, *P. plummeri* y *P. implexus*. Asimismo, se discuten las implicancias paleoecológicas y paleoambientales de *Psammichnites*, enfatizando su importancia en la elaboración de modelos depositacionales para el Carbonífero postglacial. El material analizado ha sido depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán.

Ubicación estratigráfica y marco depositacional

Las trazas fósiles estudiadas han sido registradas en la clásica sucesión de la Formación Hoyada Verde, aflorante en la sección del anticlinal homóni-

¹Instituto Superior de Correlación Geológica. Casilla de correo 1 (correo central). 4000 San Miguel de Tucumán. Argentina.

²Departamento de Geología. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Ciudad Universitaria, Pabellón 2. 1428. Nuñez. Buenos Aires. Argentina.

mo, en la provincia de San Juan (figura 1), descrita originalmente por Mésigos (1953). Para la subdivisión paleoambiental hemos utilizado el esquema de MacEachern *et al.* (1992) y Pemberton *et al.* (2001). La sección (figura 2), medida en el flanco occidental del anticlinal, se inicia con una monótona sucesión de pelitas verdes de 45 m de espesor, las que comúnmente exhiben laminación y abundantes concreciones carbonáticas. En estos niveles, Mésigos (1953) ha mencionado restos de gasterópodos y plantas. Cubriendo a este intervalo se disponen unos 55 m de diamictitas que albergan el pavimento de bloques estratificados documentado por González (1981), López Gamundí (1983, 1987) y López Gamundí y Martínez (2000). Siguen unos 15 m de diamictitas groseramente estratificadas dispuestas en bancos medianos y delgados, las que han sido interpretadas como diamictitas resedimentadas por flujos de gravedad (facies Dms(r) de López Gamundí y Martínez, 2000). Por encima de los niveles diamictíticos se presenta un intervalo pelítico de plataforma, de 75 m de espesor, que contiene *dropstones* hacia el tramo inferior y que registra la transgresión postglacial reconocida a escala de cuenca (Limarino *et al.*, 2002). Este sector de la sucesión es portador de una abundante fauna de braquiópodos articulados, bivalvos, y briozoos (Simanaukas *et al.*, 2001), perteneciente a la zona de *Levipustula levis*, indicadora de una edad namuriana-westfaliana (González, 1985; Taboada, 1997; Cisterna, 1999; Simanaukas *et al.*, 2001; Cisterna *et al.*, 2002). A este tramo le sigue un intervalo de 25 m, en el que las pelitas se intercalan con areniscas muy finas con laminación climbing, laminación subhorizontal y óndulas producidas por flujos oscilatorios y flujos combinados. Este intervalo se habría acumulado en un ambiente de *offshore* y transición al *offshore*. Por encima de estos depósitos, se presentan 26 m de areniscas finas con óndulas similares a las del intervalo anterior, pero con mayor longitud de onda y amplitud, separadas por delgadas intercalaciones de pelitas. Este tramo se habría acumulado en un ambiente de *shoreface* inferior débilmente afectado por tormentas y representa el tope de la Formación Hoya Verde en esta sección, ya que por encima se dispone la Formación Tres Saltos atenuando erosivamente a la anterior. El icnogénero *Psammichnites* se presenta en los niveles de arenisca presentes en los intervalos de *offshore* a *shoreface* inferior.

Descripciones sistemáticas

ICNOGÉNERO *Psammichnites* Torell, 1870

Discusión. El icnogénero *Psammichnites* comprende una amplia variedad de trazas fósiles predominantemente horizontales, rectas, sinuosas o meandriformes,

que exhiben relleno meniscado por ingestión y una estructura media dorsal, al tiempo que presenta numerosas variaciones preservacionales (Mángano *et al.*, 2002). Este icnogénero registra la actividad de alimentación de un organismo móvil, que al desplazarse dentro del sustrato se conectaba con la superficie por medio de un sifón, responsable de la generación de la estructura media dorsal (Seilacher, 1997; Seilacher-Drexler y Seilacher, 1999; Mángano *et al.*, 2002).

Distintos icnogéneros, tales como *Plagiogmus* Roedel 1929, *Olivellites*, Fenton y Fenton 1937a y *Aulichnites* Fenton y Fenton 1937b, exhiben el patrón de comportamiento reflejado por *Psammichnites* y son considerados en la actualidad sinónimos de éste (Chamberlain, 1971; D'Alessandro y Bromley, 1987; Seilacher-Drexler y Seilacher, 1999; Mángano *et al.*, 2002). En lo referente a sus representantes neopaleozoicos, tres icnoespecies de *Psammichnites* han sido reconocidas en una revisión reciente (Mángano *et al.*, 2002): *P. plummeri*, *P. grumula* y *P. implexus*.

Psammichnites plummeri (Fenton y Fenton, 1937a) Figuras 3.A-E

1997 *Subphyllochora* Peralta, Contreras y Milana, p. 118, lámina 1, figuras C,E.

Material. PIL 14936 al 14940 y numerosos especímenes observados en el campo.

Descripción. Trazas horizontales sinuosas a meandriformes que presentan una distintiva cresta dorsal (0,3-0,8 mm) (figuras 3.A,B). Internamente las estructuras presentan un delicado meniscado arcuado (0,1-0,4 mm) que posee un característico aspecto crenulado (figura 3.B). En general, el material presenta una preservación pobre a moderada. La nitidez del menisco es totalmente dependiente de las condiciones preservacionales. En numerosos especímenes cubiertos por una delgada lámina de sedimento la estructura interna es poco visible presentando una apariencia lisa (figura 3.D), si bien la observación en lupa muestra localmente, particularmente en los márgenes de la estructura, la presencia del característico menisco. La cresta dorsal puede en algunas variedades preservacionales estar representada por un surco dorsal. La base de la estructura no es claramente visible cuando se la observa en sección. Sin embargo, la muestra PIL 14936 exhibe un espécimen cuyo relleno ha sido casi totalmente lavado quedando expuesta la morfología interna de la estructura, que es trilobulada, con tres lóbulos chatos de aproximadamente el mismo tamaño (figura 3.C). En preservación hipicnia, la estructura corresponde a un semirrelieve negativo. La región axial muestra un surco agudo, submilimétrico (*i.e.*, la cresta dorsal en la preservación positiva) y el menisco se encuentra sutilmente insinua-

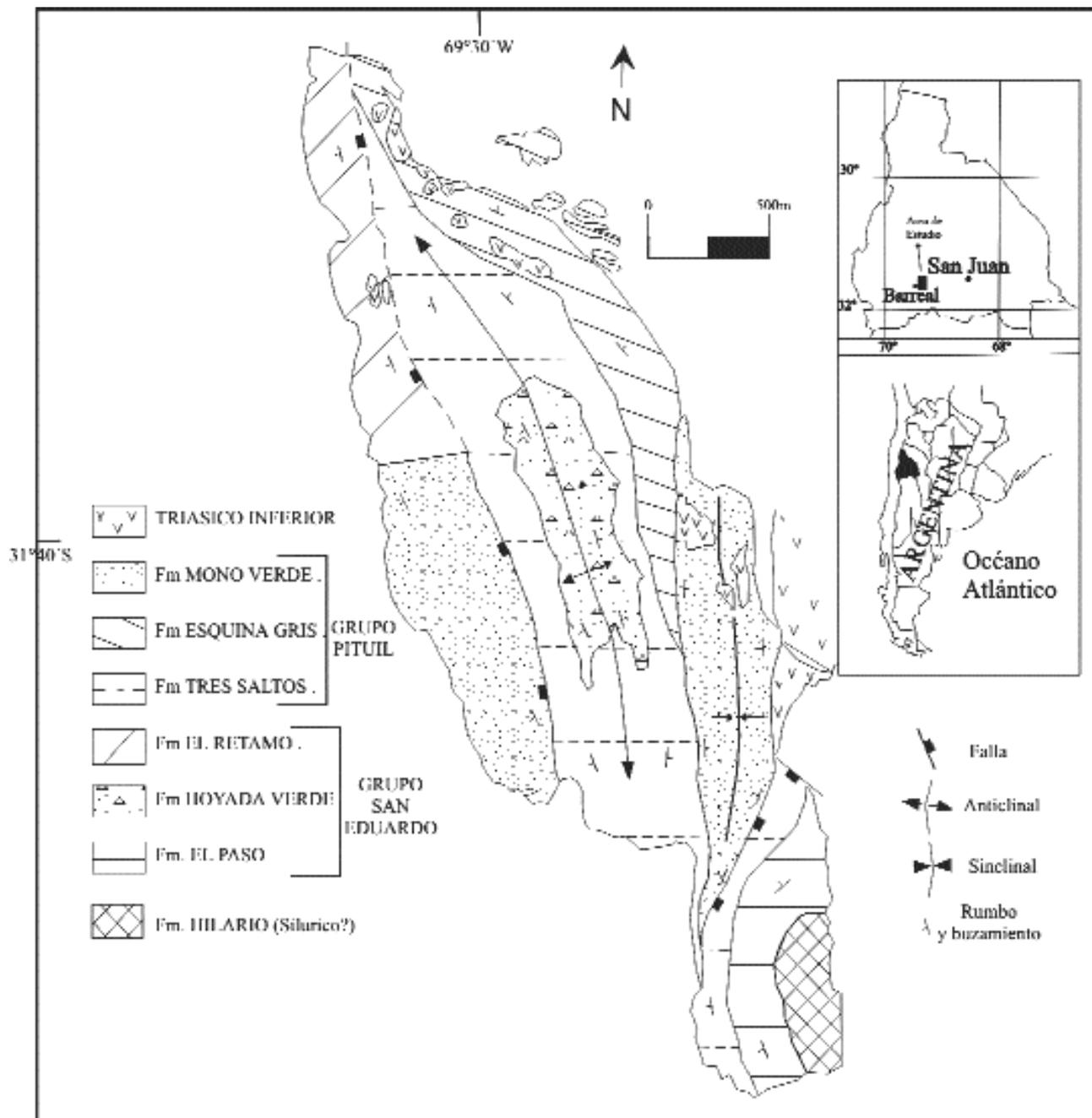


Figura 1. Mapa geológico del área estudiada, ilustrando la ubicación del afloramiento en el anticlinal de Hoyada Verde. La sección fue medida sobre el flanco occidental / *Geologic map of the study area, showing location of the Hoyada Verde anticline outcrop. Measured section on the western flank.* After Mésigos (1953) and López Gamundi and Martínez (2001).

do en los márgenes de la estructura (figura 3.D). El ancho de las trazas varía entre 6,2 y 10,4 mm, si bien típicamente ronda los 8 mm. La longitud es difícil de medir dado el patrón meandriforme y la superposición de especímenes, pero la máxima observada es de aproximadamente 40 centímetros.

Las trazas están típicamente preservadas como crestas epicnias en el techo de areniscas muy finas con laminación ondulítica de oleaje, laminación *climbing* o laminación subhorizontal (figura 3.A). En muchos casos, las trazas están preservadas en superfi-

cias interfaciales, estando cubiertas por una delgada lámina de limolita. Raramente aparecen preservadas como surcos hipicnios en la base de delgadas capas de areniscas muy finas (figura 3.E).

Discusión. Peralta *et al.* (1997) señalaron la presencia de *Subphyllochora* (integrando su asociación 4) para los niveles aquí analizados. Siguiendo a Uchman (1995), Pazos (2002a) mencionó que *Subphyllochora* es considerado en la actualidad un sinónimo posterior de *Scolicia*. Sin embargo, no reubicó los ejemplares de Hoyada Verde en ningún otro icnogénero,

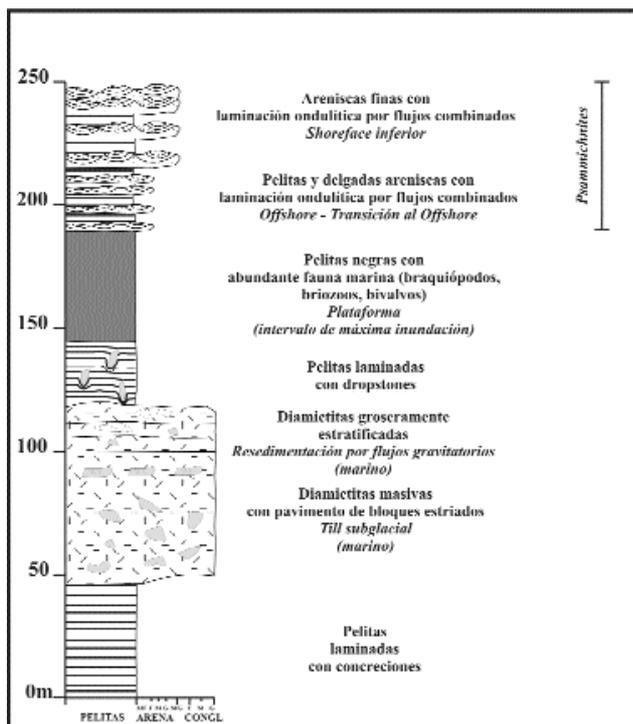


Figura 2. Sección estratigráfica en el flanco occidental del anticlinal de Hoyada Verde / *Stratigraphic section on the western flank of the Hoyada Verde anticline.*

manteniendo a lo largo de su trabajo indistintamente para los mismos la denominación “*Subphyllochora*” (?) (Pazos, 2002a, cuadro 1) o “*Scolicia*” (Pazos, 2002a, p. 635). El dibujo presentado por Peralta *et al.* (1997, lámina 1C, E) permite concluir que el mismo corresponde claramente a *Psammichnites plummeri*. La lámina 1.E ilustra un material fragmentario visto en planta, correspondiente a un meandro en el cual puede observarse marginalmente vestigios del retrorelleno meniscado y una notoria cresta en la región axial, sin dudas correspondiente a la cresta media dorsal diagnóstica de *Psammichnites*. El ancho de la cresta media sugiere cierto arrasamiento, modificación preservacional común en *Psammichnites* (cf., Mángano *et al.*, 2002, figura 4). Por otra parte, en la sección presentada por estos autores (lámina 1.C), queda establecida la polaridad de la estructura y se ilustra la cresta media dorsal y una base claramente trilobulada también común en *Psammichnites plummeri* (cf., Mángano *et al.*, 2002, figura 3.A).

Como fue expresado previamente, el icnogénero *Subphyllochora* ha sido considerado una variante preservacional hipicnia de *Scolicia* y, por lo tanto, su sinónimo posterior (Uchman, 1995). Asimismo, *Scolicia* presenta una estructura interna compleja y es considerada el producto de la actividad de equinodermos irregulares, por lo que su empleo para estructuras paleozoicas mucho más simples, no se considera apropiado (Smith y Crimes, 1983; Uchman, 1995; Mángano

et al., 2002). De mayor relevancia aún es el hecho que las estructuras aquí descritas corresponden típicamente a relieves positivos en el tope de areniscas (ocasionalmente preservados como surcos hipicnios), caracterizados por la presencia de una cresta media dorsal y no como relieves positivos en la base de areniscas con estructuras axiales ventrales como es el caso del grupo *Scolicia* (cf., Uchman, 1995).

Psammichnites implexus (Rindsberg, 1994) figuras 4A-C

1997 *Helminthorhapha* Peralta, Contreras y Milana, p. 118, lámina 1, figura A

?1997 *Helminthoidea* Peralta, Contreras y Milana, p. 118, no ilustrada.

Material. PIL 14941 al 14945 y numerosos especímenes observados en el campo.

Descripción. Trazas pequeñas horizontales, meandriformes o altamente sinuosas con múltiples entrecruzamientos (figuras 4A-C). Típicamente las estructuras presentan un aspecto liso y presentan una delgada cresta o surco axial (0,1-0,2 mm) (figura 4B). Una observación cuidadosa, sin embargo, permite detectar un sutil menisco casi recto. El ancho de las trazas varía entre 1,6 y 3,9 mm. La longitud máxima medida es de 27 cm. Algunos especímenes presentan un patrón claramente meandriforme (figuras 4.A-B), mientras otros presentan un diseño en planta más azaroso con múltiples entrecruzamientos (figura 4.C). La preservación es muy pobre a moderada. Algunos especímenes presentan una sección muy aplanada, sugiriendo deformación por compactación. En muchos casos la cresta es visible sólo localmente. Estos ejemplares pequeños de *P. implexus* se encuentran asociados a *Psammichnites plummeri* y, por lo tanto, caracterizan las facies previamente mencionadas.

Discusión. Peralta *et al.* (1997) asignaron pistas meandriformes presentes en el intervalo aquí analizado de la Formación Hoyada Verde a los icnogéneros *Helminthoidea* (por *Helminthoidea*) y *Helminthorhapha*, integrantes junto a otras formas de las asociaciones 3 y 4 respectivamente, establecidas por dichos autores. Pazos (2002a), basándose en Uchman (1995), señaló que *Helminthoidea* “pertenece” (sic) a *Helminthorhapha* o *Nereites*. Curiosamente, a lo largo de su trabajo mantuvo las denominaciones “*Helminthoidea*” (?) (Pazos, 2002a, cuadro 1) y *Helminthorhapha* (Pazos, 2002a, p. 633) indistintamente. En rigor, lo demostrado por Uchman (1995) es que el material tipo de *Helminthoidea* presenta un canal central rodeado por sendas zonas disturbadas, por lo que actualmente se lo considera un sinónimo posterior de *Nereites*. Este autor, siguiendo a Seilacher (1977), señaló asimismo que las pistas meandriformes regulares preservadas en hiporelieve positivo deben incluirse en *Helminthorhapha*, que de este modo sería un nombre dispo-

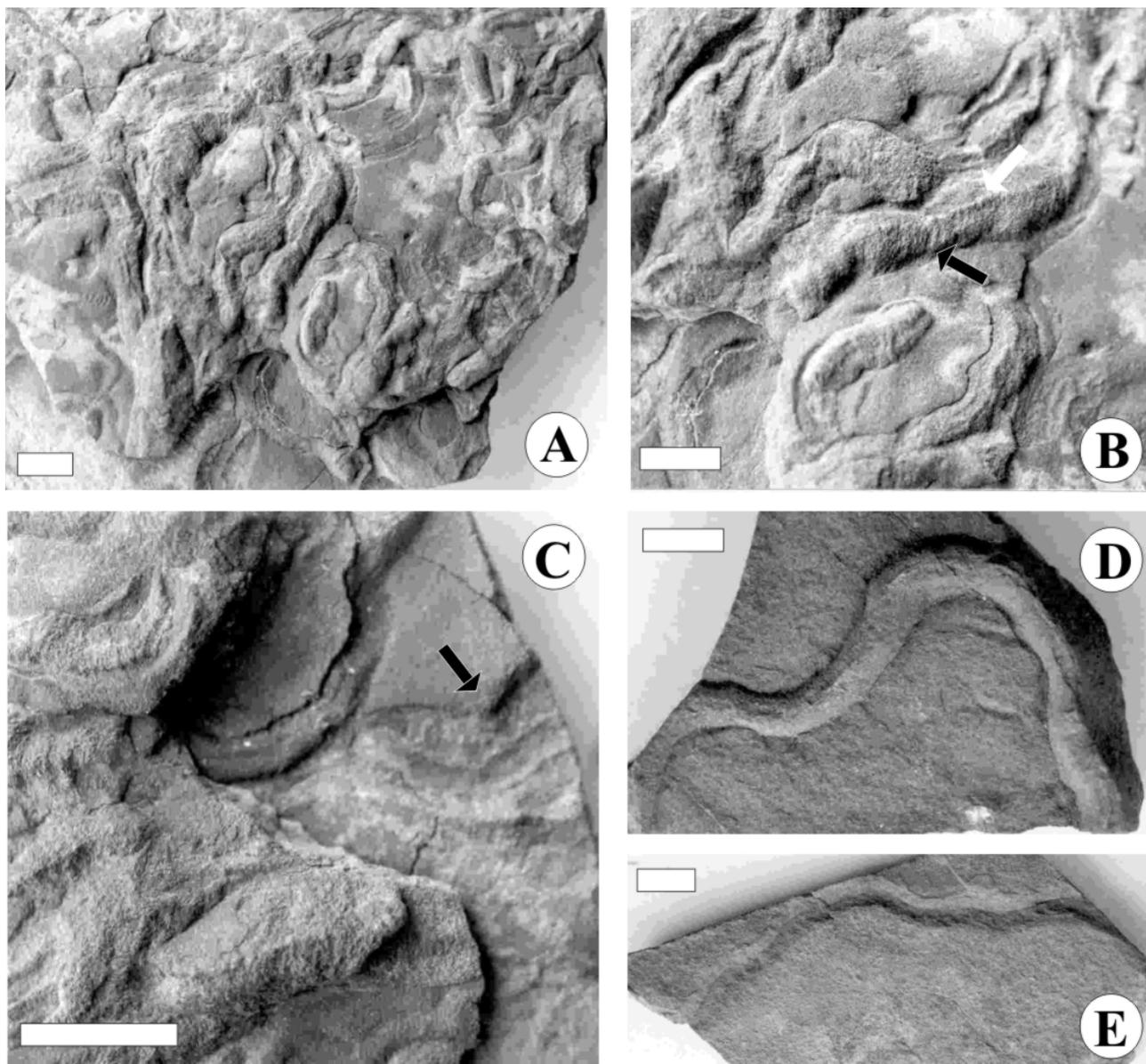


Figura 3. *Psammichnites plummeri* en la Formación Hoyada Verde. Todas las escalas equivalen a 1 cm. **A.** Vista general en planta de un nivel con alta densidad de especímenes. Nótese la presencia de cresta dorsal y superposición de especímenes en sucesivas láminas. PIL 14936. **B.** Detalle de A. Nótese la cresta dorsal y finos meniscos de aspecto crenulado (flecha). PIL 14936. **C.** Detalle de A. Base expuesta trilobulada (flecha). PIL 14936. **D.** Especímen aislado de apariencia lisa. Nótese la cresta dorsal pobremente preservada. PIL 14939. **E.** Preservación hipichnial como semirelieve negativo. Nótese el delicado surco medio. PIL 14940 / *Psammichnites plummeri* from the Hoyada Verde Formation. All scale bars are 1 cm. **A.** General view of bedding plane with high density of specimens. Note the presence of dorsal ridge and superposition of specimens in successive lamina. PIL 14936. **B.** Close-up of A. Note the dorsal ridge and thin, crenulated menisci (arrow). PIL 14936. **C.** Close-up of A. Trilobate exposed base (arrow). PIL 14936. **D.** Isolated specimen of smooth appearance. Note the poorly preserved dorsal ridge. PIL 14939. **E.** Hypichnial preservation as negative semirelief. Note the delicate median furrow. PIL 14940.

nible para parte del material previamente asignado a *Helminthoidea*. Las estructuras asignadas a *Helminthoidea* no fueron ilustradas por Peralta *et al.* (1997), pero un dibujo fue incluido para *Helminthorhapse* (lámina 1.A). Tal ilustración permite concluir que dichas estructuras corresponden a las aquí asignadas a *Psammichnites implexus*. Las diferencias entre ambos icnotaxones son numerosas. En primer lugar, *P. implexus* se presenta como crestas en el tope de areniscas, mientras que *Helminthorhapse*, exhibe la clásica pre-

servación de los grafoglíptidos (*i.e.*, hiporelieves positivos). A su vez, *P. implexus* exhibe una delicada cresta axial, ausente en *Helminthorhapse*. Esta estructura axial diagnóstica de *Psammichnites* está presente en los ejemplares de la Formación Hoyada Verde e incluso es claramente visible en el ejemplar ilustrado por Peralta *et al.* (1997, lámina 1.A).

Psammichnites implexus se diferencia de *P. plummeri* por ser formas más pequeñas, con un sutil retrorelleno (en algunos casos sólo visible con amplifica-

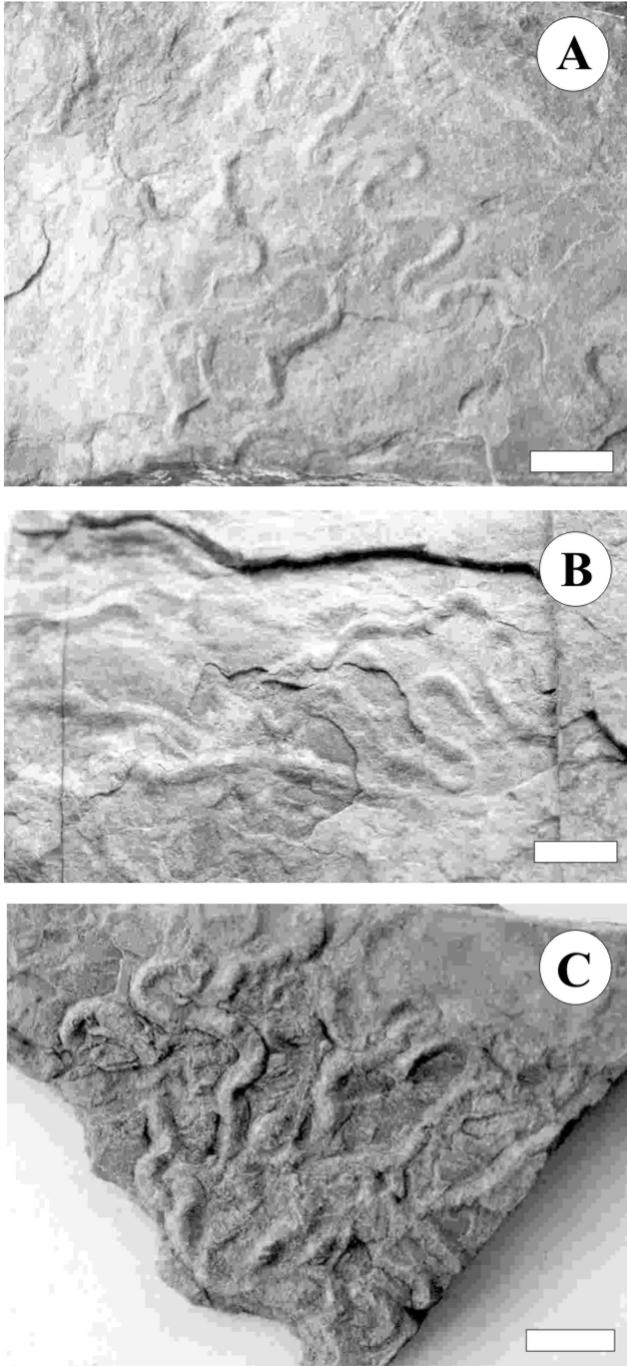


Figure 4. *Psammichnites implexus* en la Formación Hoyada Verde. Todas las escalas equivalen a 1 cm. **A.** Especímen mostrando un patrón meandriforme. PIL 14941. **B.** Especímenes pobremente preservados de apariencia lisa. Nótese la cresta dorsal localmente preservada. PIL 14945. **C.** Especímenes sobreimpuestos. Cresta dorsal sutil. PIL 14943 / *Psammichnites implexus* from the Hoyada Verde Formation. All scale bars are 1 cm. **A.** Specimen showing meandering pattern. PIL 14941. **B.** Poorly preserved specimens of smooth appearance. Note the locally preserved dorsal ridge. PIL 14945. **C.** Superimposed specimens. Subtle dorsal ridge. PIL 14943.

ción), que le otorgan una apariencia lisa. La cresta media axial es muy delgada y suele ser nítida, si bien por condiciones preservacionales puede ser muy sutil y sólo localmente visible en algunos ejemplares.

Psammichnites implexus puede presentar un diseño en planta meandriforme fobotáxico (Peralta *et al.*, 1997, lámina 1.A) o mostrar una clara tendencia a diseños más desordenados con múltiples entrecruzamientos. Si bien el tamaño en sí mismo no representa una buena icnotaxobase (Pickerill, 1994), éste sumado a otros caracteres morfológicos previamente mencionados fundamentan la distinción de esta icnoespecie. Por otra parte, no existe un rango transicional de tamaños entre los especímenes de *P. plummeri* y *P. implexus* analizados; la diferencia en el rango de tamaños de ambas icnoespecies es sumamente clara, representando dos poblaciones bien diferenciadas.

Implicancias paleoecológicas y paleoambientales

El reconocimiento del icnogénero *Psammichnites* presenta implicancias desde los puntos de vista paleoecológico y paleoambiental. Las condiciones de salinidad y los ambientes de depositación que caracterizaron la sedimentación asociada a la transgresión postglacial han sido objeto de numerosas discusiones (e.g., López Gamundí, 1983; Limarino *et al.*, 1986, 2001; Bercowski *et al.*, 1990; Bercowski y Milana, 1990; Buatois y Mángano, 1992, 2003; Milana y Banchig, 1997; López Gamundí y Martínez, 2000; Pazos, 2000, 2002a,b). La información icnológica ha sido presentada principalmente para la cuenca Paganzo (Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993; Bercowski *et al.*, 1990; Buatois y Mángano, 1992, 1993, 2003; Pazos, 2000, 2002a) y, en mucha menor medida, para la cuenca Calingasta-Uspallata (Lech, 1986; Lech y Buatois, 1990; Peralta *et al.*, 1997; Peralta y Milana, 1999).

Hasta el presente, *Psammichnites* ha sido registrado únicamente en ambientes marinos someros, tanto bajo condiciones de salinidad normal, como en aguas salobres (véase Mángano *et al.*, 2002, para una revisión). A diferencia de las icnofaunas del borde occidental de la cuenca Paganzo, la presencia de *Psammichnites* en el intervalo arenoso de la Formación Hoyada Verde proporciona una evidencia icnológica inequívoca de condiciones marinas, lo cual es coherente con la presencia de una abundante fauna marina en el intervalo pelítico (Cisterna, 1999; Simanuskas *et al.*, 2001). La denominada transgresión postglacial (López Gamundí, 1989) se extendió desde las zonas marinas abiertas en el oeste hasta el paleovalle de Malanzán en la región oriental de la cuenca Paganzo (Limarino *et al.*, 2002; Gutiérrez y Limarino, 2001). Buatois y Mángano (2003) notaron que la presencia de icnofaunas típicas de agua dulce en sucesiones con niveles localizados de acritarcas se mantiene constante desde la región de Malanzán has-

ta el borde occidental de la cuenca Paganzo por una distancia cercana a los 250 kilómetros. En este sentido la icnofauna de *Psammichnites* representa una asociación marcadamente distinta a la que caracteriza los depósitos de la cuenca Paganzo. Dado que el productor de *P. plummeri* y *P. implexus* es un integrante de la megafuna marina, su presencia indica condiciones de mayor salinidad.

Por otra parte, la presencia de *Psammichnites* en asociaciones de muy baja icnodiversidad, incluso monoespecíficas, sugiere condiciones ambientales anómalas, posiblemente aguas salobres. Sin embargo, la existencia de una diversa fauna marina (Cisterna, 1999; Simanaukas *et al.*, 2001) en el intervalo de *offshore* y plataforma que se dispone por encima de las diamictitas indica que en este sector de la cuenca la transgresión postglacial no estuvo caracterizada por dilución de la salinidad normal. Por lo tanto, el empobrecimiento de las icnofaunas en los depósitos de *shoreface* suprayacentes podría sugerir que los mismos no correponderían al avance de una costa lineal, sino que se vincularían con la progradación de un sistema deltaico, responsable de la descarga de agua dulce. Esta interpretación es consistente con el dominio de trazas producidas por organismos depositívoros, lo cual indica sedimentos particularmente ricos en detritos orgánicos, que podrían estar vinculados al emplazamiento de dicho sistema deltaico.

Por último, es importante resaltar que la mención en esta sucesión de pistas asignadas a *Helminthorhaphé* por parte de Peralta *et al.* (1997) planteaba serios problemas de índole paleoambiental, ya que se trata de una forma típica de la icnofacies de *Nereites*, característica de ambientes marinos profundos (Seilacher, 1967, 1977). En la sucesión de Hoyada Verde, el pasaje de depósitos caracterizados por la presencia de *Zoophycos* a depósitos con *Helminthorhaphé* habría indicado una profundización de la cuenca, contradiciendo las propias conclusiones de los autores basadas en evidencias sedimentológicas (cf., Peralta *et al.*, 1997, p. 118). La postulada presencia de *Helminthorhaphé* era difícil de reconciliar con su presencia en areniscas con ondulas de oleaje y de flujos combinados y con las reconstrucciones paleogeográficas habitualmente aceptadas que postulan ambientes marinos someros a marginales. La reasignación de esta forma a *Psammichnites* permite solucionar tal inconsistencia. A su vez, cabe puntualizar que el icnogénero *Psammichnites* había sido identificado tentativamente en la Formación Jejenes, Carbonífero de la cuenca Paganzo, por Peralta y Milana (1998) y su presencia afirmada en una comunicación posterior (Peralta y Milana, 1999). Sin embargo, no se cuenta aún con información de tipo preservacional ni con ilustraciones del material como para confirmar tal asignación; la

descripción proporcionada de los ejemplares sólo alude a "trazas bilobadas" y no se menciona ninguno de los caracteres diagnósticos de tal icnogénero.

Agradecimientos

Los estudios en el Paleozoico superior fueron financiados por la Fundación Antorchas y la Agencia de Promoción en Ciencia y Tecnología (LAB). Rodolfo Aredes se encargó de la preparación de los especímenes y de controlar la lista bibliográfica. Mariano Verde y Pablo Pazos arbitraron el manuscrito para *Ameghiniana*. Este trabajo es una contribución al Proyecto IGCP-471.

Bibliografía

- Aceñolaza, F. G. y Buatois, L. A. 1991. Trazas fósiles del Paleozoico superior continental argentino. *Ameghiniana* 28: 89-108.
- Aceñolaza, F.G. y Buatois, L.A. 1993. Nonmarine perigondwanic trace fossils from the Late Paleozoic of Argentina. *Ichnos* 2: 183-201.
- Bercowski, F. y Milana, J. P. 1990. Sedimentación glacimarina: nueva interpretación para la Formación Guandacol (Carbonífero) en el perfil de Río Francia, Precordillera Central, San Juan. *3as Reuniones Argentinas de Sedimentología* (San Juan, 1990), *Actas*: 37-42.
- Bercowski, F., Milana, J. P. y Peralta, S. 1990. La presencia de *Cruziana* en la Formación Guandacol (Carbonífero) en la Precordillera central, departamento Jáchal, San Jun. *5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (San Miguel de Tucumán, 1990), *Actas 1, Serie Correlación Geológica* 7: 73-76.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1992. Abanicos sublacustres, abanicos submarinos o plataformas glacimarininas? Evidencias icnológicas para una interpretación paleoambiental del Carbonífero de la cuenca Paganzo. *Ameghiniana* 29: 323-335.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1993. Trace fossils from a Carboniferous turbiditic lake: Implications for the recognition of additional nonmarine ichnofacies. *Ichnos* 2: 237-258.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003. Caracterización icnológica y paleoambiental de la localidad tipo de *Orchesteropus atavus* Frenguelli, Huerta de Huachi, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 40: 53-70.
- Cisterna, G.A. 1999. Paleoecología de niveles pelíticos de la sección superior de la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Superior, Precordillera de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 36: 259-267.
- Cisterna, G.A., Simanaukas, T. y Archbold, N.W. 2002. Palaeobiogeographic affinities of the Argentine Precordillera according to its Late Paleozoic brachiopod faunas. *First International Palaeontological Congress* (Sydney, 2002), *Abstracts*, p. 33.
- Chamberlain, C.K. 1971. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology* 45: 212-246.
- D'Alessandro, A. y Bromley, R.G. 1987. Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaeontology* 30: 743-763.
- Fenton, C.L. y Fenton, M.A. 1937a. *Olivellites*, a Pennsylvanian snail burrow. *American Midland Naturalist* 18: 452-453.
- Fenton, C.L. y Fenton, M.A. 1937b. Burrows and trails from Pennsylvanian rocks of Texas. *American Midland Naturalist* 18: 1079-1084.
- González, C.R. 1981. Pavimento glaciario en el Carbónico de la Precordillera. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 36: 262-266.
- González, C.R. 1985. Esquema bioestratigráfico del Paleozoico superior marino de la cuenca Uspallata-Iglesia, República Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 16: 231-244.

- Gutiérrez, P.R. y Limarino, C.O. 2001. Palinología de la Formación Malanzán (Carbonífero Superior), La Rioja, Argentina: nuevos datos y consideraciones paleoambientales. *Ameghiniana* 38: 99-118.
- Lech, R.R. 1986. Anémonas cavadoras fósiles y su rastra de bioturbación en el Carbonífero inferior marino de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 23: 185-190.
- Lech, R. y Buatois, L. A. 1990. Trazas fósiles del Pérmico marino de la Precordillera Mendocina, Argentina. *5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (San Miguel de Tucumán), *Actas 1, Serie Correlación Geológica* 7: 97-102.
- Limarino, C.O., Sesarego, H., Césari, S. y López Gamundi, O. 1986. El perfil de la Cuesta de Huaco, estratotipo de referencia (hipoestratotipo) del Grupo Paganzo en la Precordillera central. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 38: 81-109.
- Limarino, C.O., Césari, S.N., Net, L.L., Marensi, S., Gutiérrez, P.R. y Tripaldi, A. 2002. The Upper Carboniferous postglacial transgression in the Paganzo and Rio Blanco Basins (Northwestern Argentina). Facies and stratigraphic significance. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 445-460.
- López Gamundi, O.R. 1983. Modelo de sedimentación glaciárica para la Formación Hoyada Verde, Paleozoico superior de la provincia de San Juan. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 38: 60-72.
- López Gamundi, O.R. 1987. Depositional models for the glacio-marine sequences of Andean Late Paleozoic basins of Argentina. *Sedimentary Geology* 52: 109-126.
- López Gamundi, O.R. 1989. Postglacial transgressions in Late Paleozoic basins of western Argentina: A record of glacioeustatic sea level rise. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 71: 257-270.
- López Gamundi, O.R. y Martínez, M. 2000. Evidence of glacial abrasion in the Calingasta-Uspallata and western Paganzo basins, mid-Carboniferous of western Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 159: 145-165.
- MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1992. Ichnological aspects of Cretaceous shoreface successions and shoreface variability in the Western Interior Seaway of North America. En S.G. Pemberton (ed.) *Applications of ichnology to petroleum exploration. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop*, 17: 57-84.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Rindsberg, A.K. 2002. Carboniferous *Psammichnites*: systematic re-evaluation, taphonomy and autecology. *Ichnos* 9: 1-22.
- Mésigos, M.G. 1953. El Paleozoico superior de Barreal y su continuación austral. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 5-109.
- Milana, J.P. y Banchig, A.L. 1997. El ordenamiento del Grupo San Eduardo (Carbonífero) en la Sierra de Barreal, San Juan, y reinterpretación de su ambiente de depositación. *II Jornadas de Geología de Precordillera* (San Juan, 1997), *Resúmenes*, p. 110-115.
- Pazos, P.J. 2000. Trace fossils and facies in glacial to postglacial deposits from the Paganzo basin (Late Carboniferous), central Precordillera, Argentina. *Ameghiniana* 37: 23-38.
- Pazos, P.J. 2002a. Palaeoenvironmental Framework of the Glacial-Postglacial Transition (Late Paleozoic) in the Paganzo-Calingasta Basin (Southern South America) and the Great Karoo-Kalahari Basin (Southern Africa): Ichnological Implications. *Gondwana Research* 5: 619-640.
- Pazos, P.J. 2002b. The Late Carboniferous glacial to postglacial transition: facies and sequence stratigraphy, western Paganzo Basin, Argentina. *Gondwana Research* 5: 467-487.
- Pemberton, S.G., Spila, M., Pulham, A.J., Saunders, T., MacEachern, J.A., Robbins, D., Sinclair, I.K. 2001. *Ichnology & Sedimentology of Shallow to Marginal Marine Systems. Ben Nevis and Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin*. Geological Association of Canada, Short Course Notes 15, 343 pp.
- Peralta, S.H. y Milana, J.P. 1998. Trazas fósiles de la Formación Jejenos (Carbonífero Medio-Superior), Precordillera Oriental, Provincia de San Juan, Argentina. *3° Reunión Argentina de Icnología y I Reunión de Icnología del Mercosur* (Mar del Plata, 1998), *Resúmenes*, p. 22.
- Peralta, S.H. y Milana, J.P. 1999. Trazas fósiles del Carbonífero Medio-Superior de la Precordillera de San Juan: Su correlación con un evento glacial. *14° Congreso Geológico Argentino* (Salta, 1999), *Resúmenes*, p. 363-366.
- Peralta, S.H., Contreras, V.H. y Milana, J.P. 1997. Trazas fósiles del tramo superior de la Formación Hoyada Verde (Carbonífero Medio), Precordillera Occidental de San Juan, Barreal, Argentina. *2° Jornadas de Geología de Precordillera* (San Juan, 1997), *Resúmenes*, p. 116-121.
- Pickerill, R.K. 1994. Nomenclature and taxonomy of invertebrate trace fossils. En S.K. Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*. John Wiley & Sons, Chichester. pp. 3-42.
- Rindsberg, A.K. 1994. Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous formations. *Geological Survey of Alabama, Bulletin* 158: 1-107.
- Roedel, H. 1929. Ergänzung zu meiner Mitteilung über ein kambrisches Geschiebe mit problematischen Spuren. *Zeitschrift für Geichiebeforschung* 5: 48-51.
- Romano, M. and Meléndez B. 1979. An arthropod (Merostome) ichnocoenosis from the Carboniferous of northwest Spain. *Compte Rendu Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Géologie du Carbonifère* 5: 317-325.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology* 5: 413-428.
- Seilacher, A. 1977. Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (eds.), *Trace Fossils 2. Geological Journal, Special Issue* 9: 289-334.
- Seilacher, A. 1997. *Fossil Art*. Drumheller, Alberta, The Royal Tyrrell Museum of Paleontology. 64 p.
- Seilacher-Drexler, E. y Seilacher, A. 1999. Undertraces of Sea Pens and Moon Snails and possible fossil counterparts. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 214: 195-210.
- Simanaukas, T., Cisterna, G.A. y Sterren, A. 2001. Evolución de las faunas marinas de la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Tardío de la Sierra de Barreal, San Juan. *II Simposio Argentino del Paleozoico Superior* (Trelew, 2001), *Resúmenes*, p. 26.
- Skwarko, S.K. y Seilacher, A. 1993. Trace fossils and problemática. *Bulletin of the Geological Survey of Western Australia* 136: 87 y 390-403.
- Smith, A.B. y Crimes, P.T. 1983. Trace fossils formed by heart urchins - a study of *Scolicia* and related traces. *Lethaia* 16: 79-92.
- Taboada, A.C. 1997. Bioestratigrafía del Carbonífero marino del Valle de Calingasta-Uspallata, Provincias de San Juan y Mendoza. *Ameghiniana* 34: 215-246.
- Teichert, C. 1941. Upper Paleozoic of western Australia: Correlation and paleogeography. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 25: 371-415.
- Torell, O.M. 1870. Petrificata Suecana Formationis Cambricae. *Acta Universitatis Lundensis, Lunds Universit Årsskrift* 2: 1-14.
- Uchman, A. 1995. Taxonomy and paleoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria* 15: 1-115.

Recibido: 24 de febrero de 2003.

Aceptado: 26 de junio de 2003.