

La icnofauna de la Formación Puncoviscana en el noroeste argentino: la colonización de fondos oceánicos y reconstrucción de paleoambientes y paleoecosistemas de la transición precámbrica-cámbrica

Luis A. BUATOIS¹ y M. Gabriela MÁNGANO¹

Abstract. THE PUNCOVISCANA ICHNOFAUNA OF NORTHWEST ARGENTINA: THE COLONIZATION OF THE DEEP SEA AND RECONSTRUCTION OF PALEOENVIRONMENTS AND PALEOECOSYSTEMS OF THE PRECAMBRIAN-CAMBRIAN TRANSITION. The paleoecological, paleoenvironmental and evolutionary significance of the Puncoviscana ichnofauna is re-evaluated in the light of new ideas regarding the anachronistic nature of Precambrian-Cambrian ecosystems and the role of microbial communities in ecologic structure. The ichnofauna includes a wide variety of ichnotaxa, such as *Circulichnis*, *Cochlichnus*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*, *Nereites*, *Oldhamia*, *Palaeophycus* and *Treptichnus*, as well as several types of arthropod trackways. Structures considered in previous studies as graphoglyptids (Agrichnia), such as *Protapaleodictyon* and *Squamodictyon*, are reinterpreted here as wrinkle marks. Current depositional models for the Puncoviscana Formation envisage accumulation from turbidity currents in submarine fans. However, preliminary sedimentologic studies suggest a more complex paleoenvironmental situation, including not only deep-marine, flysch-type deposits, but also shallow-water settings affected by wave action. Within this framework, the *Oldhamia* association is interpreted as formed in deep water, while the *Nereites* association corresponds to shallow-marine environments. Nearly all the ichnofossils are oriented parallel to the bedding plane, displaying restriction to two-dimensional biotopes, and therefore they do not disturb the primary sedimentary fabric. Bedding plane trace fossils mostly reflect very shallow grazing by mobile, bilaterian metazoans. The only exception is *Treptichnus*, which represents a shallow infaunal, three-dimensional burrow system that records a feeding strategy of underground mining. Its presence reveals an early attempt of colonization of the infaunal ecospace during the early Phanerozoic. The Puncoviscana ichnofauna reflects, at least in part, lifestyles related to microbial mats that protected the sediment from erosion. The presence of wrinkled surfaces and palimpsest ripples suggests that stabilization by microbial binding was a major factor in Neoproterozoic to Early Cambrian ecosystems. Close association of the ichnogenus *Oldhamia* with these structures supports Seilacher's hypothesis that this icnotaxon records a feeding strategy of undermat mining. Grazing trails commonly are associated to microbial mats also. Behavioral patterns represented by several *Oldhamia* ichnospecies in deep Lower Cambrian deposits reflects that feeding strategies associated with microbial mats persisted in the deep sea after the agronomic revolution. This fact suggests a gradual closure of a taphonomic window during the Proterozoic-Cambrian transition and is consistent with the recognition of Ediacara-type body fossils in Cambrian strata. Presence of guided meanders (*Nereites saltensis*) in Cambrian shallow-water environments is consistent with the onshore-offshore model. Integration of ichnologic and isotopic data suggests a Vendian to Nemakit-Daldynian age for the Puncoviscana Formation.

Resumen. La importancia paleoecológica, paleoambiental y evolutiva de la icnofauna de la Formación Puncoviscana es reevaluada a la luz de nuevas ideas sobre la naturaleza anachronista de los ecosistemas del Precámbrico-Cámbrico y el rol de las comunidades microbiales en la estructura ecológica. La icnofauna incluye una gran variedad de icnotaxones, tales como *Circulichnis*, *Cochlichnus*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*, *Nereites*, *Oldhamia*, *Palaeophycus* y *Treptichnus*, así como varios tipos de huellas de artrópodos. Estructuras consideradas en estudios previos como grafoglíptidos (Agrichnia), tales como *Protapaleodictyon* y *Squamodictyon*, son reinterpretadas aquí como *wrinkle marks*. Los modelos depositacionales corrientemente aceptados para la Formación Puncoviscana comprenden acumulación a partir de corrientes de turbidez en abanicos submarinos. Sin embargo, estudios preliminares sugieren una situación paleoambiental más compleja, incluyendo no sólo depósitos marinos profundos tipo *flysch*, sino también ambientes marinos someros afectados por acción de oleaje. Dentro de este contexto, la asociación de *Oldhamia* es interpretada como formada en aguas profundas, mientras que la de *Nereites* corresponde a ambientes marinos someros. Prácticamente todos los icnofósiles se disponen paralelos al plano de estratificación, exhibiendo una restricción a biotopos bidimensionales y, por lo tanto, no disturban la fábrica sedimentaria primaria. Estas trazas reflejan mayormente pastoreo muy somero de metazoos bilaterales móviles. La única excepción es *Treptichnus*, que representa un sistema tridimensional infaunal somero, que registra una estrategia de alimentación de *underground mining*. Su presencia revela un intento temprano de colonización del ecospace infaunal durante el Fanerozoico temprano. La icnofauna refleja, al menos en parte, estilos de vida vinculados con tapetes microbiales que protegían el sedimento de la erosión. La presencia de superficies corrugadas y óndulas palimpsesticas sugiere que la estabilización por aglutinación microbial fue un factor relevante en ecosistemas neoproterozoicos a cámbricos tempranos. La asociación del icnogénero *Oldhamia* con estas estructuras apoya la hipótesis de Seilacher de que este icnotaxon registra una estrategia de alimentación de minado subtapete. Las pistas de pastoreo comúnmente están también asociadas a tapetes microbiales. Los patrones de comportamiento representados por las distintas icnoespecies de *Oldhamia* en depósitos profundos del Cámbrico Temprano reflejan que las estrategias de alimentación asociadas con tapetes microbiales persistieron en el fondo del mar con posterioridad a la revolución agronómica. Este hecho sugiere un cierre gradual de ventanas tafonómicas durante la transición Proterozoico-Cámbrico, lo cual es coherente con el reconocimiento de cuerpos fósiles tipo ediacarianos en estratos cámbricos. La presencia de meandros guiados (*Nereites saltensis*) en ambientes marinos someros cámbricos es consistente con el modelo *onshore-offshore*. La integración de información icnológica e isotópica sugiere una edad vendiana a nemakitiana-daldyniana para la Formación Puncoviscana.

Key words. Ichnology. Trace fossils. Microbial mats. Precambrian-Cambrian. Puncoviscana Formation. Argentina.

Palabras clave. Icnología. Trazas fósiles. Tapetes microbiales. Precámbrico-Cámbrico. Formación Puncoviscana. Argentina.

Introducción

La icnofauna de la Formación Puncoviscana

¹Conicet. Instituto Superior de Correlación Geológica. Casilla de correo 1 (CC). 4000 San Miguel de Tucumán. Argentina. ichnolog@infovia.com.ar

(Proterozoico Tardío-Cámbrico Temprano del noroeste argentino) fue una de las primeras asociaciones de trazas fósiles en ser estudiada en nuestro país. Inicialmente, Mirré y Aceñolaza (1972) documentaron la presencia del icnogénero *Oldhamia* y enfatizaron su importancia bioestratigráfica como indicador

del Cámbrico basal, cuestionando la edad precámbrica que tradicionalmente se asignaba al basamento metasedimentario. Posteriormente, Aceñolaza y Durand (1973) publicaron un estudio más general de la icnofauna en el que describieron otros icnogéneros presentes en la asociación, tales como *Helminthopsis*, *Diplichnites*, *Cochlichnus*, *Protovirgularia* y *Dimorphichnus*, y definieron dos nuevas icnoespecies, *Nereites saltensis* y *Oldhamia flabellata*. Estudios subsecuentes fueron documentando formas adicionales y mencionando nuevas localidades icnofosilíferas (Aceñolaza *et al.*, 1976, 1999; Aceñolaza, 1978; Aceñolaza y Durand, 1982, 1984, 1986, 1987; Durand y Aceñolaza, 1990a, 1990b, 1992; Durand, 1992a, 1992b, 1993, 1994a, 1994b, 1996a, 1996b; Durand *et al.*, 1994; Aceñolaza y Tortello, 2000; Aceñolaza y Alonso, 2001). Estos estudios se centraron en aspectos taxonómicos y bioestratigráficos. La importancia de esta icnofauna ha sido reconocida por numerosos autores si bien se han planteado dudas con respecto a muchas de las determinaciones taxonómicas (e.g., Vidal *et al.*, 1994). Recientemente, la discusión se ha ampliando planteándose una reinterpretación paleoambiental y paleoecológica de la icnofauna en sendas contribuciones preliminares (Mángano *et al.*, 2000a; Buatois *et al.*, 2000; Buatois y Mángano, 2002). El objetivo del presente trabajo es explorar el potencial de la icnofauna de la Formación Puncoviscana desde los puntos de vista paleoambiental, paleoecológico y evolutivo, profundizando la discusión previamente esbozada. Una revisión sistemática de la icnofauna queda fuera del alcance de la presente contribución y se encuentra actualmente en elaboración. De todos modos, se documentan aquí nuevos icnotaxones y se efectúan reasignaciones sistemáticas. Para la realización de este trabajo se efectuaron estudios sedimentológicos e icnológicos en distintos afloramientos de las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán y se comparó el material hallado con aquél depositado en las colecciones. De este modo, se busca integrar las trazas fósiles dentro de un marco facial y paleoambiental para aportar información original sobre esta clásica icnofauna.

Marco geológico

La Formación Puncoviscana está constituida por areniscas, pelitas, conglomerados y pizarras de edad proterozoica tardía a cámbrica temprana y representa el basamento metasedimentario del noroeste argentino, extendiéndose sus afloramientos en las provincias de Jujuy, Salta, Catamarca y Tucumán (figura 1). Esta unidad ha sido incluida en el denominado "Ciclo Pampeano" (Aceñolaza y Toselli, 1981). La Formación Puncoviscana fue definida por Turner (1960) en la región de Santa Victoria, noroeste de la provincia de

Salta. Distintos nombres formacionales (e.g., Suncho, Medina, San Javier, Guachos) se han propuesto posteriormente para afloramientos ubicados hacia el sur (e.g., Mirré y Aceñolaza, 1972; Toselli *et al.*, 1975; Moya, 1998). En este trabajo se adopta una acepción muy general de la Formación Puncoviscana considerada aquí como equivalente a la totalidad del basamento metasedimentario. Sin embargo, es evidente que el basamento es susceptible de ser subdividido en unidades litoestratigráficas (Moya, 1998). De hecho, se han reconocido dos grandes áreas en función del grado de metamorfismo, una de bajo grado ubicada en Cordillera Oriental, Sierras Subandinas y el noreste de sierras Pampeanas y otra de mediano a alto grado en las Cumbres Calchaquies, sierra de Ancasti y sierra del Aconquija (Toselli, 1990). Dentro de esta unidad se incluyen también afloramientos de calizas masivas no fosilíferas ubicadas en la quebrada de Humahuaca y las Cumbres Calchaquies (Porto *et al.*, 1990; Omarini *et al.*, 1999). Recientes estudios en estratigrafía de isótopos de C y Sr sugieren que en estas calizas estaría representada la transición precámbrica-cámbrica (Sial *et al.*, 2001). En la sucesión se intercalan rocas volcánicas de naturaleza basáltica (Coira *et al.*, 1990; Omarini *et al.*, 1999). La Formación Puncoviscana se encuentra intruída por granitoides en las regiones de Salta y Jujuy (Toselli y Rossi de Toselli, 1990). El marco geotectónico es aún materia de debate (ver Ramos, 1999, 2000, para una síntesis). Ježek *et al.* (1985) y Aceñolaza *et al.* (1988) postularon que esta unidad se habría acumulado en un margen continental pasivo limitado al este por el Escudo Brasileño. Por el contrario, Ramos (1988) la relacionó con un margen activo interpretando a los intrusivos como el producto de un arco magmático. Kraemer *et al.* (1995) la interpretaron como una cuenca de antepaís relacionada con la colisión del terreno de Pampia contra el cratón del Río de la Plata. Recientemente, Omarini *et al.* (1999) vincularon a la Formación Puncoviscana con la ruptura del supercontinente Rodinia, postulando fenómenos de *rifting* y generación de corteza oceánica y relacionando el cierre de la cuenca con la colisión del terreno de Cuyania-Arequipa-Belen-Antofalla (CABA). Las evidencias geocronológicas sugieren que la sedimentación tuvo lugar entre los 700 y 535 Ma (Ramos, 2000). Si bien se ha considerado en base a trazas fósiles que la Formación Puncoviscana incluye al Tomotiano (Durand, 1993), la integración de evidencias geocronológicas e icnológicas sugiere que los niveles superiores corresponderían al Nemakitiano-Daldyniano y que el Tomotiano probablemente no esté representado.

La icnofauna de la Formación Puncoviscana

Según revisiones más recientes (Durand y Aceñolaza, 1990a; Aceñolaza *et al.*, 1999), la icnofau-

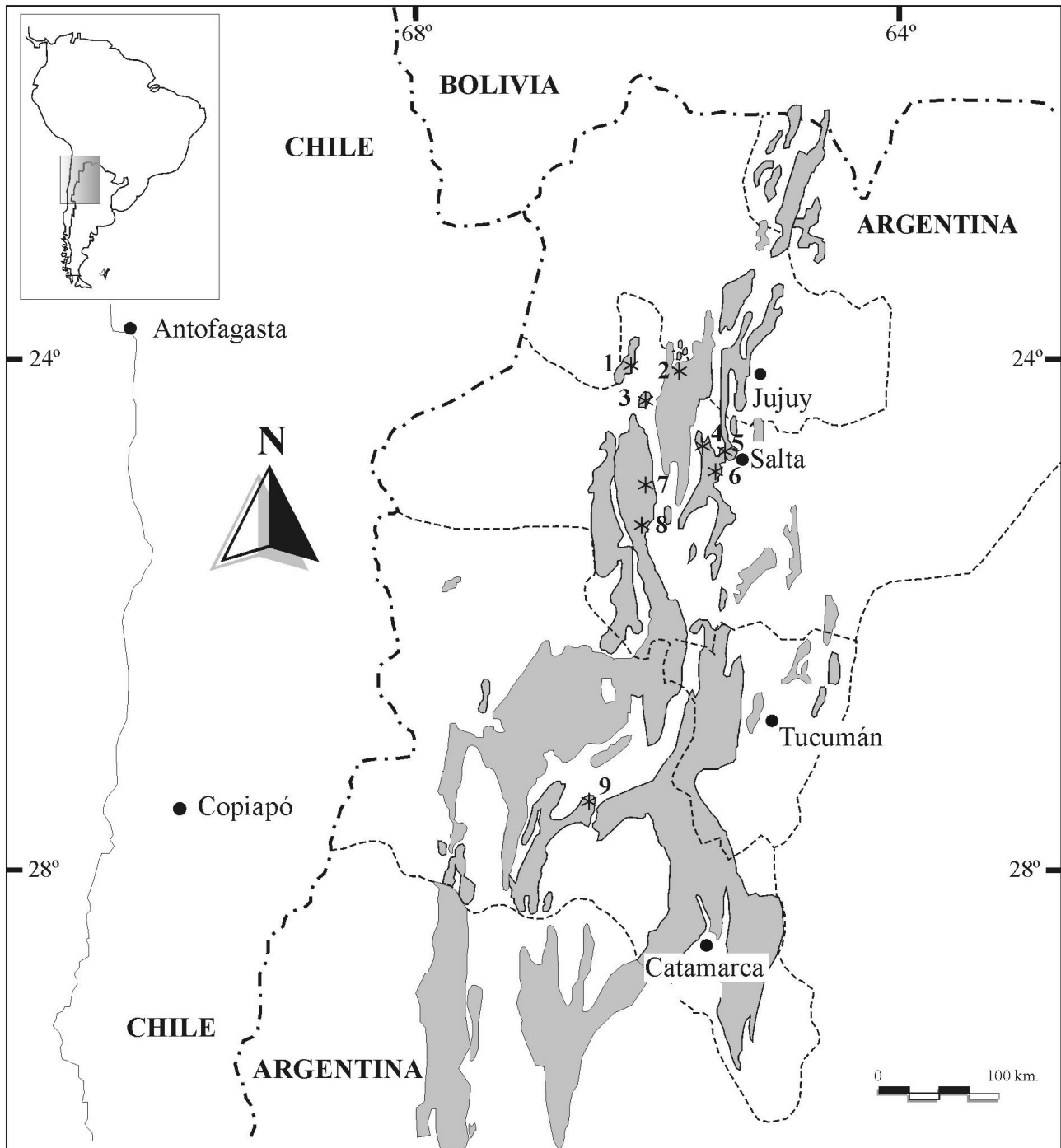


Figura 1. Distribución de los afloramientos de la Formación Puncoviscana y equivalentes en el noroeste argentino, mostrando la ubicación de las localidades icnofosilíferas (modificado de Aceñolaza et al., 1999). *Outcrop distribution of the Puncoviscana Formation in northwest Argentina, showing locations of ichnofossiliferous sections (modified from Aceñolaza et al., 1999).* 1, San Antonio de Los Cobres. 2, Cuesta Muñano. 3, Abra Blanca. 4, El Alisal. 5, Campo Quijano. 6, Corralito. 7, Palermo Oeste. 8, Cachi. 9, La Ovejera.

na de la Formación Puncoviscana incluye los siguientes icnotaxones: *Asaphoidichnus trífido*, *Cochlichnus* isp., *Didymaulichnus* isp., *Dimorphichnus* isp., *Diplichnites* isp., *Glockeria* isp., *Gordia* isp., *Helminthoida* cf. *H. miocenica*, *Helminthopsis* isp., *Helminthopsis* aff. *tenuis*, *Multipodichnus holmi*, *Neonereites uniserialis*, *Nereites saltensis*, *Oldhamia antiqua*, *Oldhamia flabellata*, *Oldhamia radiata*, *Phycodes pedum*,

Planolites isp., *Protichnites* isp., cf. *Protopaleodictyon* isp., *Protovirgularia* isp., *Scolicia* isp., cf. *Squamodictyon* isp., *Tasmanadia cachii* y *Torrowangea* isp. Estos estudios documentaron también la supuesta presencia de impresiones de cuerpos blandos, tales como *Tiernavia*, *Beltanelliformis* y *Sekwia*, interpretados alternativamente como cuerpos fósiles (Aceñolaza y Durand, 1990a) o trazas fósiles (Aceñolaza et al., 1999;

Aceñolaza y Tortello, 2000). El material analizado se encuentra depositado en las colecciones de paleontología de invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán.

Como fue señalado previamente, una revisión sis-

temática exhaustiva de la icnofauna se encuentra en progreso, si bien se adelantan aquí algunas de las reasignaciones realizadas. Entre las nuevas formas identificadas (ver Mángano *et al.*, 2000a; Buatois *et al.*, 2000), cabe mencionar la estructura de alimentación *Treptichnus pollardi* (figura 2.A), previamente incluida

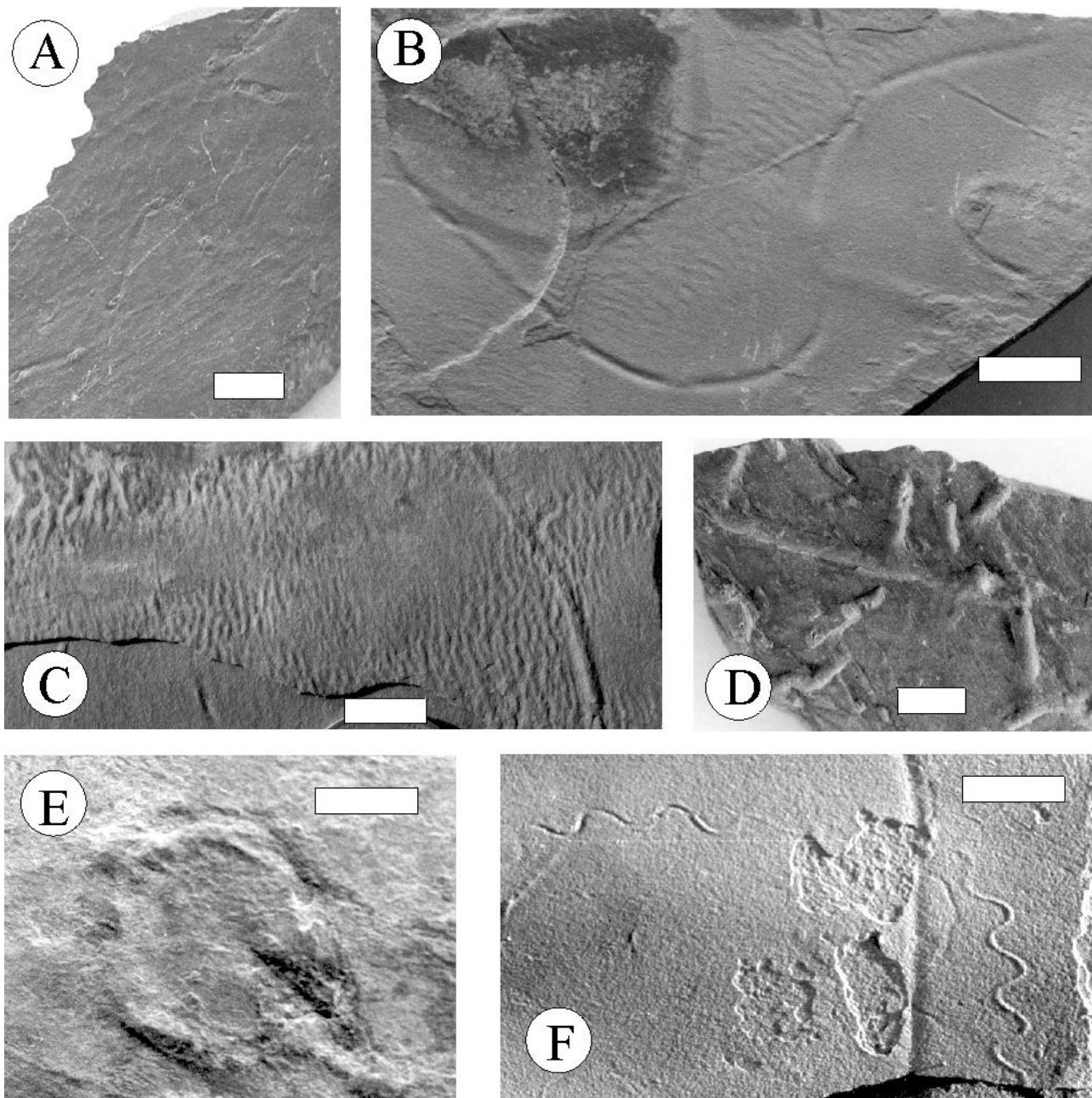


Figura 2. Icnofósiles de la Formación Puncoviscana. Barra = 1 cm. **A, *Treptichnus pollardi*.** Nótese las secciones circulares indicando la presencia de componentes verticales / Note circular pits indicating presence of vertical components. Campo Quijano. PIL 13496. **B, *Helminthopsis tenuis*.** Ejemplar mostrando una tendencia a formar meandros abiertos, asociado a wrinkle marks que sugieren la presencia de tapetes microbiales / Specimen showing a tendency to form open meanders, associated to wrinkle marks that suggest presence of microbial mats. San Antonio de Los Cobres. PIL 14875. **C, *Helminthoidichnites tenuis*.** El curso de la traza es recto, sin desarrollar tendencia a formar meandros. El espécimen está asociado a wrinkle marks que sugieren estabilización por tapetes microbiales / Trace course is straight, with no tendency to form meanders. Specimen associated to wrinkle marks, which suggest stabilization by microbial mats. San Antonio de Los Cobres. PIL 14877. **D, *Palaeophycus tubularis*.** Nótese relleno idéntico al de la roca hospedante y delgada pared revestida / Note fill identical to host rock and thin wall lining. San Antonio de los Cobres. PIL 10419. **E, *Circulichnis montanus*.** Estructuras circulares / Circular structures. San Antonio de Los Cobres. PIL 14872. **F, *Cochlichnus anguineus*.** Pistas sinusoidales de alta regularidad / Sinusoidal trails displaying remarkable regularity. San Antonio de Los Cobres. PIL 14876.

en *Helminthopsis* isp. Tareas de campo recientes posibilitaron el hallazgo de la icnoespecie *Circulichnis montanus* (figura 2.E). Por su parte, tal cual fue notado previamente por Hofmann y Patel (1989), los ejemplares asignados a *Gordia* isp. no exhiben entrecruzamiento y deben ser reubicados en *Helminthopsis* cuando presentan un curso meandriforme irregular (figura 2.B) y en *Helminthoidichnites* cuando poseen curso recto a curvo sin desarrollo de meandros (figura 2.C). La icnoespecie *Helminthoidichnites tenuis* es reconocida de este modo en esta unidad. Por su parte, las pistas que presentan tendencia a formar meandros regulares han sido habitualmente asignadas a *Helminthoida* cf. *H. miocenica* (e.g., Durand y Aceñolaza, 1990a, Lám. II, fig. 6). Sin embargo, Uchman (1995) ha demostrado que el material tipo de *Helminthoida* presenta un canal central rodeado por sendas zonas disturbadas, por lo que actualmente se lo considera un *junior synonym* de *Nereites*, mientras que las pistas meandriformes regulares preservadas en hiporelieve positivo deben incluirse en *Helminthorhaphé*. Sin embargo, otros autores han optado por conservar simultáneamente en sus listados los tres icnogéneros, *Nereites*, *Helminthoida* y *Helminthorhaphé* (Aceñolaza y Tortello, 2000). Las pistas sinusoidales referidas en estudios previos a *Cochlichnus* isp. son aquí asignadas a *Cochlichnus anguineus* (figura 2.F). Los ejemplares clasificados como *Didymaulichnus* isp. han sido reestudiados y asignados a la icnoespecie *Didymaulichnus lyelli*. La mayoría de los ejemplares tradicionalmente considerados como *Planolites* isp. presentan relleno idéntico a la roca hospedante y poseen una delgada pared, por lo que son aquí reasignados a *Palaeophycus tubularis* (figura 2.D). El ejemplar asignado a *Torrowangea* isp. (PIL 13093) no coincide con la ilustración presentada por Durand y Aceñolaza (1990a, Lám. V, fig. 1), que fue erróneamente incluida ya que corresponde en realidad a estructuras bilobadas cruzianiformes del Pérmico de la cuenca Paganzo (ver Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993). Un estudio del material tipo de *Torrowangea* depositado en el Australian Museum, en Sydney, pone de relieve que el espécimen de la Formación Puncoviscana no presenta las constricciones transversales mencionadas por Webby (1970) en la diagnosis de este icnogénero. Por el contrario, la estructura es sumamente simple y debe ser removida de *Torrowangea*; representa una pista de pastoreo, muy probablemente *Helminthopsis* o *Helminthoidichnites*. Del mismo modo, los ejemplares atribuidos a *Scolicia* isp. no presentan las características diagnósticas de este icnogénero, según lo establecido en una reciente revisión de Uchman (1995). Los ejemplares asignados a *Glockerichnus* (= *Glockerichnus*) por Durand y Aceñolaza (1990a) y Aceñolaza et al. (1999) carecen de las bifurcaciones típicas de este icnotaxón y deben ser

reubicados en otro tipo de traza en roseta, muy probablemente *Volkichnium* (Orr, 1996). Por su parte, los ejemplares considerados como *Phycodes pedum* por Durand y Aceñolaza (1990a) y Aceñolaza et al. (1999) no presentan el patrón de ramificación característico de esta icnoespecie. El ejemplar asignado a *Protichnites* isp. (Durand y Aceñolaza, 1990a, Lám. IV, Fig. 1; Aceñolaza et al., 1999, Lám. 3-L) es muy probablemente una marca de objeto de origen inorgánico, mientras que el referido *Multipodichnus holmi* (Durand y Aceñolaza, 1992) no tiene el grado suficiente de definición morfológica como para ser considerado una traza fósil. Finalmente, cabe considerar que parte de los ejemplares incluidos en *Oldhamia antiqua* han sido reasignados a *Oldhamia curvata* (Hofmann et al., 1994).

De todos modos, y si bien la revisión producirá un número de reasignaciones taxonómicas, desde el punto de vista etológico puede afirmarse que la ichnofauna incluye pistas de pastoreo de organismos vermiformes (Pascichnia), huellas de locomoción, principalmente producidas por artrópodos (Repichnia) y estructuras de alimentación de organismos vermiformes (Fodinichnia). Las estructuras de habitación (Domichnia) están representadas únicamente por *Palaeophycus*. La mención de ejemplares comparables con *Protopaleodictyon* y *Squamodictyon* indicaría la presencia de un cuarto grupo, estructuras de trampa/cultivo o grafoglíptidos (Seilacher, 1977). Sin embargo, un nuevo estudio del material sugiere la ausencia hasta el momento de este tipo de estructuras (ver Mángano et al., 2000a; Buatois et al., 2000; Buatois y Mángano, 2002). En la descripción de los ejemplares comparados con *Squamodictyon* se consigna que los mismos se preservan como epirelieves positivos en el tope de las capas (Durand et al., 1994). Los grafoglíptidos representan sistemas de galerías complejas de gran regularidad, excavadas en el fango hemipelágico. Estas intrincadas estructuras combinan actividades de alimentación y habitación y son probablemente producidas para cultivar bacterias o funcionan como trampas de captura de meiofauna o microorganismos (Seilacher, 1977). Estas estructuras son mantenidas abiertas dentro del fango y son parcialmente erodadas y rellenadas en forma pasiva a partir de deposición por una corriente de turbidez. De este modo, se preservan invariablemente como hiporelieves positivos en la base de capas turbidíticas. El estilo preservacional (epirelieve positivo), sumado a la gran irregularidad de los sistemas, indica que las estructuras asignadas a *Squamodictyon* no son grafoglíptidos, sino que correspondería a estructuras del tipo *wrinkle marks*. Por su parte, el ejemplar comparado con *Protopaleodictyon* posee redes sumamente irregulares y se preserva como epirelieve negativo en el tope de la capa (figuras 3.A-B). Al igual que en el ca-

so anterior, la morfología de la estructura y el tipo de preservación indican que muy posiblemente no se trata de una traza fósil. En consecuencia, no se han identificado aún representantes de la categoría etológica de estructuras de trampa/cultivo (*Agrichnia*) en la Formación Puncoviscana.

Entre las pistas de pastoreo, *Helminthopsis* y *Nereites* son las formas más abundantes. Las estructuras de locomoción están representadas por una considerable variedad de huellas de artrópodos. Por su parte, *Oldhamia*, *Treptichnus* y las trazas en roseta constituyen ejemplos de estructuras de alimentación producidas por organismos vermiformes. En general, las trazas de la Formación Puncoviscana comprenden estructuras predominantemente horizontales, paralelas al plano de estratificación, que ocupan un escalón muy somero dentro de un perfil de partición vertical del hábitat endobentónico. Intentos de explotación del ecoespacio infaunal quedan restringidos a raros ejemplos de estructuras tridimensionales como *Treptichnus*, que evidencian una estrategia de *underground mining* muy incipiente, a *Oldhamia*, interpretada como un minador subtapete (*undermat mining*) y a *Palaeophycus*.

Asociaciones de trazas fósiles e icnofacies en la Formación Puncoviscana

Tradicionalmente se han reconocido dos asociaciones, *Oldhamia* y *Nereites*, en la Formación Puncoviscana (Aceñolaza *et al.*, 1976; Aceñolaza y Durand, 1990a). Una tercera asociación carente de icnofósiles, pero portadora de posibles cuerpos fósiles ha sido definida para los afloramientos más orientales (Aceñolaza y Durand, 1987). Posteriormente, Durand (1993) elevó las asociaciones de trazas fósiles al rango de icnofacies. Según este autor, la primera corresponde a los afloramientos de San Antonio de los Cobres, Muñano y Sierra de La Ovejería, mientras que la segunda se ha identificado en Cachi y Campo Quijano. A esta primera asociación se le debe adicionar el afloramiento de Abra Blanca recientemente dado a conocer por Aceñolaza y Alonso (2001), mientras que en la segunda asociación quedan comprendidos distintos afloramientos en la Quebrada del Toro, incluyendo la localidad icnofosilífera de El Alisal, recientemente mencionada por Aceñolaza y Tortello (2000). En rigor, el término icnofacies no debería ser empleado aquí, ya que en el sentido Seilacheriano una icnofacies consiste en el registro de una asociación de trazas fósiles que aparece recurrentemente a lo largo del tiempo geológico y que corresponde habitualmente a determinados parámetros ambientales (Frey y Pemberton, 1984), requisitos no cumplidos en el presente caso. Corresponde referirse, entonces, a

asociaciones, las cuales se definen a escala más local sin requerimientos a nivel recurrencia. Ante la ausencia de una columna estratigráfica integrada, el significado de ambas asociaciones ha sido históricamente poco claro. Aceñolaza y Durand (1986) sugirieron que las mismas podían reflejar controles batimétricos, considerándose a la asociación de *Oldhamia* como más proximal que la de *Nereites* (Durand, 1994a). En otros estudios, Aceñolaza y Durand (1987) admitieron la posibilidad de que ambas asociaciones reflejaran edades distintas, perspectiva mantenida en una reciente comunicación (Aceñolaza y Aceñolaza, 2002). Esta postura se basó en que la mayor proporción de trazas de trilobites u otros artrópodos en la asociación de *Oldhamia* indicaría una edad más joven de ésta con respecto a la asociación de *Nereites* (Aceñolaza y Durand, 1987). Sin embargo, esta mayor proporción se basa fundamentalmente en considerar a *Oldhamia* (elemento más abundante en la asociación) como producida por trilobites, interpretación que no es aceptada a partir de estudios morfológicos de este icnogénero y del análisis de las posibilidades mecánicas de trilobites (ver Seilacher, 1985). En la siguiente sección se retomará esta discusión enfatizando una mayor variabilidad paleoambiental para la Formación Puncoviscana que la habitualmente reconocida y sugiriendo que la asociación de *Oldhamia* se presenta en depósitos marinos profundos, mientras que la de *Nereites* lo hace en ambientes más someros. La ausencia de icnofósiles en los afloramientos más orientales podría reflejar una mayor antigüedad de estos depósitos.

En el sentido Seilacheriano, la icnofauna de la Formación Puncoviscana ha sido tradicionalmente interpretada como un ejemplo de la icnofacies de *Nereites* (Aceñolaza, 1978; Durand y Aceñolaza, 1990a). La icnofacies de *Nereites* está integrada por trazas complejas de pastoreo (*Pascichnia*), trampas y estructuras de cultivo (*grafogliptidos* o *Agrichnia*), reflejando un comportamiento eficiente, altamente organizado (Seilacher, 1967; Frey y Pemberton, 1984, 1985; Pemberton *et al.*, 1992a,b). La reinterpretación del material originalmente comparado con *Squamodictyon* y *Protopaleodictyon* indica que la categoría etológica *Agrichnia*, característica de la icnofacies de *Nereites*, no se encuentra representada en la icnofauna de la Formación Puncoviscana. Las estructuras de pastoreo son en general poco especializadas, si bien *Nereites* desarrolla meandros guiados. Cabe consignar que el icnogénero *Nereites* es también un integrante habitual de la icnofauna de *Cruziana* en el Paleozoico (e.g., Mángano *et al.*, 2000b). En la Formación Puncoviscana, dominan las denominadas *facies-crossing forms* (e.g., *Cochlichnus*, *Helminthopsis*), junto con elementos de la icnofacies de *Cruziana* (e.g., huellas de artrópodos).

Implicancias en colonización de fondos oceánicos, modelos depositacionales y paleogeografía de la cuenca

La icnofacies de *Nereites* fue utilizada en estudios paleoambientales y regionales subsecuentes como una evidencia de que la Formación Puncoviscana se habría acumulado en ambientes marinos profundos (Durand y Aceñolaza, 1990a; Lencina y Castelluccio, 1994; Durand, 1994a,b, 1996b). Por ejemplo, la presencia de supuestos ejemplares de *Squamodictyon* es tomada como evidencia del origen marino profundo de afloramientos en la región de las Cumbres Calchaquies por Lencina y Castelluccio (1994). Con excepción de los intervalos con calizas, las restantes litofacies han sido tradicionalmente interpretadas en términos de modelos de abanicos submarinos dominados por procesos turbidíticos (e.g., Durand, 1988, 1990, 1992b, 1993; Ješek, 1990; Durand y Lencina, 1996). De este modo, en las reconstrucciones paleogeográficas habituales (e.g., Aceñolaza *et al.*, 1999, fig. 14), la totalidad de la cuenca se ubica en el ámbito de facies profundas. El estudio sedimentológico más detallado realizado hasta el momento es el de Ješek (1990) quien, sobre la base del análisis de numerosas secciones estratigráficas, postula un modelo de sedimentación en un abanico submarino formado entre 200 y 2000 m de profundidad, con desarrollo de canales y lóbulos turbidíticos, alternando depositación a partir de corrientes de turbidez con sedimentación hemipelágica, bajo condiciones extra-glaciales.

Sin embargo, el criterio de tomar la presencia de elementos de la icnofacies de *Nereites* como indicadora de sedimentación marino profunda es, en el presente caso,

cuestionable. El problema reside en que en las sucesiones clásicas del límite Precámbrico-Cámbrico aflorantes en distintas regiones del globo (e.g., Terranova, Plataforma Siberiana) las estructuras arquetípicas de la icnofacies de *Nereites* se presentan en facies marinas someras (e.g., Crimes y Anderson, 1985; Crimes y Fedonkin, 1994). Por ejemplo, en la sucesión de Terranova, Crimes y Anderson (1985) documentaron la presencia de pistas de pastoreo especializadas (*Helminthorhaphé*) y supuestas estructuras de trampa / cultivo (*Squamodictyon*, *Paleodictyon*) en depósitos marinos someros de edad cámbrica temprana. Una situación similar se presenta en la Plataforma Siberiana, donde se han registrado pistas meandriformes, tales como *Yelovichnus* y *Palaeopascichnus*, sistemas espiralados asignados al icnogénero *Planispiralichnus* y sistemas de redes atribuidos al icnogénero *Olenichnus* (Fedonkin, 1981, 1985, 1994; Crimes y Fedonkin, 1994). Al respecto debe señalarse que recientes estudios han enfatizado que gran parte de estas formas vendianas (e.g., *Palaeopascichnus*, *Yelovichnus*) probablemente correspondan a cuerpos fósiles (Jensen, 1996; Haines, 2000; Gehling *et al.*, 2000, 2002). El icnogénero *Paleodictyon* también ha sido reconocido en facies marinas someras del Cámbrico Inferior en Polonia (Paczesna, 1985). Por su parte, Jensen y Mens (1999) documentaron la presencia del icnogénero *Dendrorhaphé*, típico integrante de icnofaunas marinas profundas, en depósitos marinos someros del Cámbrico Inferior de Latvia. Pistas de pastoreo especializadas han sido también registradas en depósitos marinos someros del Cámbrico Inferior de Mongolia (Goldring y Jensen, 1996). En consecuencia, la información disponible sugiere que los complejos patrones morfológicos que tipifican la icnofacies de

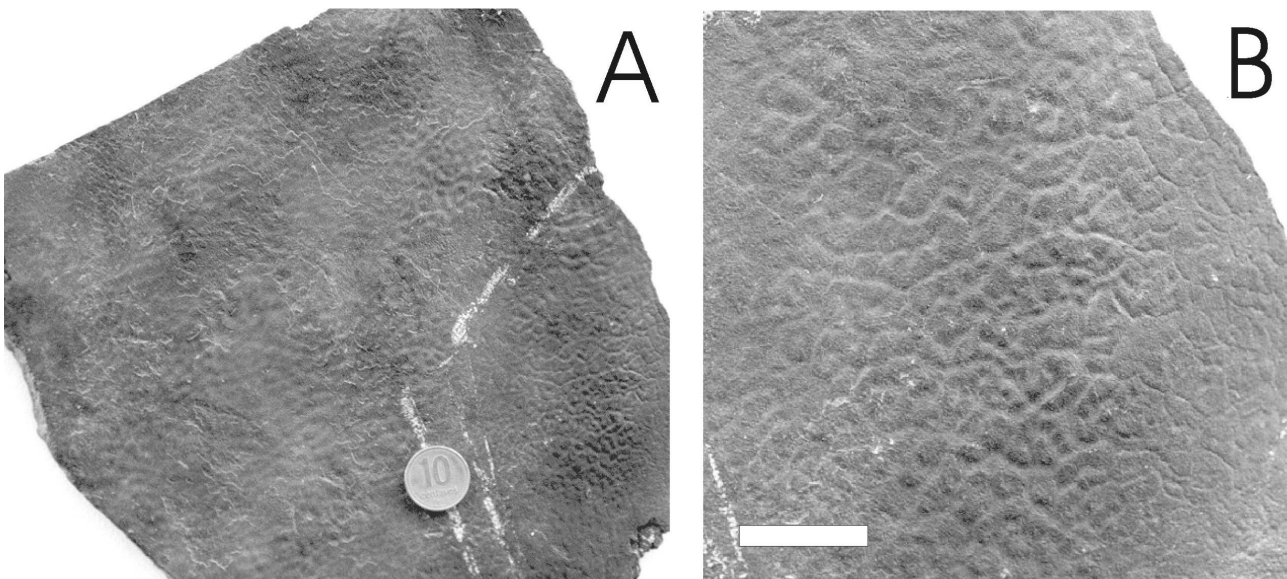


Figura 3. Ejemplares originalmente comparados con *Protopaleodictyon* y aquí reasignados a estructuras similares a wrinkle marks. / Specimens originally compared with *Protopaleodictyon* and reassigned here to structures similar to wrinkle marks. Quebrada del Toro. PIL 13495. **A.** Vista general del tope de la capa / General view of the bed top. Moneda = 1.8 cm. **B.** Detalle mostrando la preservación en surcos y la irregularidad de los sistemas / Close-up showing preservation as furrows and irregularity of the structure. Barra = 1 cm / Bar = 1 cm

Nereites se originaron en aguas someras durante el Precámbrico Tardío y el Cámbrico Temprano, para luego migrar hacia las profundidades oceánicas donde experimentaron una importante diversificación (Crimes y Anderson, 1985; Crimes y Fedonkin, 1994, 1996; Jensen y Mens, 1999).

Para explicar esta aparente anomalía al modelo icnofacial Seilacheriano, se ha postulado que tal situación representa un ejemplo de las tendencias *onshore-offshore*, con innovaciones evolutivas generándose en sectores marinos someros para luego extenderse o desplazarse hacia zonas más profundas (Sepkoski y Sheehan, 1983; Sepkoski y Miller, 1985; Jablonski y Bottjer, 1988; Sepkoski, 1991). Con respecto a las razones particulares de tal innovación en ambientes marinos someros, Crimes (1992) sugirió que la formación de pistas meandriformes especializadas respondería a la necesidad de explotar sedimentos finos acumulados en sectores costeros de extensión areal muy limitada. A su vez, Seilacher y Pflüger (1994) postularon que estas estructuras eran generadas por organismos que pastaban en zonas del sedimento subyacentes a tapetes microbiales. Si bien ambas hipótesis pueden explicar la generación de pistas de pastoreo especializadas, la presencia de grafoglíptidos es más enigmática. Sin embargo, si se toma en cuenta que tales estructuras representan estrategias de alimentación desarrolladas en ambientes con escasa materia orgánica (Miller, 1991; Buatois y López Angriman, 1992), es esperable la presencia de las mismas en estos ecosistemas primitivos, donde existían aún escasos nutrientes incluso en sectores costeros adyacentes a áreas continentales sin desarrollo de vegetación. La migración de estas estructuras hacia ambientes marinos profundos habría tenido lugar a principios del Ordovícico y se la ha vinculado al surgimiento de altas presiones dispersivas en los nichos marinos someros (Crimes, 1974). Una explicación distinta es postulada por Brasier y Lindsay (2001), quienes enfatizan aspectos tafonómicos sugiriendo que la presencia anómala de grafoglíptidos en facies marinas someras se debe a tasas particularmente altas de sedimentación durante el Cámbrico Temprano. Sin embargo, esta hipótesis no explica la ausencia de tales estructuras ni en ambientes marinos profundos del Vendiano-Cámbrico Temprano, ni en ambientes marinos someros más jóvenes que también puedan haber experimentado tasas altas de sedimentación.

De todos modos, recientes estudios admiten que una colonización temprana de los ambientes profundos se habría iniciado en el Vendiano con el desarrollo de estructuras relativamente simples en ambientes de talud (ver Crimes, 2001, para una revisión). Para el Cámbrico, se presentan asociaciones de baja diversidad tanto en ambientes de talud como de pie

de talud (Crimes, 2001). Orr (2001) notó que las icnofaunas marinas profundas del Cámbrico exhiben una estructura ecológica distinta a sus contrapartes más jóvenes, ya que poseen menor diversidad, las categorías pascichnia y agrichnia no son las dominantes y presentan numerosas formas características de ambientes marinos someros. Estratos vendianos de las Montañas Mackenzie, noroeste de Canadá, contienen una asociación dominada por pistas de pastoreo (e.g., *Helminthorhaphe*, *Helminthopsis*, *Helminthoidichnites*) junto a cuerpos fósiles (Hofmann, 1981; Narbonne y Aitken, 1990; Narbonne, 1994). Estos depósitos se habrían acumulado en un ambiente de talud, lo cual demuestra que los fondos oceánicos estuvieron habitados tanto por representantes de la denominada fauna de Ediacara como por organismos productores de trazas fósiles (MacNaughton *et al.*, 2000). Elementos de la fauna de Ediacara en depósitos profundos han sido también documentados en el Neoproterozoico de Terranova (Narbonne, 1998). Por su parte, Gibson (1989) analizó una icnofauna de edad vendiana en el Cinturón de Esquistos de North Carolina. La asociación es de baja diversidad y está dominada por formas muy simples, tales como *Planolites* y *Helminthopsis*. Seilacher y Pflüger (1992) asumieron un origen marino profundo para estos depósitos, señalando que esta asociación indicaría una temprana colonización de los fondos marinos. A su vez, Vidal *et al.* (1994) registraron la presencia del icnogénero *Gordia* en estratos marinos profundos de edad vendiana del centro de España. Estudios sedimentológicos han caracterizado a estos depósitos como turbiditas clásicas y finamente estratificadas (Nozal *et al.*, 1988; San José *et al.*, 1990), lo cual sugiere que este caso representaría una colonización temprana del fondo marino con desarrollo de patrones poco diversos y de morfología simple. En general, las icnofaunas descriptas en ambientes marinos profundos neoproterozoicos a cámbricos exhiben baja diversidad y se caracterizan por formas simples que no registran estrategias de alimentación sofisticadas. De este modo, las evidencias sugieren una incipiente colonización del fondo marino durante el Vendiano-Cámbrico Temprano, sin el establecimiento de las formas típicas de la icnofacies de *Nereites*, que para esos tiempos se desarrollaban en ambientes marinos someros.

De este modo, la presencia de una variada icnofauna en facies atribuidas a ambientes marinos profundos en la Formación Puncoviscana parecería representar una situación algo anómala dentro de un contexto paleoecológico evolutivo. Sin embargo, tal aparente anomalía surge de haber considerado que la totalidad de esta unidad se formó en ambientes profundos. Los resultados preliminares de nuestros estudios sedimentológicos sugieren que, por el contra-

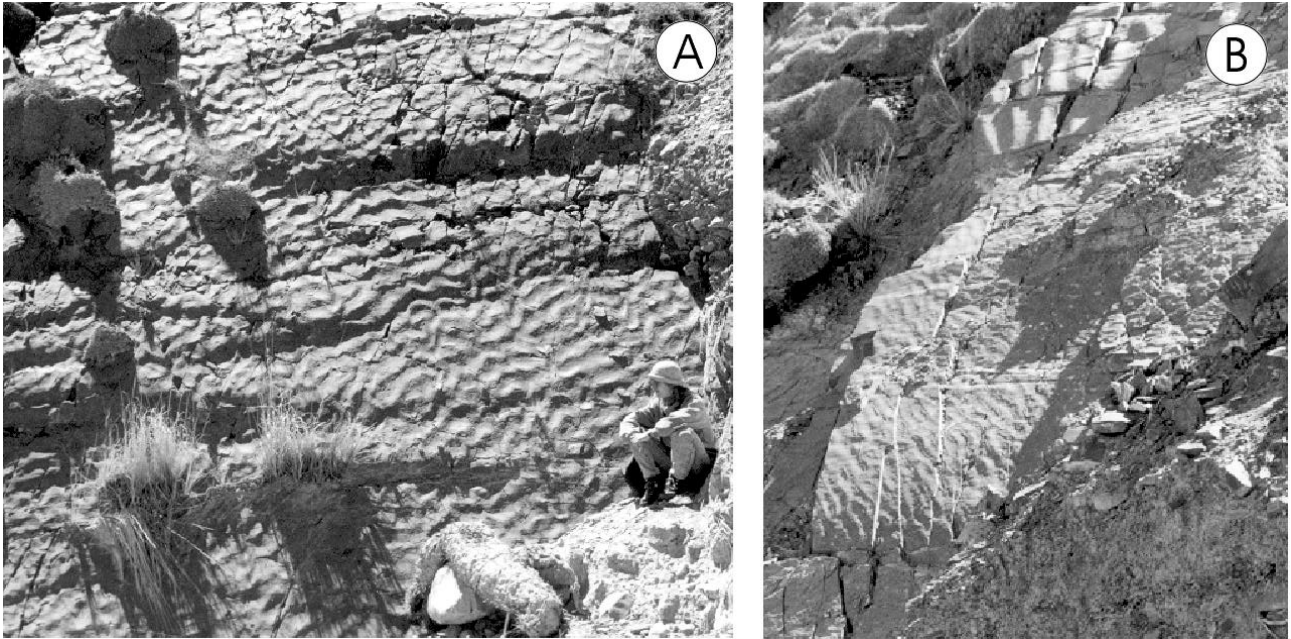


Figura 4. Estructuras sedimentarias físicas en planos de estratificación / *Physical sedimentary structures seen on bedding planes*. Aguas arriba de la Garganta del Diablo, Sierras de Tilcara. **A.** Óndulas de crestas sinuosas, con tendencia a mostrar patrones de interferencia / *Sinuuous-crested ripples with a tendency to develop interference ripples*. **B.** Trenes de óndulas sucesivos mostrando abruptas variaciones en orientación y longitud de onda / *Successive ripple trains showing sharp variations in orientation and wavelength*.

rio, parte de la Formación Puncoviscana se acumuló en ambientes marinos someros. La presencia de planos de estratificación con óndulas de interferencia (figura 4.A), trenes de óndulas de orientación muy variable (figura 4.B), junto a las características de la laminación interna (e.g., estructuras tipo *offshooting*) y la morfología simétrica de los topos ondulados, sugiere influencia de oleaje principalmente para los afloramientos orientales carentes de icnofósiles y para aquellos portadores de la asociación de *Nereites* que probablemente se presente en ambientes de plataforma. Por su parte, las facies portadoras de la asociación de *Oldhamia* comprenden potentes paquetes de areniscas y pelitas con secuencias de Bouma, gradación normal y abundantes calcos de flujo. Las óndulas son asimétricas y no se han detectado evidencias de flujos oscilatorios. Esta asociación, representada en los afloramientos occidentales, se habría desarrollado en ambientes de lóbulos turbidíticos. Asociaciones de *Oldhamia* en depósitos marinos profundos del Cámbrico Temprano han sido reconocidas en el registro en otras regiones (e.g., Lindholm y Casey, 1990; Hofmann *et al.*, 1994).

De la integración de la información icnológica y sedimentológica en un marco paleogeográfico, surge que los depósitos marinos profundos se extienden formando una franja, de orientación aproximadamente N-S a NE-SO, hacia el sector occidental de la cuenca, mientras que los depósitos someros se ubican al este de dicha zona. Esta tendencia es consistente con la distribución de los afloramientos de calizas, que se disponen hacia el sector oriental de la cuenca,

y con las paleocorrientes medidas en calcos de flujo por Jeřek (1990), que indican una dirección de transporte hacia el oeste-noroeste. La mayor dispersión encontrada por este autor en las paleocorrientes medidas en óndulas de algunos de los afloramientos orientales es coherente con la mayor variabilidad en direcciones de corriente en ambientes marinos someros. En general, la icnodiversidad disminuye hacia los sectores profundos, lo cual refleja la incipiente colonización de fondos marinos en oposición al establecimiento de un bentos diverso en áreas de plataforma. Asimismo, *Oldhamia* tiende a formar suites mono-específicas, mientras que los elementos de la asociación de *Nereites* generalmente se disponen en suites que comprenden varios icnotaxones.

Paleoecosistemas de la transición precámbrica-cámbrica

La transición precámbrica-cámbrica y la subsecuente explosión cámbrica representan momentos claves en nuestro entendimiento de la historia de la vida (ver McMenamin y Schulte-McMenamin, 1990; Erwin, 1994, 1999; Valentine, 1994, 1995; Erwin *et al.*, 1997; Conway-Morris, 1998; McMenamin, 1998; Seilacher, 1999). Existen importantes cambios icnofaunísticos en relación a tal transición, reflejando patrones evolutivos en las comunidades bentónicas marinas. En tal sentido, Crimes (1994) ha distinguido una fase denominada experimento evolutivo fallido, caracterizada por icnogéneros restringidos al Pre-

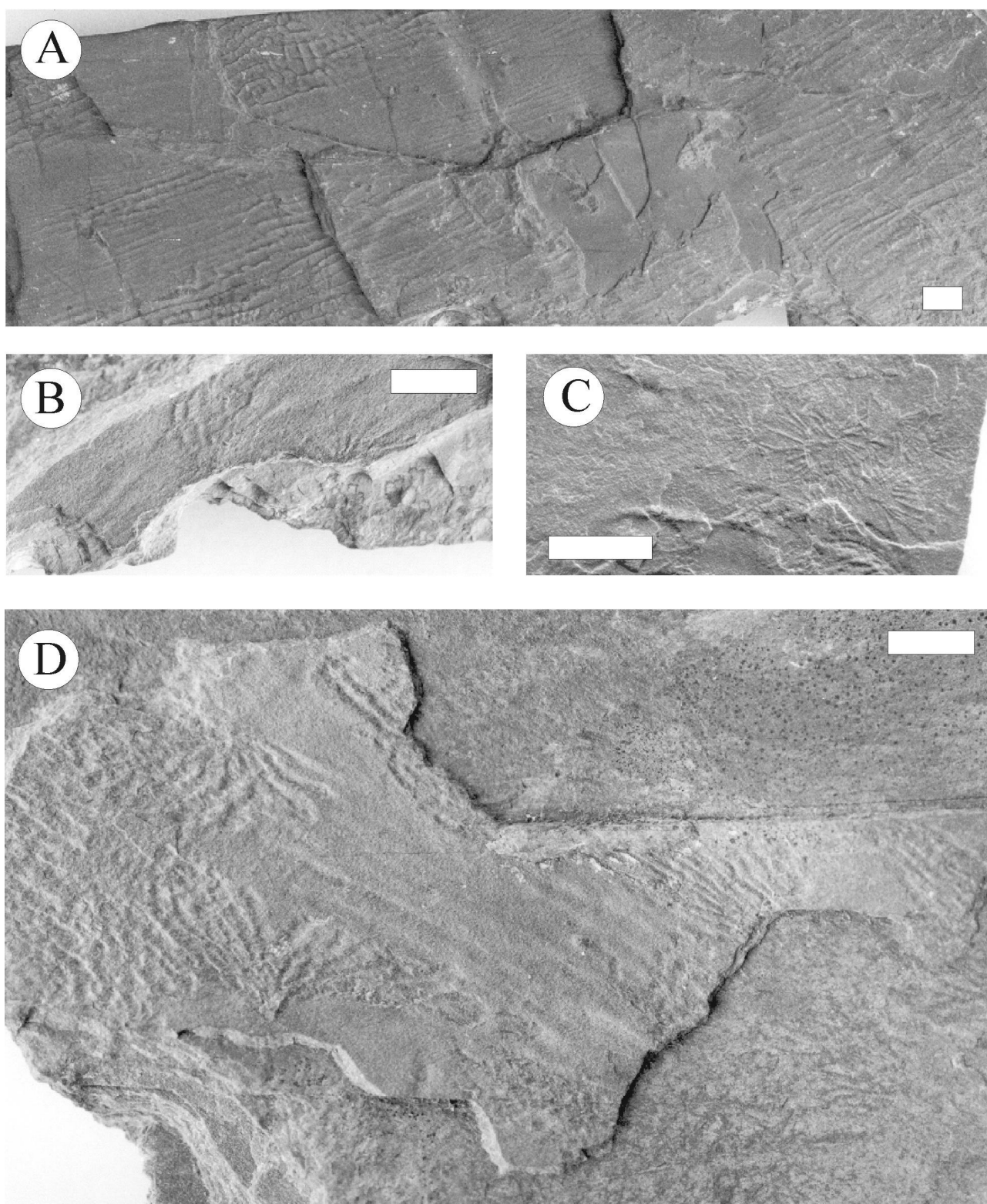


Figura 5. Estructuras relacionadas con tapetes microbiales asociadas a *Oldhamia* / Structures suggestive of microbial mats associated with *Oldhamia*. Barra = 1 cm / Bar = 1 cm. **A**, Tope mostrando óndulas palimpsésticas / Top with palimpsest ripples. **B**, Base de la muestra ilustrada en **A**, mostrando un espécimen de *Oldhamia* pobremente preservado por debajo de la lámina portadora de óndulas palimpsésticas / Base of slab illustrated in **A**, showing a poorly preserved specimen of *Oldhamia* below the lamina with palimpsest ripples. **C**, *Oldhamia radiata* preservada en niveles con wrinkle marks / *Oldhamia radiata* preserved in strata with wrinkle marks. San Antonio de Los Cobres. PIL 14873. **D**, *Oldhamia flabellata* asociada a minióndulas y wrinkle marks / *Oldhamia flabellata* associated to miniripples and wrinkle marks. San Antonio de Los Cobres. PIL 10395.

cámbrico Tardío (e.g., *Harlaniella*, *Yelovichnus*, *Palaeopascichnus*, *Nenoxites*) y al Cámbrico Temprano pre-trilobítico (e.g., *Astropolichnus*). Sin embargo, la gran mayoría de estas estructuras no son consideradas en la actualidad trazas fósiles (Jensen, 1996; Haines, 2000; Gehling *et al.*, 2000, 2002). Este experimento fallido se registraría también para cuerpos fósiles, representados por la biota ediacariana. Según Crimes (1994), esta fase habría sido sucedida por una de éxito evolutivo, caracterizada por la aparición de numerosos icnogéneros que persistirán durante todo el Fanerozoico (e.g., *Chondrites*, *Teichichnus*, *Rhizocorallium*). Esta radiación evolutiva se manifiesta también en el registro de cuerpos fósiles con la aparición de la gran mayoría de los phyla modernos.

El lapso involucrado en esta transición y la naturaleza de la radiación cámbrica continúa siendo debatido. Mientras algunos autores favorecen una extinción en masa seguida de una explosión evolutiva (e.g., Seilacher, 1956, 1984; Bergström, 1990), otros se inclinan por cambios faunísticos más graduales (e.g., Runnegar, 1982a; Crimes, 1992, 1994; Crimes y Fedonkin, 1996; Fortey *et al.*, 1997; Fortey, 2001). De hecho, representantes de la fauna de Ediacara sobrevivieron a la extinción de fines del Neoproterozoico ya que se encuentran presentes en estratos del Cámbrico (e.g., Jensen *et al.*, 1998; Hagadorn *et al.*, 2000a). De todos modos, existe cierto consenso acerca de la aceleración en el incremento de la diversidad de trazas fósiles que se registra en el Cámbrico Temprano. Para Bergström (1990), tal aceleración estaría vinculada al surgimiento de phyla celomados. Las faunas vendianas habrían estado conformadas por organismos acelomados, pseudocelomados y procelomados, los cuales o bien no habrían estado capacitados para excavar, produciendo sólo trazas superficiales, o bien (tal el caso de algunos pseudocelomados) habrían construido excavaciones muy simples (Runnegar, 1982b). Por su parte, McMenamin y Schulte-McMenamin (1990) y McMenamin (1998) enfatizaron que el profundo cambio en la transición precámbrica-cámbrica estaría asociado al surgimiento de una fauna de predadores. Estos autores sostienen la hipótesis del “Jardín de Ediacara”, que sugiere que las típicas faunas vendianas se desarrollaron en ecosistemas desprovistos de predadores. El surgimiento de predadores a inicios del Cámbrico habría provocado la extinción de estas formas, en lo que se denomina la “Expulsión del Jardín de Ediacara”.

Una hipótesis muy novedosa fue desarrollada por Seilacher y Pflüger (1994) y Seilacher (1999), quienes interpretaron los cambios faunísticos de la transición precámbrica-cámbrica dentro del marco de lo que denominaron “revolución agronómica”. Según estos autores, el límite precámbrico-cámbrico marca la transición de sustratos dominados por tapetes micro-

biales (*matgrounds*) a sustratos bioturbados (*mix-grounds*). Las biotas precámbricas exhiben estilos de vida vinculados al desarrollo de tapetes microbiales que estabilizan el sedimento, volviéndolo resistente a la erosión. Según este esquema, estos estilos incluyen cuatro categorías básicas: encrustadores de tapetes (*mat encrusters*) que se disponen fijados a los tapetes microbiales, raspadores de tapetes (*mat scratchers*) que pastan en el tope de los mismos, adherentes de tapetes (*mat stickers*) que crecen en los tapetes microbiales y minadores subtapetes (*undermat miners*) que elaboran túneles de alimentación por debajo de los tapetes. Por el contrario, los sustratos fanerozoicos se encuentran afectados por bioturbación que mezcla las partículas sedimentarias e impide el desarrollo de tapetes de gran extensión. Estos cambios se habrían iniciado con anterioridad a la explosión de formas esqueletales en el Cámbrico, pero esta última habría amplificado notablemente el impacto de la revolución agronómica. Las comunidades de inicios del Fanerozoico presentan una estructura trófica mucho más compleja que reemplazó a las comunidades asociadas a los tapetes microbiales característicos del Vendiano (Burzin *et al.*, 2001).

Las implicancias paleoecológicas y evolutivas de la icnofauna de la Formación Puncoviscana pueden ser analizadas a la luz de estos recientes desarrollos desde una perspectiva marcadamente anactualística. A su vez, un cabal entendimiento del significado paleoambiental de esta icnofauna sólo puede lograrse si se la estudia desde la perspectiva de la paleoecología evolutiva. Buatois *et al.* (2000) relacionaron esta icnofauna con la revolución agronómica y señalaron su vinculación con estilos de vida ligados a tapetes microbiales, perspectiva que fue rápidamente adoptada en estudios posteriores (Aceñolaza y Aceñolaza, 2001, 2002). La presencia de superficies corrugadas con *wrinkle marks*, minióndulas y óndulas palimpsésicas indica estabilización del sustrato por aglutinamiento microbial (cf. Gerdes *et al.*, 1994, 2000; Noffke *et al.*, 1996; Hagadorn y Bottjer, 1997, 1999; Pflüger, 1999; Seilacher, 1999; Schieber, 1999; Chakrabarti, 2001). Dentro de este esquema, estructuras previamente clasificadas como grafoglíptidos del tipo *Protopaleodictyon* o *Squamodictyon*, son aquí reasignadas a *wrinkle marks*. Notablemente, se ha detectado la presencia del icnogénero *Oldhamia* asociado a superficies portadoras de *wrinkle marks*, minióndulas y óndulas palimpsésicas (Fig. 5A-D), lo cual proporciona una clara evidencia de una estrategia de minación subtapete para el productor de tal icnogénero en la Formación Puncoviscana. *Oldhamia* ha sido postulada como una estructura vinculada a la explotación de tapetes microbiales durante la transición precámbrica-cámbrica (Seilacher, 1997, 1999; Omarini *et al.*, 1999; Buatois y Mángano, 2002). Las pistas de pasto-

reo del tipo *Helminthoidichnites* o *Helminthopsis* también están vinculadas a minación de tapetes microbiales (cf. Hagadorn *et al.*, 2000b). Los ambientes profundos habrían funcionado como un refugio para este tipo de estrategias tras el incremento en bioturbación producido en ambientes someros tras la revolución agronómica. La persistencia de estas estrategias típicamente vendianas en el Fanerozoico sugiere un cierre gradual de ventanas tafonómicas y es coherente con la presencia de representantes de la fauna de Ediacara en estratos cámbricos (cf. Gehling *et al.*, 1998). Por su parte, la existencia de trazas con desarrollo de meandros guiados (*Nereites saltensis*) en ambientes someros cámbricos es consistente con el modelo *onshore-offshore*, que postula surgimiento de innovaciones evolutivas en ambientes proximales y su posterior migración hacia ambientes profundos.

Agradecimientos

Fondos para la realización de este estudio han sido proporcionados por la Fundación Antorchas y los Consejos de Investigaciones de las Universidades Nacionales de Tucumán (CIUNT) y Salta (CIUNSA). Rodolfo Aredes se encargó de la preparación de los ejemplares y de controlar el listado bibliográfico. La figura 1 fue realizada por Eric Gomez Hasselrot. Agradecemos especialmente a Susana Malanca, quien facilitó la muestra ilustrada en la figura 5A-B y a Cristina Moya, quien nos guió en los afloramientos de la Formación Guachos.

Bibliografía

- Aceñolaza, F.G. 1978. El Paleozoico inferior de Argentina según sus trazas fósiles. *Ameghiniana* 15: 15-64.
- Aceñolaza, F.G. y Aceñolaza, G.F. 2002. The Puncoviscana Formation (Northwest Argentina), an approach to the evolution of the basin in the Gonwanan border during the Neoproterozoic/Early Cambrian. *2nd International Colloquium Vendian-Cambrian of W-Gondwana* (Montevideo), *Extended Abstracts*: 7-9.
- Aceñolaza, F.G. y Alonso, R. 2001. Abra Blanca, nueva localidad con icnofósiles de la transición neoproterozoico-cámbrico inferior en el noroeste argentino. *Cuarta Reunión Argentina de Icnología y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur* (San Miguel de Tucumán), *Resúmenes*, p. 17.
- 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.
- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R. 1973. Trazas fósiles del basamento cristalino del noroeste argentino. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba* 2: 45-55.
- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R. 1982. El icnogénero *Oldhamia* (traza fósil) en Argentina. Caracteres morfológicos e importancia estratigráfica en formaciones del Cámbrico inferior de Argentina. *5º Congreso Latinoamericano de Geología* (Buenos Aires), *Actas* 1: 705-720.
- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R. 1984. The trace fossil *Oldhamia*: Its interpretation and occurrence in the Lower Cambrian of Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* H.12: 728-740.
- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R. 1986. Uper Precambrian-Lower Cambrian biota from the northwest of Argentina. *Geological Magazine* 123: 367-375.
- Aceñolaza, F.G. y Durand, F.R. 1987. Paleontología del límite Precámbrico-Cámbrico de Argentina. *10º Congreso Geológico Argentino* (San Miguel de Tucumán), *Actas* 1: 315-320.
- Aceñolaza, F.G. y Toselli, A.J. 1981. *Geología del Noroeste Argentino*. Publicación Especial Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán 1287: 1-212.
- Aceñolaza, F.G., Aceñolaza, G.F. y Esteban, S. 1999. Bioestratigrafía de la Formación Puncoviscana y unidades equivalentes en el NOA. En: G. González Bonorino, R. Omarini y J. Viramonte (eds.), *Relatorio 14º Congreso Geológico Argentino. Geología del Noroeste Argentino* 1: 91-114.
- Aceñolaza, F.G., Durand, F.R. y Diaz-Taddei, R. 1976. Geología y contenido paleontológico del basamento metamórfico de la región de Cachi, Provincia de Salta. *6º Congreso Geológico Argentino* (Bahía Blanca), *Actas* 1: 319-332.
- Aceñolaza, F.G., Miller, H. y Toselli, A.J. 1988. The Puncoviscana Formation (Late Precambrian - Early Cambrian). Sedimentology, tectonometamorphic history and age of the oldest rocks of NW Argentina. En: H. Bahlburg, Ch. Breitreuz y P. Giese (eds.), *The Southern Central Andes. Lecture Notes in Earth Sciences* 17: 25-37.
- Aceñolaza, G.F. y Aceñolaza, F.G. 2001. Ichnofossils and microbial activity in the Precambrian /Cambrian transition of northwestern Argentina. *Palaeoworld* 13: 241-244.
- Aceñolaza, G.F. y Tortello, M.F. 2000. El Alisal: a new locality with trace fossils of the Puncoviscana Formation (Late Precambrian-Early Cambrian) in Salta Province. En: G.F. Aceñolaza y S. Peralta (eds.), *Cambrian from the southern edge. Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea* 6: 67-69.
- Bergström, J. 1990. Precambrian trace fossils and the rise of bilaterian animals. *Ichnos* 1: 3-13.
- Brasier, M.D. y Lindsay, J.F. 2001. Did supercontinental amalgamation trigger the "Cambrian Explosion". En: A.Y. Zhuravlev y R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York: 69-89.
- Buatois, L. A y Lopez Angriman, A.O. 1992. The ichnology of a submarine braided channel complex: The Whisky Bay Formation, Cretaceous, James Ross Island, Antarctica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 94: 119-140.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2002. Ichnology of the Puncoviscana Formation in northwest Argentina: An actualistic ecosystems and the Precambrian-Cambrian transition. *First International Palaeontological Congress* (Sydney), *Abstracts*, p. 25-26.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Aceñolaza, F.G. y Esteban, S.B. 2000. The Puncoviscana ichnofauna of northwest Argentina: A glimpse into the ecology of the Precambrian-Cambrian transition. En: G.F. Aceñolaza y S. Peralta (eds.), *Cambrian from the southern edge. Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea* 6: 82-84.
- Burzin, M.B., Debrenne, F. y Zhuravlev, A.Y. 2001. Evolution of shallow-water level-bottom communities. En: A.Y. Zhuravlev y R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York: 217-237.
- Chakrabarti, A. 2001. Are meandering structures found in Proterozoic rocks of different ages of the Vindhyan Supergroup of Central India biogenic?: a scrutiny. *Ichnos* 8: 131-139.
- Coira, B., Manca, N. y Chayle, W. 1990. Registros volcánicos en la Formación Puncoviscana. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 53-60.
- Conway Morris, S. 1998. *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, New York. 242 p.
- Crimes, T.P. 1974. Colonisation of the early ocean floor. *Nature* 248: 328-330.
- Crimes, T.P. 1992. The record of trace fossils across the Proterozoic-Cambrian boundary. En: J. Lipps y P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*: 177-202. Plenum Press, New York.
- Crimes, T.P. 1994. The period of early evolutionary failure and the

- dawn of evolutionary success. En: S.K. Donovan (ed.), *The Palaeobiology of Trace Fossils*: 105-133. Wiley and Sons.
- Crimes, T.P. 2001. Evolution of the Deep-Water Benthic Community. En: A.Y. Zhuravlev y R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation*. Columbia University Press, New York: 275-290.
- Crimes, T.P. y Anderson, M.M. 1985. Trace fossils from Late Precambrian-Early Cambrian strata of southeastern Newfoundland (Canada): Temporal and environmental implications. *Journal of Paleontology* 59: 310-343.
- Crimes, T.P. y Fedonkin, M. A. 1994. Evolution and dispersal of deep sea traces. *Palaos* 9: 74-83.
- Crimes, T.P. y Fedonkin, M.A. 1996. Biotic changes in platform communities across the Precambrian-Phanerozoic boundary. *Revista Italiana di Paleontología e Stratigrafia*. 102: 317-332.
- Durand, F.R. 1988. Los depósitos psefíticos del basamento metamórfico en el noroeste argentino. 5° Congreso Geológico Chileno (Santiago), *Actas* 2: 105-119.
- Durand, F.R. 1990. Los Conglomerados del Ciclo Pampeano en el Noroeste Argentino. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 61-69.
- Durand, F.R. 1992a. Avances y problemas en la definición del límite precámbrico-cámbrico en el Noroeste Argentino. *Serie Correlación Geológica* 9: 127-138.
- Durand, F.R. 1992b. Paleambiente de fosilización de impresiones de organismos en el Precámbrico Superior de la provincia de Tucumán, Argentina. 4° Reunión Argentina de Sedimentología (La Plata), *Actas* 2: 255-262.
- Durand, F.R. 1993. Las icnofacies del basamento metasedentario en el Noroeste Argentino: Significado cronológico y aspectos paleogeográficos. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Mendoza), *Actas* 2: 260-267.
- Durand, F.R. 1994a. Síntesis sobre el conocimiento icnológico del basamento precámbrico-cámbrico del noroeste argentino. *Acta Geológica Leopoldensia* 17: 733-746.
- Durand, F.R. 1994b. La colonización del fondo marino durante el Precámbrico Superior y Cámbrico Inferior en el Noroeste Argentino. 7° Congreso Geológico Chileno (Antofagasta), *Actas* 1: 443-447.
- Durand, F.R. 1996a. La transición precámbrico-cámbrico en el sur de Sudamérica. En: B. Baldis y F.G. Aceñolaza (eds.), *Early Paleozoic Evolution in NW Gondwana. Serie Correlación Geológica* 12: 195-205.
- Durand, F.R. 1996b. La transición precámbrico-cámbrico: Evidencias de colonización del fondo marino en el Noroeste Argentino. En: B. Baldis y F.G. Aceñolaza (eds.), *Early Paleozoic Evolution in NW Gondwana. Serie Correlación Geológica* 12: 247.
- Durand, F.R. y Aceñolaza, F.G. 1990a. Caracteres biofaunísticos, paleocológicos y paleogeográficos de la Formación Puncoviscana (Precámbrico Superior- Cámbrico Inferior) del Noroeste Argentino. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller, y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 71-112.
- Durand, F.R. y Aceñolaza, F.G. 1990b. Presencia de un artropodo(?) primitivo en la Formación Puncoviscana (Precámbrico Superior-Cámbrico Inferior) de la Quebrada del Toro, Provincia de Salta, Argentina. 5° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (San Miguel de Tucumán), *Actas* 1: 13-17.
- Durand, F.R. y Aceñolaza F.G. 1992. La presencia de *Multipodichnus holmi* (Traza Fósil) en el basamento del Noroeste Argentino. *Serie Correlación Geológica* 9: 1-15.
- Durand, F.R. y Lencina, R. 1996. Litofacies y modelo deposicional de las metasedimentitas precámbricas-cámbricas del NW de la provincia de Tucumán, Argentina. En: B. Baldis y F.G. Aceñolaza (eds.), *Early Paleozoic Evolution in NW Gondwana. Serie Correlación Geológica* 12: 248-249.
- Durand, F.R., Lech, R.R. y Tortello, M.F. 1994. Nuevas evidencias paleontológicas en el basamento precámbrico-cámbrico del noroeste argentino. *Acta Geológica Leopoldensia* 39: 691-701.
- Erwin, D.H. 1994. Early introduction of major morphological innovations. *Acta Palaeontologica Polonica* 38: 281-294.
- Erwin, D.H. 1999. The Origin of Bodyplans. *American Zoologist* 39: 617-629.
- Erwin, D., Valentine, J. y Jablonski, D. 1997. The Origin of Animal Body Plans. *American Scientist* 85: 126-137.
- Fedonkin, M.A. 1981. White Sea biota of Vendian. *Trudy Geologiduskiy Institut. Akademiya nauk SSSR*, 342: 1-100. (En ruso).
- Fedonkin, M.A. 1985. Paleoichnology of Vendian Metazoa. En: B.S. Sokolov y M.A. Ivanovskiy (eds.), *The Vendian System: historic-geological and palaeontological basis* 1: 112-116. (En ruso).
- Fedonkin, M.A. 1994. Vendian body fossils and trace fossils. En: S. Bengtson (ed.), *Early Life on Earth. Nobel Symposium* 84. Columbia University Press, New York. pp. 370-388.
- Fortey, R. 2001. The Cambrian Explosio Exploded? *Science* 293: 438-439.
- Fortey, R.A, Briggs D.E.G. y Wills, M.A. 1997. The Cambrian evolutionary 'explosion' recalibrated. *BioEssays* 19: 429-434.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1984. Trace fossils Facies Models. En: R.G. Walker (ed.), *Facies Models. Geoscience Canada Reprint Series*: 189-207.
- Frey, R.W. y Pemberton, S.G. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology* 33: 72-115.
- Gehling, J.G., Droser, M., Jensen, S. y Runnegar, B. 1998. Similar cycles-different strokes: Closing a taphonomic window across the Precambrian-Cambrian boundary. *Inaugural Sprigg Symposium: The Ediacaran Revolution* (Adelaide), *Abstracts Programme*: 20-21.
- Gehling, J.G., Narbonne, G.M y Anderson, M. 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology* 43: 427-456.
- Gehling, J.G., Runnegar, B., Jensen, S. y Droser, M. 2002. Palaeobiology of Ediacaran trace fossils. *First International Palaeontological Congress* (Sydney), *Abstracts*, p. 64.
- Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Reineck, H.-E. 1994. Microbial mats as architects of sedimentary surface structures. En: W.E. Krumbein, D.M. Peterson, y L.J. Stal (eds.), *Biostabilization of sediments*. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Odenburg: 165-182.
- Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Noffke, N. 2000. Evaporite microbial sediments. En: R.E. Riding y S.M. Awramik (eds.), *Microbial Sediments*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg.
- Gibson, G.G. 1989. Trace fossil from late Precambrian Carolina Slate Belt, South-Central North Carolina. *Journal of Paleontology* 63: 1-10.
- Goldring, R. y Jensen, S. 1996. Trace fossils and biofabrics at the Precambrian-Cambrian boundary interval in western Mongolia. *Geological Magazine* 133: 403-415.
- Hagadorn, J.W. y Bottjer, D.J. 1997. Wrinkle structures: Microbially mediated sedimentary structures common in subtidal siliciclastic settings at the Proterozoic-Phanerozoic transition. *Geology* 25: 1047-1050.
- Hagadorn, J. y Bottjer, D.J. 1999. Restriction of a late Neoproterozoic biotope: Suspect-microbial structures and trace fossils at the Vendian-Cambrian Transition. *Palaos* 14: 73-85.
- Hagadorn, J.W., Fedo, C.M. y Waggoner, B.M. 2000a. Early Cambrian Ediacaran-type fossils from California. *Journal of Paleontology* 74: 731-740.
- Hagadorn, J.W., Schellenberg, S.A. y Bottjer, D.J. 2000b. Palaeocology of a large Early Cambrian bioturbator. *Lethaia* 33: 142-156.
- Haines, P.W. 2000. Problematic fossils in the late Neoproterozoic Wonoka Formation, South Australia. *Precambrian Research* 100: 97-108.
- Hofmann, H.J. 1981. First record of a Late Proterozoic faunal as-

- semblage in the North American Cordillera. *Lethaia* 14: 303-310.
- Hofmann, H.J. y Patel, I.M. 1989. Trace fossils from the type 'Etcheminian Series' (Lower Cambrian Ratcliffe Brook Formation), Saint John area, New Brunswick, Canada. *Geological Magazine* 126: 139-157.
- Jablonski, D. y Bottjer, D.J. 1988. Onshore-offshore trends in marine invertebrate evolution. En: R.M. Ross y W.D. Allmon (eds.), *Causes of Evolution*. The University of Chicago Press, London: 21-75.
- Jensen, S. 1996. Palaeobiology and stratigraphy of Vendian trace fossils. En: T. Meidla et al (eds.), *The Third Baltic Stratigraphical Conference, Abstracts and field guide*: 29-30.
- Jensen, S. y Mens, K. 1999. A Lower Cambrian shallow-water occurrence of the branching "deep water" type trace fossil *Dendrorhaphis* from the Lontova Formation, eastern Latvia. *Paläontologische Zeitschrift* 73: 187-193.
- Jensen, S., Gehling, J.G. y Droser, M.L. 1998. Ediacara-type fossils in Cambrian sediments. *Nature* 393: 567-569.
- Jeřek, P. 1990. Analisis sedimentológico de la Formación Puncoviscana entre Tucumán y Salta. En: F.G. Aceñolaza H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 9-36.
- Jeřek, P., Willner, A.P., Aceñolaza, F.G. y Miller, H. 1985. The Puncoviscana trough - a large basin of Late Precambrian to Early Cambrian age on the Pacific edge of the Brazilian shield. *Geologische Rundschau* 74: 573-584.
- Kraemer, P.E., Escayola, M.P. y Martino, R.D. 1995. Hipótesis sobre la evolución tectónica neoproterozoica de las Sierras Pampeanas de Córdoba (30° 40'-32° 40'), Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 50: 47-59.
- Lencina, R. y Castelluccio, G. 1994. Caracterización litofacial del basamento metasedimentario de los Altos de la Totorá y regiones aledañas, Tucumán. 5° Reunión Argentina de Sedimentología (San Miguel de Tucumán), *Actas*: 119-123.
- MacNaughton, R.B., Narbonne, G.M. y Dalrymple, R.W. 2000. Neoproterozoic slope deposits, Mackenzie Mountains, northwestern Canada: implications for passive-margin development and Ediacaran faunal ecology. *Canadian Journal of Earth Sciences* 37: 997-1020.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., Aceñolaza, F.G. y Esteban, S.B. 2000a. La icnofauna de la Formación Puncoviscana (Proterozoico Tardío-Cámbrico Temprano): Implicancias en la colonización de los fondos oceánicos. 2° Congreso Latinoamericano de Sedimentología (Mar del Plata), *Actas*: 107.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., Maples, C.G. y West, R.R. 2000b. A new ichnospecies of *Nereites* from Carboniferous tidal-flat facies of eastern Kansas, USA: Implications for the *Nereites-Neonereites* debate. *Journal of Paleontology* 74: 149-157.
- McMenamin, M.A.S. y Schulte McMenamin, D.L. 1990. *The Emergence of Animals: The Cambrian Breakthrough*. Columbia University Press, New York. 217 p.
- McMenamin, M.A.S. 1998. *The Garden of Ediacara: Discovering the first complex life*. Columbia University Press, New York. 295 p.
- Miller, W., III. 1991. Paleocology of graphoglyptids. *Ichnos*, 1: 305-312.
- Mirré, J.C. y Aceñolaza, F.G. 1972. El hallazgo de *Oldhamia* sp. (traza fósil) y su valor como evidencia de edad cámbrica para el supuesto Precámbrico del borde occidental del Aconquija, Prov. de Catamarca. *Ameghiniana* 9: 72-78.
- Moya, M.C. 1998. El Paleozoico inferior en la sierra de Mojotoro, Salta - Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 53: 219-238.
- Narbonne, G.M. 1994. New Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area, Mackenzie Mountains, northwestern Canada. *Journal of Paleontology* 68: 411-416.
- Narbonne, G.M. 1998. The Ediacara Biota: A Terminal Proterozoic Experiment in the Evolution of Life. *GSA Today* 8: 1-6.
- Narbonne, G. M. y Aitken, J. D. 1990. Ediacaran fossils from the Sekwi Brook area, Mackenzie mountains, northwestern Canada. *Palaeontology* 33: 945-980.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, Th. y Krumbein, W.E. 1996. Microbially induced sedimentary structures - examples from modern sediments of siliciclastic tidal flats. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie Teil I*, H.1/2: 307-316.
- Nozal, F., García Casquero, J.L. y Picart, J. 1988. Discordancia intraprecámbrica y series sedimentarias en el sector suroriental de los Montes de Toledo. *Boletín Geológico Minero* 99: 473-489.
- Omarini, R.H., Sureda, R.J., Götze, H.-J., Seilacher, A. y Pflüger, F. 1999. Puncoviscana folded belt in northwestern Argentina: testimony of Late Proterozoic Rodinia fragmentation and pre-Gondwana collisional episodes. *International Journal of Earth Sciences* 88: 76-97.
- Orr, P.J. 2001. Colonization of the deep-marine environment during the early Phanerozoic: the ichnofaunal record. *Geological Journal* 36: 265-278.
- Paczerna, J. 1985. Ichnorodzaj *Paleodictyon* Meneghini z dolnego kambru Zbilutki (Góry Swietokrzyskie). *Kwartalnik Geologiczny* 29: 589-596.
- Pemberton, S.G., Mac Eachern, J.A. y Frey, R.W. 1992a. Trace fossils facies models: Environmental and allostratigraphic significance. En: R.G. Walker y N.P. James (ed.), *Facies models and sea level changes*. Geological Association of Canada: 47-72.
- Pemberton, S.G., Frey, R.W., Ranger, M.J. y Mac Eachern, J.A. 1992b. The conceptual framework of ichnology. En: S.G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17: 1-32.
- Pflüger, F. 1999. Matground structures and redox facies. *Palaos* 14: 25-39.
- Porto, J.C., Fernández, R.I. y Carrión, M.H. 1990. Calizas y dolomías de la Formación Puncoviscana S.L. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4:37-52.
- Ramos, V.A. 1988. Late Proterozoic-Early Paleozoic of South America - a Collisional History. *Episodes* 11: 168-174.
- Ramos, V.A. 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino. En: R. Caminos (ed.), *Geología Argentina, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Anales* 29: 41-96.
- Ramos, V.R. 2000. The Southern Central Andes. En: U.G. Cordani, E.J. Milani, A. Thomaz Filho y D.A. Campos (eds.), *Tectonic Evolution of South America. 31° International Geological Congress*, Rio de Janeiro: 561-604.
- Runnegar, B. 1982a. The Cambrian explosion: animals or fossils? *Journal of the Geological Society of Australia* 29: 395-411.
- Runnegar, B. 1982b. Oxygen requirements, biology and phylogenetic significance of the late Precambrian worm *Dickinsonia*, and the evolution of the burrowing habit. *Alcheringa* 6: 223-239.
- San José, M.A. de, Pieren, A.P., García Hidalgo, F.J., Vilas, L., Herranz, P., Pelaez, J.R. y Perejón, A. 1990. Part. IV. Central Iberian Zone. Ante -Ordovician Stratigraphy. En: R.D. Dallmeyer y E. Martínez García (eds.), *Pre-Mesozoic Geology of Iberia*: 147-159.
- Schieber, J. 1999. Microbial mats in terrigenous clastics: The challenge of identification in the rock record. *Palaos* 14: 3-12.
- Seilacher, A. 1956. Der beginn des Kambriums als biologische Wende. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 103: 155-180.
- 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. 1984. Late Precambrian and Early Cambrian Metazoa: Preservational or real extinction? En: H.D. Holland y A.F. Trendall (eds.), *Patterns of Change in Earth Evolution*: 159-168. Springer-Verlag, Berlin.
- Seilacher, A. 1985. Trilobite paleobiology and substrate relationships. *Royal Society of Edinburgh Transactions: Earth Sciences* 76: 231-237.

- Seilacher, A. 1997. *Fossil Art*. Drumheller, Alberta, The Royal Tyrrell Museum of Paleontology. 64 p.
- Seilacher, A. 1999. Biomat-related lifestyles in the Precambrian. *Palaos* 14: 86-93.
- Seilacher, A. y Pflüger, F. 1992. Trace fossils from the Late Proterozoic of North Carolina: Early conquest of deep-sea bottoms. 5^o North American Paleontological Convention (Chicago), *Abstracts and Program, The Paleontological Society, Special Publication* 6: 265.
- Seilacher, A. y Pflüger, F. 1994. From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. En: W.E. Krumbein, D.M. Peterson y L.J. Stal (eds.), *Biostabilization of sediments*. Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Odenburg: 97-105.
- Sepkoski, J.J., Jr. 1991. A model of onshore-offshore change in faunal diversity. *Paleobiology* 17: 58-77.
- Sepkoski, J.J., Jr. y Miller, A.I. 1985. Evolutionary faunas and the distribution of Paleozoic benthic communities is space and time. En: J.W. Valentine (ed.), *Phanerozoic Diversity Patterns: Profiles in Macroevolution*, Princeton University Press, Princeton. pp. 153-190.
- Sepkoski, Jr. J.J. y Sheehan, P.M. 1983. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations. En: M.J.S. Tevesz y P.L. McCall (eds.), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum Press, New York: 673-717.
- Sial, A.N., Ferreira, V.P., Toselli, A.J., Aceñolaza, F.G., Pimentel, M.M., Parada, M.A. y Alonso, R.N. 2001. C and Sr isotopic evolution of carbonate sequences in NW Argentina: Implications for a probable Precambrian-Cambrian transition. *Carbonates and Evaporites* 16: 141-152.
- Toselli, A.J. 1990. Metamorfismo del Ciclo Pampeano. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 181-197.
- Toselli, A.J. y Toselli, J.N.R. de. 1990. Plutonismo en la Formación Puncoviscana. En: F.G. Aceñolaza, H. Miller y A.J. Toselli (eds.), *El Ciclo Pampeano en el Noreste Argentino. Serie Correlación Geológica* 4: 221-227.
- Toselli, A.J., Godeas, M. y Rossi de Toselli, J.N. 1975. Contribución al conocimiento petrográfico del basamento esquistoso de la Sierra de San Javier, Tucumán. *Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología* 6: 103-114.
- Turner, J.C.M. 1960. Estratigrafía de la Sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 41: 163-196.
- 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.
- Valentine, J.W. 1994. The Cambrian Explosion. En: S. Bengtson (ed.), *Early Life on Earth. Nobel Symposium* No. 84: 401-411. Columbia University Press, New York.
- Valentine, J.W. 1995. Why no new phyla after Cambrian? Genome and Ecospace Hypotheses revisited. *Palaos* 10: 190-194.
- Vidal, G., Jensen, S. y Palacios, T. 1994. Neoproterozoic (Vendian) ichnofossils from Lower Alcludian strata in central Spain. *Geological Magazine* 131: 169-179.
- Webby, B.D. 1970. Late Precambrian trace fossils from New South Wales. *Lethaia* 3: 79-109.

Recibido: 5 de noviembre de 2001.

Aceptado: 15 de agosto de 2002.