

# Caracterización icnológica y paleoambiental de la localidad tipo de *Orchosteropus atavus* Frenguelli, Huerta de Huachi, provincia de San Juan, Argentina

Luis A. BUATOIS<sup>1</sup> y M. Gabriela MÁNGANO<sup>1</sup>

**Abstract.** ICHNOLOGIC AND PALEOENVIRONMENTAL CHARACTERIZATION OF THE *ORCHESTEROPUS ATAVUS* FRENGUELLI TYPE LOCALITY, HUERTA DE HUACHI, SAN JUAN PROVINCE, ARGENTINA. The ichnofossil *Orchosteropus atavus* Frenguelli is only known from the Carboniferous of Argentina. Originally described from the locality of Huerta de Huachi, near Jáchal, San Juan Province, no detailed information on the associated ichnofauna and sedimentary facies was available. *Orchosteropus atavus* occurs in parallel laminated mudstones accumulated from suspension fallout, but interbedded with dilute turbidites. *Orchosteropus atavus* is associated with simple grazing trails (*Cochlichnus anguineus* Hitchcock, *Gordia marina* Emmons, *Helminthoidichnites tenuis* Fitch, *Helminthopsis tenuis* Ksiazkiewicz, *Mermia carickensis* Smith), feeding traces (?*Circulichnis montanus* Vyalov, ?*Treptichnus bifurcus* Miller), resting traces (*Rusophycus* isp.), other arthropod trackways (*Diplichnites gouldi* Gevers, *Maculichna carboniferus* (Pazos), ?*Umfolozia* isp.), and fish trails (*Undichna britannica* Higgs, *Undichna* isp.). Dominance of superficial trails rather than infaunal traces, preservation of delicate traces in the absence of bioturbation, presence of pluri-specific rather than mono-specific suites, relatively high ichnodiversity, presence of ichnotaxa common in continental settings, and absence of ichnotaxa indicative of marine influence collectively argue for subaqueous deposition under freshwater conditions. Palynomorphs from the trace fossil-bearing beds are terrestrially derived with no marine representatives associated. The analyzed ichnofauna is remarkably different from brackish water trace fossil assemblages described from late Paleozoic marginal marine environments of Laurasia and Gondwana. Integration of ichnologic data with stratigraphic, sedimentologic, and palynologic information suggests deposition in fjord settings.

**Resumen.** El icnofósil *Orchosteropus atavus* Frenguelli se conoce solamente del Carbonífero de Argentina. Fue descrito originalmente en la localidad de Huerta de Huachi, cerca de Jáchal, provincia de San Juan y hasta el presente no se contaba con información detallada acerca de la icnofauna y facies sedimentarias asociadas. *Orchosteropus atavus* se presenta en pelitas con laminación paralela acumuladas por decantación, pero intercaladas con turbiditas diluidas. *Orchosteropus atavus* está asociado a pistas de pastoreo simples (*Cochlichnus anguineus* Hitchcock, *Gordia marina* Emmons, *Helminthoidichnites tenuis* Fitch, *Helminthopsis tenuis* Ksiazkiewicz, *Mermia carickensis* Smith), trazas de alimentación (?*Circulichnis montanus* Vyalov, ?*Treptichnus bifurcus* Miller), trazas de descanso (*Rusophycus* isp.), otras huellas de artrópodos (*Diplichnites gouldi* Gevers, *Maculichna carboniferus* (Pazos), ?*Umfolozia* isp.) y pistas de peces (*Undichna britannica* Higgs, *Undichna* isp.). El dominio de pistas superficiales en lugar de trazas de infaunales, la preservación de delicadas trazas en ausencia de bioturbación, la presencia de suites pluri-específicas en lugar de mono-específicas, la ichnodiversidad relativamente alta, la presencia de icnotaxones comunes en ambientes continentales y la ausencia de icnotaxones indicadores de influencia marina sugieren, tomados en conjunto, depositación subácea bajo condiciones de agua dulce. Los palinomorfos presentes en las capas portadoras de icnofósiles son derivados de ambientes terrestres y no se presenta plancton marino asociado. La icnofauna analizada es notablemente distinta a las asociaciones de aguas salobres descritas de ambientes marinos marginales del Paleozoico tardío de Laurasia y Gondwana. La integración de datos icnológicos con información estratigráfica, sedimentológica y palinológica sugiere depositación en ambientes de fiordos.

**Keywords.** Ichnology. Trace fossils. *Orchosteropus atavus*. Carboniferous. Gondwana. Argentina.

**Palabras clave.** Icnología. Trazas fósiles. *Orchosteropus atavus*. Carbonífero. Gondwana. Argentina.

## Introducción

El icnofósil *Orchosteropus atavus* fue definido por Frenguelli (1950) a partir de material recolectado en la localidad de Huerta de Huachi, aproximadamente 18 km al norte de la ciudad de Jáchal, en la provincia de San Juan. Frenguelli (1950) la atribuyó a un vertebrado que se desplazaba a saltos. Posteriormente,

Casamiquela (1965) analizó la pieza colectada por Frenguelli, junto con especímenes adicionales provenientes de la localidad tipo, postulando su afinidad con huellas de artrópodos xifosúridos, pero sin descartar totalmente un posible productor vertebrado. Los especímenes de la localidad tipo fueron subsecuentemente estudiados por Aceñolaza y Buatois (1991, 1993) en una revisión sobre la icnología de las sucesiones del Paleozoico superior de Argentina. Pese a que *Orchosteropus atavus* es un icnofósil clásico en nuestro país, no se cuenta aún con una adecuada caracterización paleoambiental de la localidad ti-

<sup>1</sup>Instituto Superior de Correlación Geológica. Casilla de correo 1 (correo central). 4000 San Miguel de Tucumán. Argentina. [ichnolog@infovia.com.ar](mailto:ichnolog@infovia.com.ar)

po ni de la icnofauna asociada a esta forma. Estudios sedimentológicos de detalle realizados recientemente en la localidad tipo posibilitan aportar información tendiente a cubrir estos aspectos. La presente contribución se focaliza en las características de las facies de la localidad tipo, las trazas fósiles asociadas y las condiciones paleoambientales involucradas. Asimismo, se han colectado muestras para análisis palinológico de los mismos niveles que contienen los icnofósiles con el objeto de aumentar el grado de resolución en la integración de evidencias palinológicas, icnológicas y sedimentológicas y evitar imprecisiones que puedan resultar de extrapolar información de distintos intervalos o de distintas secciones estratigráficas. Un análisis integrado de este tipo aporta evidencias significativas en el debate sobre las condiciones ambientales que predominaron en el oeste de Argentina durante el intervalo postglacial namuriano-westfaliano. El estudio morfológico y funcional detallado de *Orchosteropus atavus* queda fuera del alcance de este estudio.

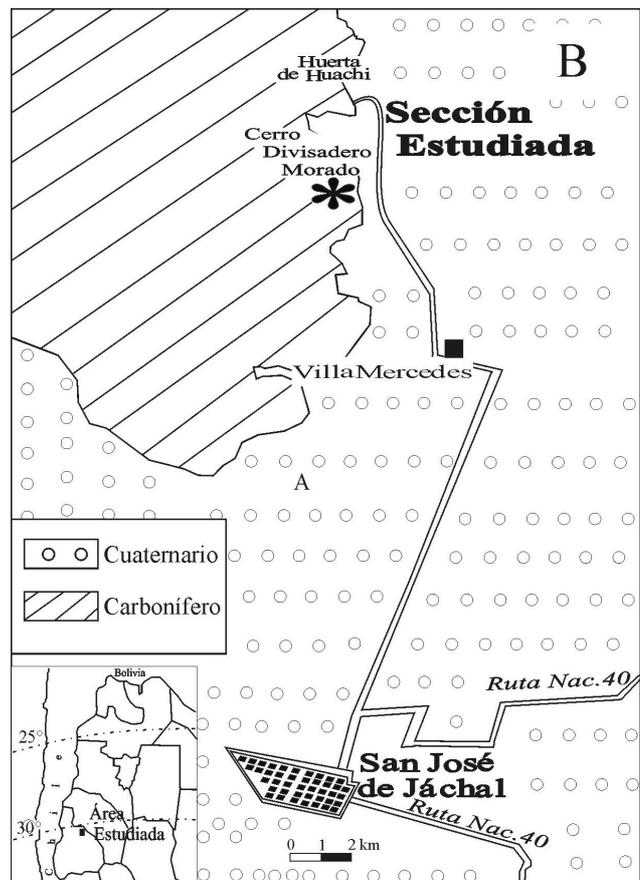
### Ubicación de la localidad tipo y antecedentes

Frenguelli (1950) menciona que la pieza estudiada proviene de “los alrededores de Huerta de Huachi, en la vertiente occidental de la Pampa del Chañar, unos 18 km al norte de Jáchal, San Juan” y que fue extraída de la base de los estratos que forman el pequeño cerro Testigo (también denominado Cerro Divisadero Morado) en la orilla derecha del arroyo que corre al pie del cerro, sobre el camino que une Huachi con Jáchal. Frenguelli (1950) señala que dicha pieza no fue recolectada por él, sino por “el profesor Mario Grondona en ocasión de un viaje de estudio”. Estos niveles corresponden al intervalo 7b de Volkheimer (1962), quien caracterizó a este intervalo como integrado por lutitas negras que alternan con capas y nódulos de margá. Posteriormente, este ejemplar fue analizado por Casamiquela (1965), quien a su vez estudió ejemplares adicionales recolectados por José Bonaparte y Rafael Herbst en la misma localidad, si bien se menciona que “algunas otras lajas de color más claro, con icnitas, proceden de un sitio ubicado entre los mojones Km 352 y 353 del camino entre Jáchal y Huaco”. Frenguelli (1950) menciona que *Orchosteropus atavus* se encuentra asociado a “numerosos rastros de finas galerías de vermes” a las que denomina *Nemertites* y que representan las pistas de pastoreo documentadas en este trabajo.

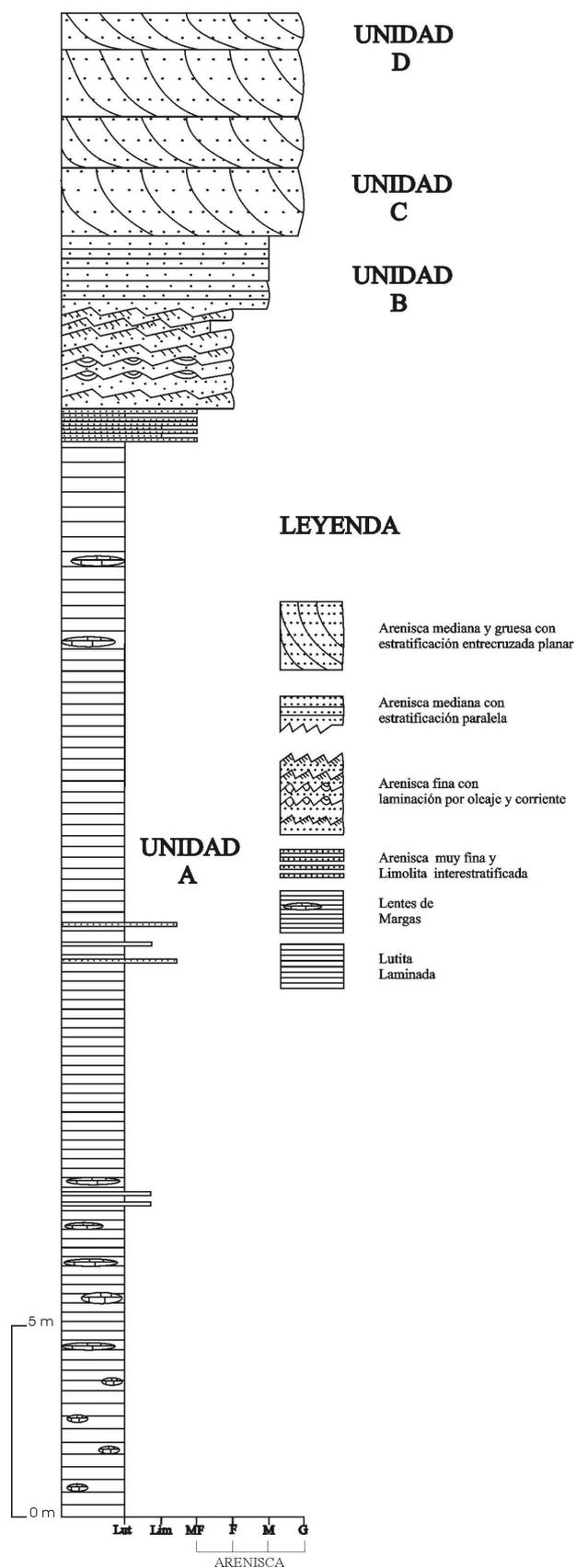
La sección analizada en el presente estudio fue medida en el cerro Divisadero Morado, sobre la margen del arroyo cerca del cual corría el antiguo camino, que en la actualidad se dispone poco menos de 1

km al este del antiguo trazado (figura 1). Tanto Frenguelli (1950) como Casamiquela (1965) ubicaron a las capas portadoras de *Orchosteropus atavus* en la Formación Tupe. Por su parte, Furque (1979) no empleó el esquema litoestratigráfico clásico para el sector occidental de la cuenca Paganzo y ubicó a la sucesión en cuestión en la Formación Volcán. Por el contrario, Aceñolaza y Buatois (1991) retomaron el esquema tradicional, pero ubicando a las capas con *Orchosteropus atavus* en la Formación Guandacol, criterio seguido también por Pazos (1999a) en su tesis doctoral. Por su parte, la asociación palinológica del cerro Divisadero Morado es consistente tanto con la edad de la Formación Guandacol, como con la de Tupe, si bien la ausencia de algunos granos estriados característicos de la Formación Tupe sugiere mayores afinidades con la Formación Guandacol (S.N. Césari, comunicación escrita 2000).

Casamiquela (1965) incluyó también una descripción de material asignado a *Orchosteropus atavus* colectado por H.P. Schaub en la Formación Bahía de La Lancha, en la región homónima de la provincia de Santa Cruz. Como consignó Casamiquela (1965), se trata de pisadas aisladas preservadas en un único fragmento de laja y de tamaño mucho mayor que las



**Figura 1.** Mapa de ubicación de la localidad estudiada (Basado en Furque, 1979). Location map of the locality studied (based on Furque, 1979).



**Figura 2.** Sección estratigráfica del cerro Divisadero Morado. La icnofauna proviene de la unidad A. *Stratigraphic section of Cerro Divisadero Morado. The ichnofauna occurs in unit A.*

de Huerta de Huachi, alcanzando dimensiones incluso cinco veces mayores. Este material no pudo ser relocalizado hasta la fecha (Susana Bargo, comunicación escrita, 2001). Poiré *et al.* (1999) mencionaron una icnofauna en la región de Bahía La Lancha, pero no encontraron especímenes de *Orchosteropus atavus* durante la realización de las tareas de campo. En definitiva, el registro de *Orchosteropus atavus* en la región patagónica es sumamente dudoso y no es conveniente incluir la localidad de Bahía de La Lancha en las discusiones sobre las implicancias paleoambientales de este icnotaxón.

### Descripción sedimentológica

La base de la sucesión del cerro Divisadero Morado, correspondiente a la Formación Guandacol, no resulta visible. Volkheimer (1962) ubica a las capas de este cerro apoyando por encima de su intervalo 7a, caracterizado por 4 m de brechas con clastos de caliza, cuarcita y cuarzo. Este intervalo fue observado durante la realización del presente estudio y, si bien no se lo observa en contacto con los depósitos estudiados, se dispone por debajo de la sucesión del Cerro Divisadero Morado. La sucesión se inicia con el intervalo de lutitas portadoras de *Orchosteropus atavus* y puede dividirse en las siguientes unidades (figura 2):

#### Unidad A

Está integrada por lutitas de color gris oscuro, con laminación paralela y muy buena fisilidad. El espesor de las láminas es de 0,1 a 0,3 cm. Las capas exhiben bases netas y geometría marcadamente tabular. En este paquete de lutitas se disponen concreciones de marga de geometría lenticular, de 8 a 10 cm de espesor y 20 a 60 cm de longitud. Las concreciones se ubican preferencialmente en determinados niveles. En algunos casos, las margas se disponen formando intercalaciones de geometría lenticular de hasta 10 cm de espesor y 5 m de extensión lateral. Las lutitas no presentan bioturbación, preservándose perfectamente su fábrica sedimentaria primaria. Localmente, en los planos de estratificación se disponen numerosas estructuras superficiales, principalmente pistas de pastoreo (*Mermia carickensis*, *Gordia marina*, *Helminthopsis tenuis*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Cochlichnus anguineus*), estructuras de alimentación (*Circulichnis montanus*, *Treptichnus bifurcus*), huellas de locomoción de artrópodos (*Orchosteropus atavus*, *Diplichnites gouldi* y, muy raramente, *Maculichna carboniferus*) y pistas de locomoción de peces (*Undichna britannica*, *Undichna* isp.). La distribución de los icnofósiles a lo largo del paquete lutítico es muy irre-

gular, alternando los niveles portadores de estructuras biogénicas con intervalos totalmente estériles. Asimismo, hacia el tramo medio se intercalan capas de limolitas y areniscas muy finas limosas, de color castaño a gris oscuro y de 1 a 15 cm de espesor. Las limolitas son cohesivas y presentan contactos netos y geometría tabular. Si bien exhiben un aspecto masivo, puede distinguirse una sutil laminación ondulítica unidireccional de bajo ángulo. Por su parte, las areniscas muy finas muestran bases netas o por carga, con desarrollo de calcos, y topes gradacionales. La geometría de estas capas es tabular y las estructuras primarias observadas incluyen laminación ondulítica de corriente y paralela. Localmente se presentan pseudonódulos. Las capas de limolitas exhiben una icnofauna dominada por *Maculichna carboniferus*, si bien localmente se han detectado también diminutos *Rusophycus* isp. y *Umfolozia* isp. Las estructuras biogénicas se encuentran cortadas por marcas de objetos de tipo en chevrón y surco. Las paleocorrientes medidas en la laminación ondulítica indican una dirección hacia el sur y sudeste. Hacia el tope de la unidad A, las intercalaciones de areniscas muy finas y limolitas se hacen abundantes formando un intervalo de 80 cm de espesor. Las dos muestras colectadas para palinología en el intervalo lutítico basal portador de lentes de margas dieron resultados positivos. La asociación está integrada por *Cristatisporites* spp., *Vallatisporites* cf. *V. ciliaris*, *Cyclogranisporites microgranus*, *Circumplicatipollis plicatus*, *Potonieisporites* cf. *P. novicus*, *Limitisporites* sp., *Plicatipollenites trigonalis*, *Plicatipollenites malabarensis*, *Crucisaccites* sp. y *Caheniasaccites* sp. (S.N. Césari, comunicación escrita, 2000). No se han hallado restos de plancton marino. El espesor total de la unidad A es de 34 m.

#### Unidad B

La unidad B apoya en contacto neto sobre la unidad A y está conformada por areniscas finas, de color castaño amarillento, formando capas de 5 a 10 cm de espesor, intercalándose niveles delgados de areniscas muy finas. Las capas presentan bases y topes netos y geometría tabular. Este intervalo presenta tanto laminación entrecruzada por migración de óndulas de ola como por migración de óndulas de corriente y de flujos combinados. Localmente se preserva la morfología de las formas de lecho, que presentan perfiles muy variables, desde asimétricos a cuasi-simétricos y simétricos. La longitud de onda varía de 11 a 20 cm y la amplitud de 0,4 a 1,5 cm. Las mediciones en la laminación entrecruzada de las óndulas de corriente indica direcciones hacia el este. Los trenes de óndulas muestran una orientación predominante nortesur. Hacia el tope del intervalo se presentan restos

de plantas mal conservados. El espesor total de la unidad B es de 3 m.

#### Unidad C

Este intervalo está conformado por el apilamiento de capas de areniscas medianas, de entre 2 y 3 cm de espesor, que exhiben tonalidades grises claras. Presentan base neta y geometría tabular. La estructura dominante es la estratificación paralela. Este intervalo alberga restos de troncos carbonizados. El espesor de la unidad C es ligeramente superior a 2 m.

#### Unidad D

La unidad D marca el tope de la sucesión expuesta en el cerro Divisadero Morado. Está integrada por areniscas medianas y gruesas, que forman capas de espesor variable entre 80 y 190 cm. La base y tope de las capas son netas, mientras que la geometría es tabular. Si bien el aspecto de las capas es masivo, localmente se detecta estratificación entrecruzada planar. Las capas entrecruzadas inclinan hacia el sur. Dispersos en las areniscas se disponen clastos de grava fina. El espesor total de la unidad D es de 6 m.

### Interpretación paleoambiental

La unidad A registra mayormente procesos de decantación de material fino en suspensión en un ambiente de baja energía. Los procesos de decantación alternaron con sedimentación a partir de corrientes de turbidez diluidas, responsables de la acumulación episódica de las capas de limolitas y areniscas muy finas limosas. La ausencia en este intervalo de estructuras de oleaje indica depositación en sectores relativamente profundos, por debajo del nivel de base de olas de tormenta. La unidad B marca un evento abrupto de somerización. La presencia de estructuras originadas por flujos oscilatorios y combinados sugiere depositación por encima del nivel de base de olas. La unidad C probablemente registra rápida depositación a partir de corrientes unidireccionales. La unidad D refleja depositación a partir de la migración de dunas bidimensionales de crestas rectas.

La sucesión del cerro Divisadero Morado es interpretada como el producto de la progradación de un sistema deltaico en un cuerpo de agua. La presencia de depósitos pelíticos relativamente profundos (unidad A) por encima de las brechas se relaciona con una expansión del cuerpo de agua durante una fase transgresiva con arreglo retrogradacional en el patrón de apilamiento estratal. Eventos transgresivos de este tipo han sido ampliamente reconocidos en el oeste de Argentina en relación a la deglaciación experimentada en esta región del Gondwana durante el

Namuriano-Westfaliano (Limarino, 1987; Limarino y Césari, 1988; Lopez Gamundí, 1989; Buatois y Mángano, 1995; Limarino *et al.*, 2001), representando el desarrollo del *transgressive systems tract*. El intervalo de máxima inundación se registra probablemente en la zona de concentración de concreciones de margas. Por encima de este intervalo comienzan a intercarse depósitos arenosos que reflejarían una muy incipiente somerización, probablemente la expresión distal del avance de un sistema deltaico, registrando el desarrollo del *highstand systems tract*. El pasaje de la unidad A a la B es abrupto, sugiriendo una progradación que no parece corresponder a una regresión normal. Por el contrario, la rápida somerización podría deberse a una regresión forzada. De este modo, la base de la unidad B es interpretada como una superficie regresiva de erosión y parte de los depósitos suprayacentes corresponderían al *falling stage systems tract* (Plint y Nummedal, 2000). Los depósitos de las unidades B, C y D se habrían acumulado en el frente delático. Regresiones forzadas de este tipo han sido descritas en diversas sucesiones, incluyendo depósitos lacustres, tales como los de la Formación Stewart, en Groenlandia, donde depósitos arenosos deltaicos formados durante descensos del nivel del lago alternaron con pelitas anóxicas formadas durante momentos de expansión del cuerpo de agua (Dam y Surlyk, 1992, 1993). El evento de regresión forzada aquí discutido es correlacionable a escala regional, habiendo sido reconocido recientemente por Pazos (1999a) en otras localidades de la región de Huerta de Huachi.

La naturaleza del cuerpo de agua en el que se acumularon los depósitos de la Formación Guandacol es un tema de debate (Bossi y Andreis, 1985; Limarino *et al.*, 1986; Buatois y Mángano, 1992; Pazos, 1999a, 1999b, 2000, 2002a, 2002b). En principio, procesos como los aquí descritos pueden tener lugar tanto en ambientes lacustres, como en ambientes marinos marginales restringidos y sectores costeros conectados directamente con el mar abierto. La integración de información icnológica con evidencias sedimentológicas, estratigráficas y palinológicas resulta clave para distinguir entre estos ambientes.

### Composición y características de la icnofauna

Para el presente trabajo se colectó material en la localidad tipo de *Orchosteropus atavus*. El material consiste en 26 piezas que contienen alrededor de 250 ejemplares, y 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. La muestra PIL

14589 es la contraparte de la muestra PIL 14593. Asimismo se estudió el holotipo colectado por Frenguelli (n° 3637) depositado en las colecciones de paleontología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires y las piezas colectadas por Bonaparte y Herbst (PIL 10082, 10086, 10140 a 10144, 11332 y 12442 a 12463) depositadas en el Instituto Miguel Lillo. Los números listados para cada icnoespecie corresponden sólo al material recolectado para el presente estudio.

**?*Circulichnis montanus*** Vyalov 1971 (figura 3.A): Estructuras horizontales y circulares en forma de anillo. El diámetro externo del anillo es 2,0-3,8 mm, el diámetro del tubo es 0,2-0,3 mm. El ejemplar estudiado se asigna con dudas, ya que no puede descartarse que se trate de una pista de pastoreo que exhiba entrecruzamiento y se encuentre parcialmente preservada. Preservado en hiporelieve positivo. 1 ejemplar en 1 muestra (PIL 14592). Interpretado como una traza de alimentación (fodinichna) producida por organismos vermiformes (Pickerill y Keppie (1981). El icnogénero *Circulichnis* ha sido discutido por McCann y Pickerill (1988) y Buatois y Mángano (1993a).

***Cochlichnus anguineus*** Hitchcock 1858 (figura 3.B): Pistas horizontales sinusoidales de gran regularidad. La amplitud es 1,2-3,6 mm, la longitud de onda es 12,4-16,4 mm, el diámetro es 0,4-1,0 mm y la máxima longitud observada es 125,9 mm. Preservado en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. 1 ejemplar en 1 muestra (PIL 14593) y su respectiva contraparte (PIL 14589). Interpretado como una traza de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o de locomoción (repichnia) de nemátodos (Buatois *et al.*, 1997a). El icnogénero *Cochlichnus* ha sido discutido por Gluszek (1995) y Buatois *et al.* (1997a), entre otros.

***Diplichnites gouldi*** (Gevers, en Gevers *et al.*, 1971) (figura 3.C): Serie de huellas elongadas, orientadas en forma oblicua al eje y mostrando simetría opuesta. El curso de la traza es recto a ligeramente curvo. Localmente, las huellas consecutivas se presentan muy próximas, insinuándose una pista continua, lo cual sugeriría transiciones con *Diplopodichnus biformis*. El diámetro de las impresiones de los apéndices es 0,2-0,3 mm y la longitud, 1,0-1,1 mm. El ancho interno es 1,7-2,1 mm y el ancho externo, 3,1-3,5 mm. Preservado en hiporelieve positivo. 3 ejemplares en 3 muestras (PIL 14585, PIL 14592, PIL 14593 y su respectiva contraparte PIL 14589). Interpretado como una traza de locomoción (repichnia) producida por distintos artrópodos, incluyendo trilobites, miriápodos y crustáceos (Bromley y Asgaard, 1979; Gevers y Twomy, 1982; Pollard, 1985; Johnson *et al.*, 1994; Buatois *et al.*, 1998a). Esta forma ha sido discutida por Buatois *et al.* (1998a).

***Gordia marina*** Emmons 1844 (figura 3.D): Pistas

horizontales sinuosas, sin bifurcación, que exhiben entrecruzamiento. El diámetro es 0,4-0,6 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. 8 ejemplares en 5 muestras (PIL 14577, PIL 14582, PIL 14584, PIL 14585, PIL 14597). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Buatois *et al.*, 1998b). El icnogénero *Gordia* ha sido discutido por Buatois y Mángano (1993a) y Buatois *et al.* (1998b), entre otros.

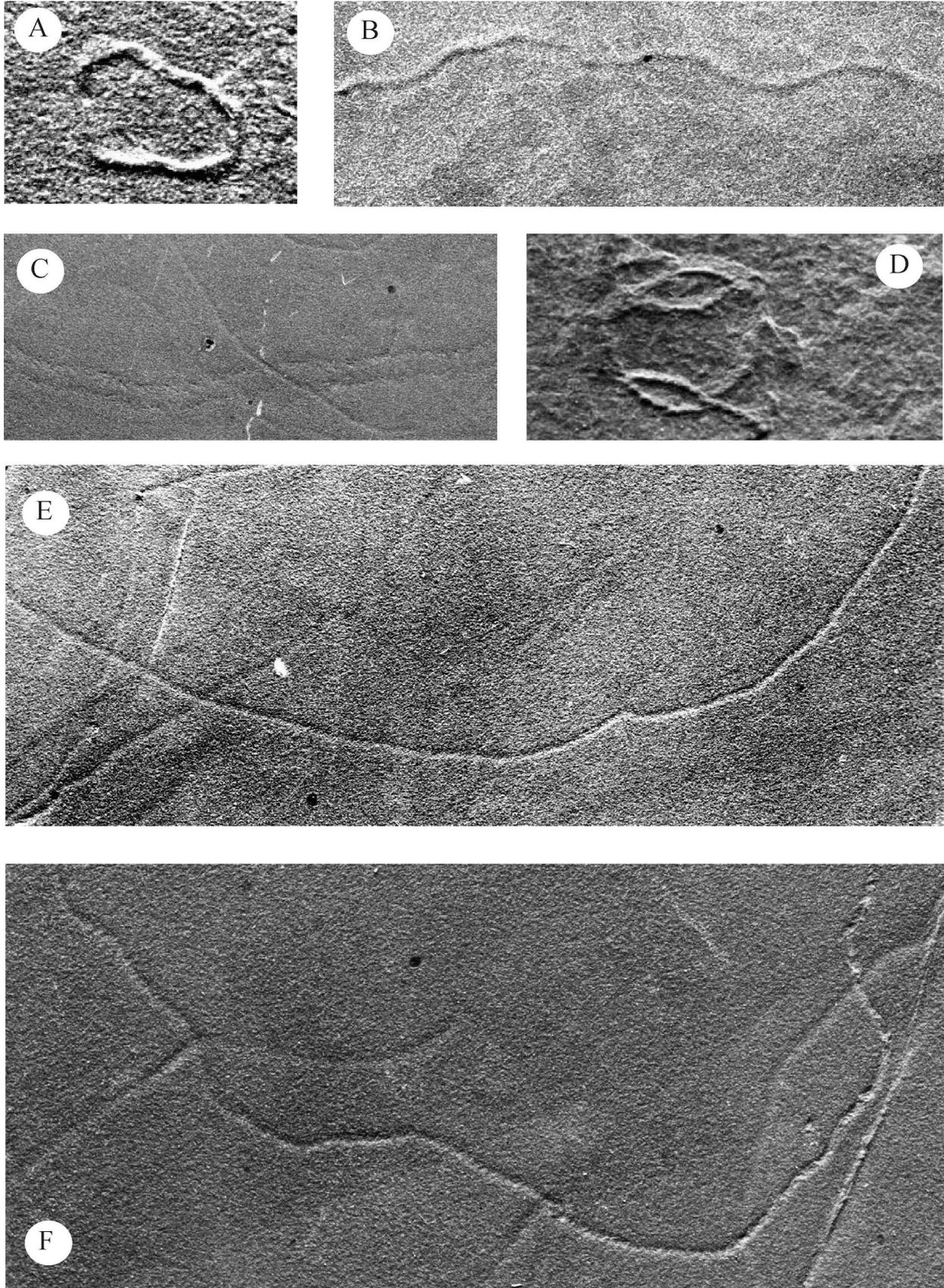
***Helminthoidichnites tenuis*** Fitch 1850 (figura 3.E): Pistas horizontales simples, sin bifurcación, de trayectoria recta a curva. La superposición de distintos individuos es común. El diámetro es 0,4-0,8 mm y la máxima longitud observada es 95,9 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. Alrededor de 100 ejemplares en 14 muestras (PIL 14577, PIL 14579, PIL 14580, PIL 14582, PIL 14583, PIL 14584, PIL 14585, PIL 14588, PIL 14591, PIL 14592, PIL 14594, PIL 14595, PIL 14597, PIL 14600). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Buatois *et al.*, 1997a). El icnogénero *Hemimithoidichnites* ha sido discutido por Buatois *et al.* (1997a, 1998b).

***Helminthopsis tenuis*** Ksiazkiewicz, 1968 (figura 3.F): Pistas horizontales simples, sin bifurcación, con tendencia a desarrollar meandros irregulares. El diámetro es 0,4-0,8 mm y la máxima longitud observada es 150,8 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. Alrededor de 30 ejemplares en 8 muestras (PIL 14575, PIL 14576, PIL 14579, PIL 14580, PIL 14583, PIL 14585, PIL 14597, PIL 14600). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos (Mángano *et al.*, 1996; Buatois *et al.*, 1997a). El icnogénero *Helminthopsis* ha sido discutido por Han y Pickerill (1995), Wetzel y Bromley (1996), Wetzel *et al.* (1998) y Pickerill *et al.* (1998).

***Maculichna carboniferus*** (Pazos, 2000) (figura 4.A-D): Serie de huellas triangulares, orientadas en forma perpendicular al eje y mostrando simetría opuesta. Las huellas se agrupan normalmente de a pares. Sin embargo, en algunos casos sólo uno de los componentes del par queda preservado. Localmente se observa una marca interna de tipo discontinua. El curso de la traza es recto a ligeramente curvo. El diámetro de las impresiones de los apéndices es 1,1-2,0 mm y la longitud, 3,2-5,7 mm. El ancho interno es 2,0-3,2 mm y el ancho externo, 8,1-11,4 mm. Preservados en hiporelieve positivo. Alrededor de 30 ejemplares en 6 muestras (PIL 14578, PIL 14581, PIL 14586, PIL 14589, PIL 14599, PIL 14600). Interpretada como una traza de locomoción (repichnia) de artrópodos (Anderson, 1977). La taxonomía de esta forma merece una discusión más detallada. En un estudio reciente, Pazos (2000) creó el icnogénero *Paganzichnus*, con su icnoespecie *P. carboniferus*, para nominar ma-

terial idéntico al aquí descrito proveniente de la Formación Guandacol en Cuesta de Huaco, así como ejemplares asignados previamente a *Maculichna* isp. por Archer y Maples (1984) y Aceñolaza y Buatois (1991, 1993). Asimismo, Pazos (2000) propuso el icnogénero *Guandacolichnus*, con sus icnoespecies *G. andreisi* y *G. strobili*, sobre la base de un ejemplar cada uno. *Guandacolichnus andreisi* difiere de *P. carboniferus* sólo por poseer huellas únicas en lugar de a pares. Sin embargo, el material de Huerta de Huachi demuestra que, cuando se cuenta con material adecuado, pueden apreciarse notables variaciones preservacionales. Con la excepción de la muestra PIL 14600, todos los especímenes de *Maculichna carboniferus* se preservan como *undertracks* en la base de turbiditas diluídas y muestran buena definición de las impresiones de los apéndices, lo cual indica un sustrato relativamente firme exhumado por la erosión de la corriente de turbidez. Por el contrario, en la muestra 14600, donde las trazas se preservan en lutitas acumuladas por decantación, la definición de las huellas es muy pobre (figura 4.C), lo que indica un mayor contenido de agua en el sedimento. Asimismo, la presencia de segmentos donde sólo uno de los elementos del par queda preservado (figura 4.B,D) indica que *G. andreisi* es en realidad una variación preservacional de *P. carboniferus* y por lo tanto su sinónimo reciente. Por su parte, el material de *G. strobili* es muy parcial y no es posible evaluar críticamente su estatus icnotaxonómico. Los ejemplares aquí analizados presentan las impresiones agrupadas en pares en modo similar a ciertas variaciones preservacionales en el material tipo de *Maculichna* (cf. Anderson, 1977, figura 8.A). Anderson (1977) reconoció que esta preservación sería la habitual en el caso de *undertracks*. Como consecuencia del denominado efecto de *undertrack fallout*, los elementos más superficiales (e.g. marca de una cola bífida) pueden no quedar preservados. Aspectos tafonómicos de este tipo deben ser tenidos en cuenta para evaluar los caracteres morfológicos que deben emplearse como icnotaxobases. Por el momento, se continúa asignando estas huellas a *Maculichna* hasta que este icnogénero sea revisado sistemáticamente en base a su material tipo y sus relaciones con el icnogénero *Paganzichnus* y otras formas afines (e.g. *Umfolozia*, *Tasmanadia*) convenientemente evaluadas. Provisoriamente, se emplea la icnoespecie *M. carboniferus* para dar cuenta de la distinta morfología de las impresiones de apéndices (triangulares) con respecto a aquellas de *M. varia* (elípticas a subcirculares).

***Mermia carickensis*** Smith 1909 (figura 5.A): Pistas horizontales simples, sin bifurcación, que exhiben múltiples entrecruzamientos y una tendencia a formar loopings. El diámetro es 0,3-0,7 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve ne-



**Figura 3.** Trazas fósiles del Carbonífero de Huerta de Huachi. *Trace fossils from the Carboniferous of Huerta de Huachi.* **A.** *?Circulichnis montanus*. PIL14592. x10. **B.** *Cochlichnus anguineus*. PIL14593. x2,5. **C.** *Diplichnites gouldi*. PIL 14585. x2. **D.** *Gordia marina*. PIL 14582. x5. **E.** *Helminthoidichnites tenuis*. PIL 14579. x2,5. **F.** *Helminthopsis tenuis*. PIL 14579. x3..

gativo. Alrededor de 50 ejemplares en 7 muestras (PIL 14579, PIL 14584, PIL 14585, PIL 14587, PIL 14590, PIL 14597, PIL 14600). Interpretado como pistas de pastoreo (pascichnia) de larvas de insectos o nematomorfos. El icnogénero *Mermia* ha sido discutido por Pollard y Walker (1984), Walker (1985) y Buatois y Mángano (1993a).

***Orchesteropus atavus*** Frenguelli 1950 (figura 5.B): Serie de huellas trífidas con dígitos largos, rectos a ligeramente curvados, que se agrupan en series de a cuatro, dispuestas perpendicularmente a la dirección de movimiento. Las marcas discontinuas paralelas a la dirección de desplazamiento son muy comunes. La longitud de los dígitos es 2,0-3,5 mm, mientras que la longitud del talón es 1,5-5,2 mm. La distancia entre series de huellas es 37,1-58,1 mm. La marca discontinua presenta una longitud de 13,9-33,5 mm. Preservados en hiporelieve positivo y epirelieve negativo. 26 ejemplares en 12 muestras (PIL 14577, PIL 14579, PIL 14580, PIL 14582, PIL 14583, PIL 14585, PIL 14591, PIL 14592, PIL 14594, PIL 14595, PIL 14597, PIL 14600). Interpretado como una traza de locomoción (Repichnia) de origen discutido. Frenguelli (1950) lo consideró producido por un "pequeño vertebrado cuadrúpedo que caminaba a saltos", mientras Casamiquela (1965) notó su similitud con trazas de limúlidos, aunque sin descartar totalmente la posibilidad de un productor vertebrado. Autores subsecuentes (e.g. Aceñolaza y Buatois, 1991, 1993; Buatois y Mángano, 1993a) lo consideraron producido por xifosúridos.

***Rusophycus*** isp. (figura 5.C): Trazas bilobadas cortas, en forma de grano de café. No se observa ornamentación en los lóbulos. En algunos ejemplares se observan marcas laterales. Los individuos se disponen alineados, formando una cadena de estructuras de trayectoria curvada. El ancho de la traza es 1,3-2,0 mm y la longitud, 0,6-1,2 mm. Preservados en hiporelieve positivo. 9 ejemplares en 1 muestra (PIL 14586). Interpretada como una traza de descanso (cubichnia) de un artrópodo que fue desplazándose progresivamente en una dirección definida. Las marcas laterales reflejan el arrastre de las espinas genales. Estas formas son similares a aquéllas tradicionalmente asignadas a *Isopodichnus*, aquí considerado un

sinónimo reciente de *Cruziana* y *Rusophycus* (Bromley y Asgaard, 1972).

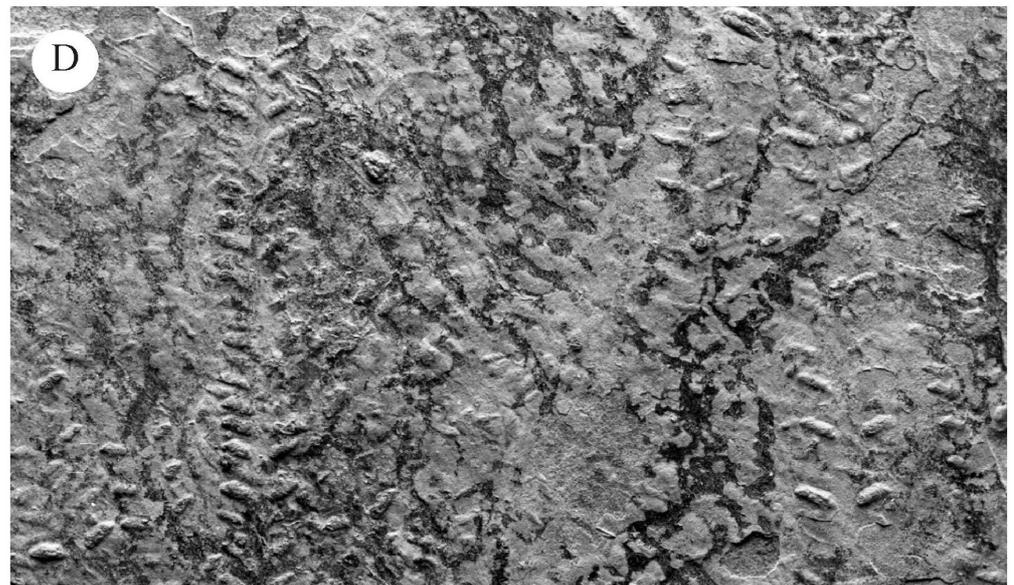
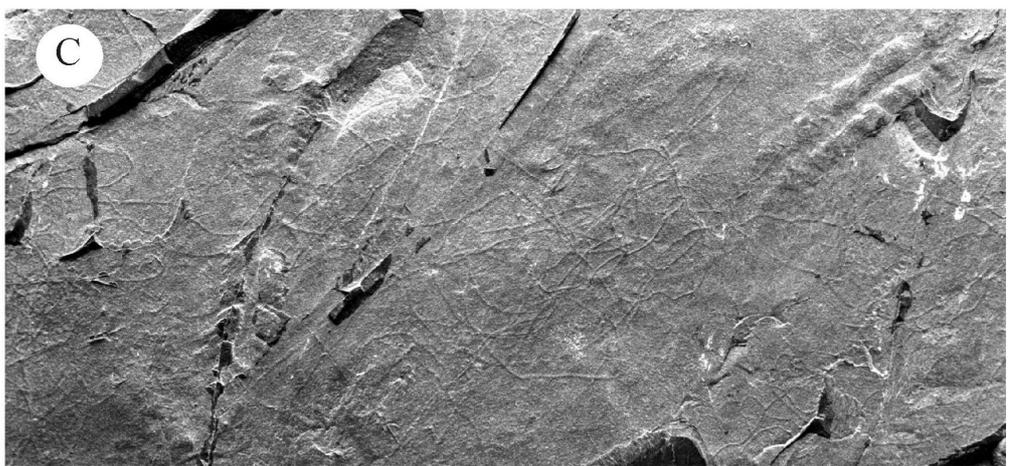
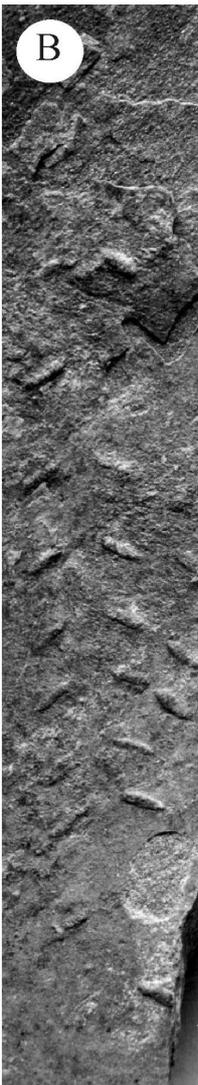
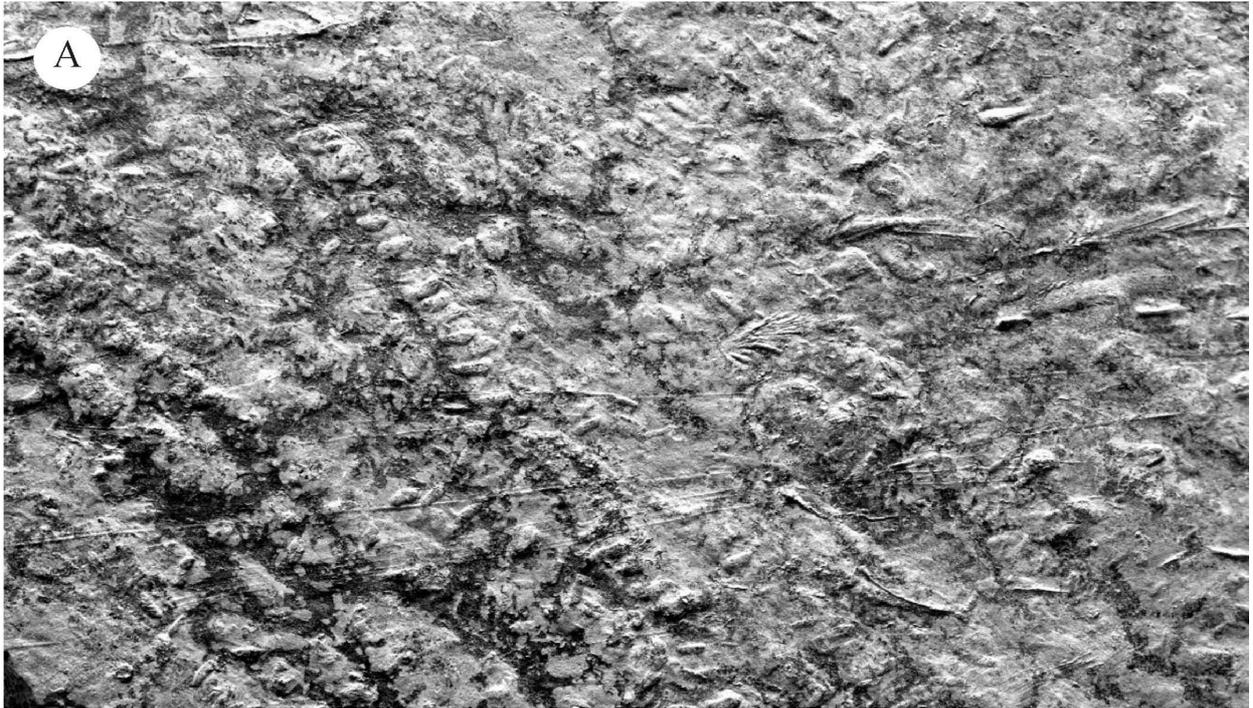
**?*Treptichnus bifurcus*** Miller 1889 (figura 5.D): Sistema tridimensional de tubos con un diseño en planta en zigzag. En los puntos de unión de segmentos se observan proyecciones que ponen de manifiesto la existencia de componentes inclinados con respecto al plano de estratificación. El diámetro de la traza es 0,1-0,2 mm y las proyecciones tienen una longitud máxima de 1,5 mm. Preservado en hiporelieve positivo. 1 ejemplar en 1 muestra (PIL 14599). Interpretada como una estructura de alimentación (fodinichnia) de organismos vermiformes o larvas de insectos. La preservación parcial impide una asignación definitiva. El icnogénero *Treptichnus* ha sido discutido por Maples y Archer (1987) y Buatois y Mángano (1993b), entre otros.

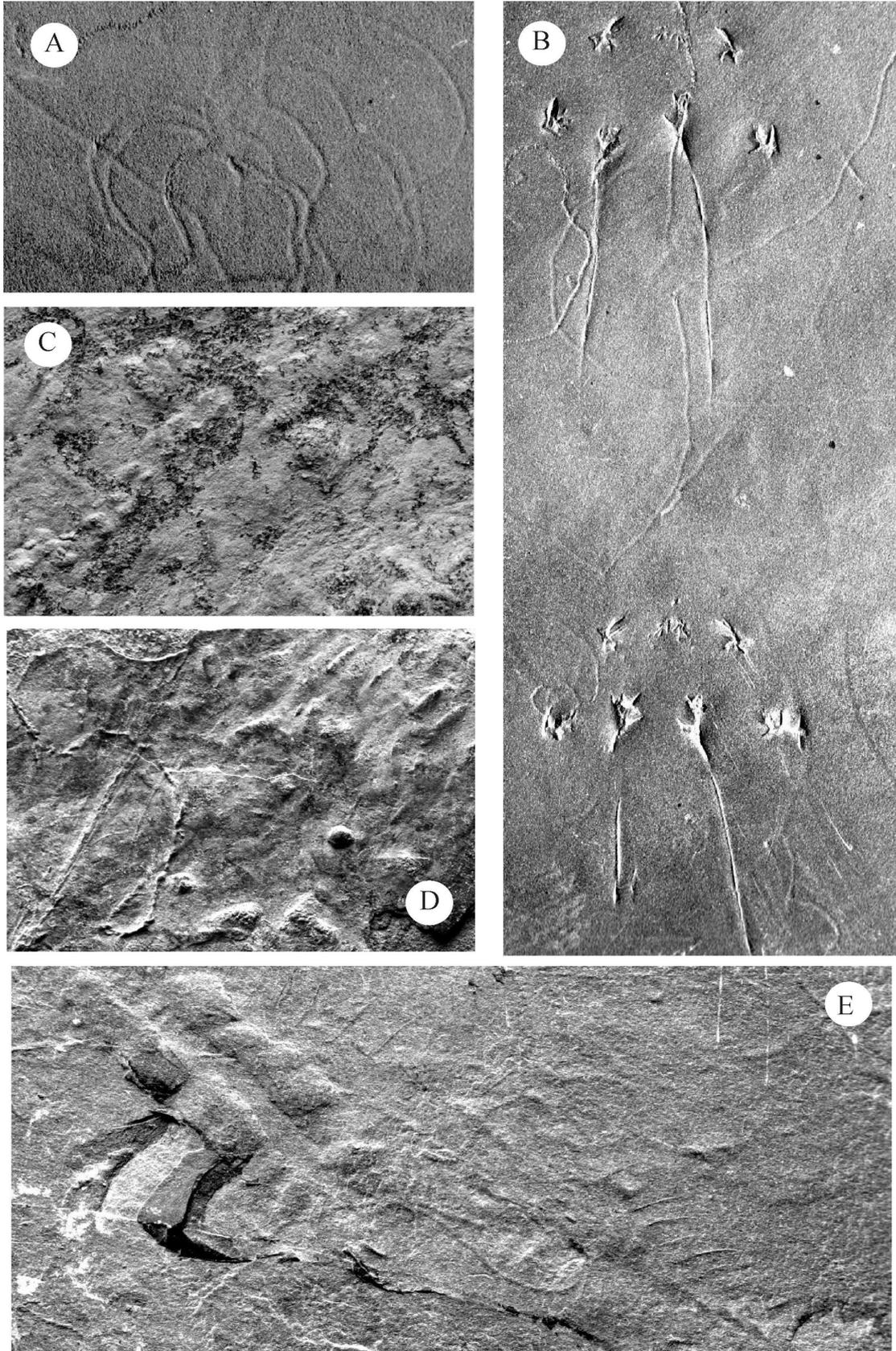
**?*Umfolozia*** isp. (figura 5.E): Serie de huellas elongadas, orientadas en forma perpendicular al eje y mostrando simetría opuesta. El curso de la traza es recto. El diámetro de las impresiones de los apéndices es 0,1-0,2 mm y la longitud, 3,4-4,7 mm. El ancho interno es 4,1-6,2 mm y el ancho externo, 10,9-14,5 mm. Preservada en hiporelieve positivo. 1 ejemplar en 1 muestra (PIL 14600). Interpretada como una traza de locomoción (repichnia) de artrópodos (Anderson, 1981). La preservación parcial impide una asignación precisa.

***Undichna britannica*** Higgs 1988 (figura 6.A): Pistas horizontales sinuosas formadas por un par de ondas sinusoidales irregulares fuera de fase, cortando una a la otra. El diámetro de las impresiones es 0,4-1,4 mm. La longitud de onda es 26,2-39,8 mm y la amplitud es 7,8-15,5 mm. Preservada en hiporelieve positivo. 1 ejemplar en 1 muestra (PIL 14590). Interpretado como una traza de locomoción (repichnia) de peces (Anderson, 1976, Higgs, 1988). Recientes discusiones sobre *Undichna* pueden encontrarse en Buatois y Mángano (1994a) y de Gibert *et al.* (1999), entre otros.

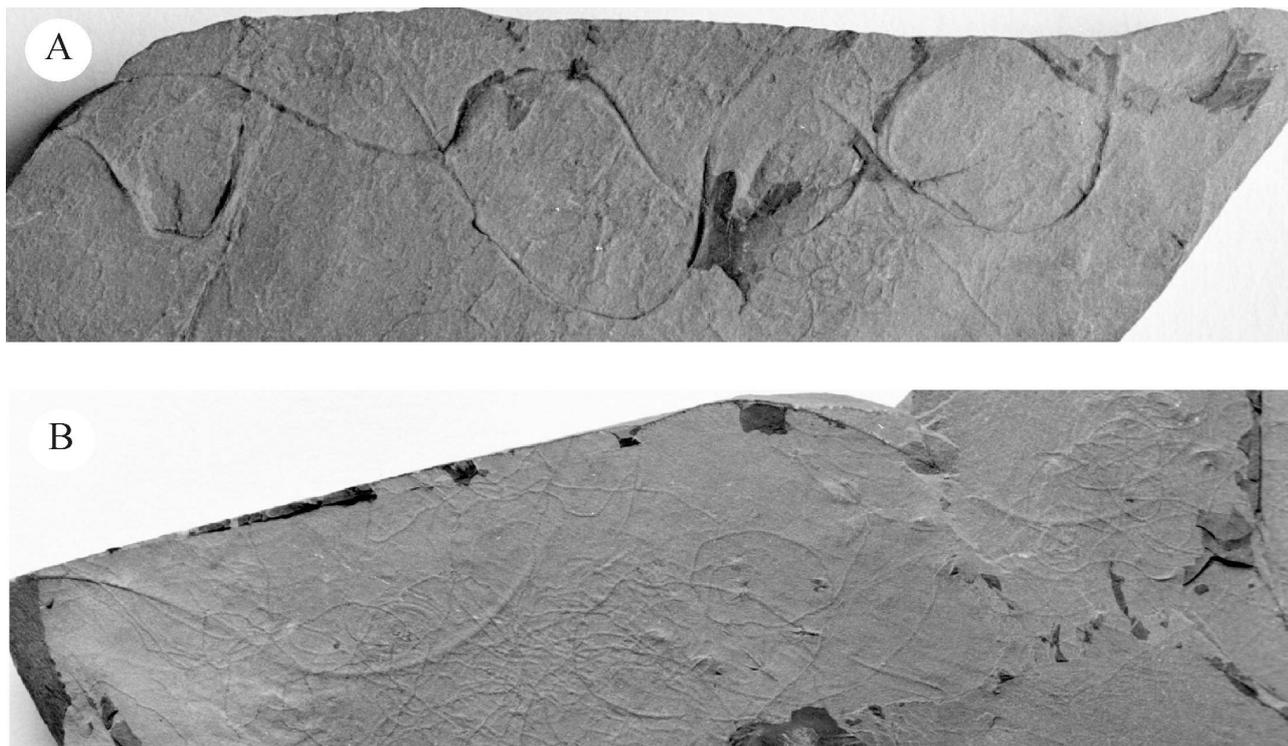
***Undichna*** isp. (figura 6.B): Pistas horizontales sinuosas formadas por una única onda. El diámetro de las impresiones es 0,4-1,5 mm. La longitud de onda es 109,6 mm (única observable) y la amplitud es 23,7-28,3 mm. Preservada en hiporelieve positivo. 1 ejem-

**Figura 4. *Maculichna carboniferus*** del Carbonífero de Huerta de Huachi. / ***Maculichna carboniferus*** from the Carboniferous of Huerta de Huachi. **A.** Vista general. Nótese la existencia de numerosas marcas inorgánicas de objetos cortando a las huellas de artrópodos y generalmente perpendiculares a éstas. En el centro de la foto se observa una pseudotrayectoria que en realidad corresponde a una forma transicional entre calcos en chevrón y surco. PIL 14599. x1,1. / *General view. Note the presence of several inorganic tool marks crosscutting arthropod trackways, generally displaying a perpendicular orientation. A pseudotrache is observed on the center; it is a transitional chevron-groove mark.* **B.** Capa exhibiendo alta densidad de ejemplares permitiendo apreciar marcadas variaciones en la morfología y número de impresiones de apéndices preservados. PIL 14578. x2,1. / *Bed showing high density of individuals allowing examination of remarkable variations in morphology and number of appendage impressions preserved.* **C.** Preservación en lutitas acumuladas por decantación donde la definición de las huellas es muy pobre. PIL 14600. x0,8. / *Preservation in shales accumulated from sediment fallout where definition of track morphology is rather poor.* **D.** Variación preservacional mostrando sólo uno de los elementos del par de huellas. PIL 14586. x1. / *Preservational variety showing only one of the elements of the paired tracks.*





**Figura 5.** Trazas fósiles del Carbonífero de Huerta de Huachi. *Trace fossils from the Carboniferous of Huerta de Huachi.* **A.** *Mermia caric-kensis*. PIL 14585. x2. **B.** *Orcheteropus atavus*. PIL 14579. x1,4. **C.** *Rusophycus* isp. formando cadenas de ejemplares. PIL 14586. x4. **D.** *?Treptichnus bifurcus* (izquierda). Se observa un ejemplar de *Maculichna carboniferus* asociado (derecha). PIL 14599. x2,5. **E.** *?Umfolozia* isp. cortando un ejemplar pobremente preservado de *Maculichna carboniferus*. PIL 14600. x3.



**Figura 6.** Pistas de peces del Carbonífero de Huerta de Huachi. *Fish trails from the Carboniferous of Huerta de Huachi. A. Undichna britannica.* x1,2. **B. Undichna** isp. x 1.

plar en 1 muestra (PIL 14597). La preservación parcial impide una asignación definitiva, pero se notan similitudes con *U. unisulca* definida por de Gibert *et al.* (1999) y reconocida muy recientemente para el Carbonífero por Soler-Gijón y Moratalla (2001).

La icnofauna de Huerta de Huachi es moderadamente diversa y consiste en pistas y huellas superficiales a subsuperficiales producidas por una epifauna móvil, encontrándose ausentes las estructuras de organismos infaunales. Si bien la traza de locomoción *Orcheateropus atavus* es la traza más conspicua, las pistas de pastoreo, referidas por Frenguelli (1950) a *Nemertites* y reasignadas en este trabajo a diversos icnotaxones (*e.g. Gordia marina, Mermia carickensis*), son las estructuras dominantes. El pequeño tamaño y el escaso relieve de estas estructuras dificulta su identificación y hace que frecuentemente pasen desapercibidas, a diferencia de lo que sucede con las huellas de locomoción. La icnofauna acompañante incluye también pistas de peces (*Undichna britannica*), posibles trazas de alimentación (*?Circulichnis montanus, ?Treptichnus bifurcus*), trazas de descanso (*Rusophycus* isp.) y otras huellas de artrópodos (*e.g. Diplichnites gouldi*).

Cuando se compara el contenido icnológico de las lutitas acumuladas por decantación con la asociación preservada en la base de las turbiditas diluidas surgen algunas diferencias. Las bases de las turbiditas diluidas están cubiertas por una asociación de alta densidad y baja diversidad dominada por *Maculichna*

*carboniferus*. Muy localmente se presentan otras formas (*Rusophycus* isp., *?Umfolozia* isp., *?Treptichnus bifurcus*). No se preservan pistas de pastoreo en estos depósitos. Las estructuras biogénicas están cortadas por marcas de objeto de tipo inorgánicas, indicando el origen preturbidítico de la suite de icnofósiles. Algunas de las marcas inorgánicas representan formas transicionales entre calcos en chevrón y surco y pueden ser confundidas con icnofósiles (figura 4.A). Son idénticas a las ilustradas por Buatois y Mángano (1994b, fig. 6A) como *ruffled groove grading to uncut chevron mark* y por Dzulynski (2001, figs. 24, 28, 48) en su catálogo de estructuras en turbiditas. Estructuras idénticas, referidas como *comet-shaped trace fossils*, han sido interpretadas como trazas fósiles por Pazos (2000, 2002b). Al igual que la suite preservada en las lutitas, la de las turbiditas diluidas refleja la actividad de la fauna residente. Sin embargo, en el caso de estas últimas, la erosión generada por la corriente de turbidez removi6 la totalidad de las trazas más superficiales, principalmente las pistas de pastoreo, quedando sólo preservadas como *undertracks* las huellas de artrópodos.

La icnofauna de Huerta de Huachi habría sido producida principalmente por artrópodos y, tal vez, organismos vermiformes (*e.g. nematomorfos*). Con la excepción de las pistas de peces, no se han hallado trazas de vertebrados. La composición y características de la icnofauna sugieren la actividad de una epifauna móvil desarrollada bajo condiciones subácueas. Las caracte-

terísticas generales de la asociación permiten considerarla un ejemplo de la icnofacies de *Mermia*.

## Discusión

### *Las icnofaunas como indicadoras de paleosalinidad*

La distinción entre ambientes de salinidad normal, salobres y de agua dulce es uno de los aspectos en el que la icnología ha resultado más exitosa (e.g. Wightman *et al.*, 1987; Pemberton y Wightman, 1992; MacEachern y Pemberton, 1994; Mángano y Buatois, 1997; Buatois *et al.*, 1997b; Gingras *et al.*, 1999). Este hecho se debe a que la salinidad es un factor limitante de primer orden que controla la distribución de la fauna bentónica. La adaptación a ambientes dulceacuícolas, hipo o hipersalinos requiere de una serie de marcados cambios en los mecanismos fisiológicos de los organismos (e.g. Little, 1990), adaptaciones que se reflejan en las estructuras biogénicas producidas por éstos. Se ha señalado al respecto que, si bien la distribución de estructuras sedimentarias físicas es independiente de la salinidad, la distribución de las estructuras sedimentarias biogénicas no lo es (Buatois *et al.*, 1997b).

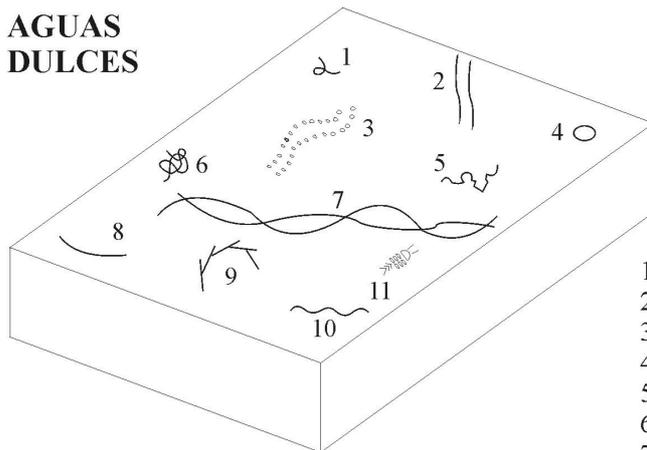
El denominado "modelo de aguas salobre" postulado a partir de los estudios de Wightman *et al.* (1987) y Pemberton y Wightman (1992) ha permitido distinguir ambientes marinos marginales de naturaleza salobre de ambientes marinos abiertos con condiciones de salinidad normal (e.g. Ranger y Pemberton 1988, 1992; Benyon y Pemberton, 1992, MacEachern y Pemberton, 1994; MacEachern *et al.*, 1998, 1999a,b; Buatois y Mángano, 1997; Mángano y Buatois, 1997; Buatois *et al.*, 1999). Estos estudios permiten enumerar las siguientes características como típicas de icnofaunas marinas marginales: (1) baja icnodiversidad, (2) formas típicamente marinas, (3) dominio de estructuras de organismos infaunales, (4) estrategias oportunistas, (5) mezcla de trazas de las icnofacies de *Skolithos* con una icnofacies de *Cruziana* empobrecida, (6) grado de bioturbación variable, (7) suites mono-específicas y (8) reducción de tamaño en algunas formas. Si bien este modelo surgió originalmente de la integración de estudios icnológicos en el Mesozoico con estudios en ambientes actuales, con posterioridad la información se amplió incorporando datos del Paleozoico (ver discusión en Buatois *et al.*, 1997b). De hecho, en la actualidad se trabaja en una comparación de icnofaunas salobres a lo largo del Fanerozoico que permita calibrar temporalmente el modelo (Buatois *et al.*, 2001a). Generalmente, los depósitos de aguas salobres de edad paleozoica exhiben menor bioturbación y aún menor icnodiversidad que sus equivalentes mesozoicos (e.g. Mángano y Buatois, 1997; Buatois *et al.*, 1999).

Las características antes mencionadas responden a mecanismos adaptativos desarrollados por la fauna bentónica marina para sobrevivir en ambientes salobres. Por ejemplo, una estrategia fundamental para minimizar las variaciones de salinidad es la de construir excavaciones ya que las fluctuaciones de salinidad son mucho menores dentro del sedimento que en la interfase agua-sedimento (Sanders *et al.*, 1965). Consecuentemente, las asociaciones salobres tienden a estar dominadas por estructuras intraestratales formadas por organismos infaunales y no por pistas superficiales de epifaunales (Pemberton y Wightman, 1992). También se ha demostrado que algunas trazas de aguas salobres, principalmente aquellas producidas por organismos vermiformes, bivalvos y ofiuroideos, experimentan una considerable reducción de tamaño en comparación con sus equivalentes marinos de salinidad normal (Hakes, 1985; Mángano *et al.*, 1999; Gingras *et al.*, 1999). Asimismo, la diversidad de la fauna bentónica varía considerablemente a lo largo de un gradiente de salinidad (Remane y Schlieper, 1971). La diversidad de organismos es máxima en ambientes de salinidad normal, decreciendo gradualmente hasta alcanzar un mínimo en ambientes de aguas salobres (oligo a mesohalinos) y presentando un pico secundario de diversidad bajo condiciones de agua dulce. Las variaciones de diversidad de organismos se reflejan también en diversidad de estructuras biogénicas producidas (Ekdale, 1988; Buatois *et al.*, 1997b).

Como consecuencia de esto, depósitos acumulados en sectores de transición fluvio-estuarinos contienen icnofaunas formadas bajo condiciones de agua dulce (Buatois *et al.*, 1997b, 1998b). Esta icnofauna se caracteriza por: (1) icnodiversidad moderada a alta, (2) formas típicamente presentes en ambientes continentales, (3) dominio de pistas superficiales y ausencia de excavaciones de organismos infaunales, (4) estructuras temporarias formadas por una fauna detritívora móvil, (5) combinación de elementos de las icnofacies continentales de *Mermia* y *Scoyenia*, (6) densidad moderada de icnotaxones individuales, y (7) ausencia de suites mono-específicas. Las icnofaunas de estos ambientes están dominadas por huellas de artrópodos y pistas superficiales de pastoreo, incluyendo también marcas de raíces y trazas de vertebrados (tetrápodos y peces).

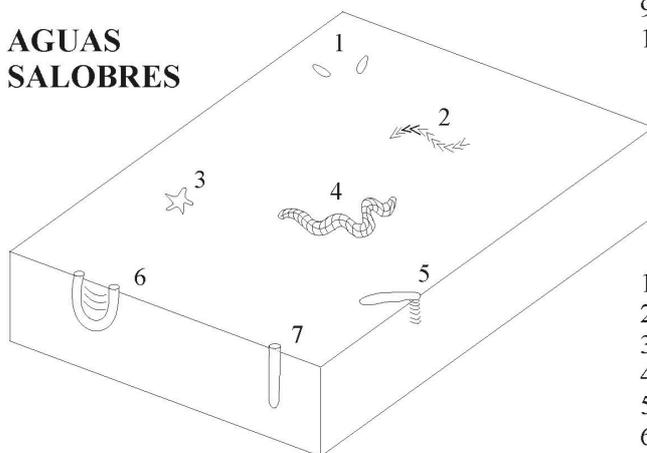
Mientras el decrecimiento gradual en diversidad desde condiciones eurihalinas a mesohalinas trae aparejado icnofaunas marinas cada vez más empobrecidas, las asociaciones de icnofósiles de agua dulce representan la actividad de una fauna bentónica de distinta naturaleza. Como consecuencia, las icnofaunas formadas a lo largo de un gradiente de salinidad normal a salobre registran todo un espectro de mezcla, pero aquéllas desarrolladas bajo condiciones

**AGUAS  
DULCES**



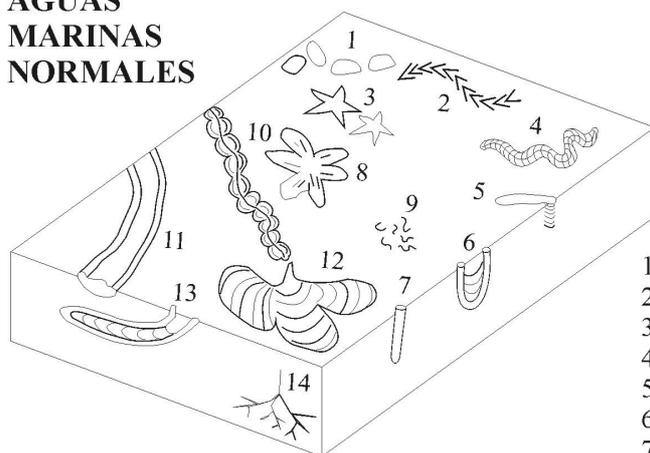
- 1- *Gordia*
- 2- *Diplopodichmus*
- 3- *Diplichmites*
- 4- *Circulichnis*
- 5- *Helminthopsis*
- 6- *Mermia*
- 7- *Undichna*
- 8- *Helminthoidichnites*
- 9- *Treptichmus*
- 10- *Cochlichmus*

**AGUAS  
SALOBRES**



- 1- *Lockeia*
- 2- *Protovirgularia*
- 3- *Asteriacites*
- 4- *Psammichnites*
- 5- *Teichichmus*
- 6- *Diplocraterion*
- 7- *Skolithos*

**AGUAS  
MARINAS  
NORMALES**



- 1- *Lockeia*
- 2- *Protovirgularia*
- 3- *Asteriacites*
- 4- *Psammichnites*
- 5- *Teichichmus*
- 6- *Diplocraterion*
- 7- *Skolithos*
- 8- *Asterosoma*
- 9- *Phycosiphon*
- 10- *Nereites*
- 11- *Curvolithus*
- 12- *Zoophycos*
- 13- *Rhizocorallium*

**Figura 7.** Reconstrucciones esquemáticas de icnofaunas correspondientes a condiciones de aguas dulces, aguas salobres y aguas marinas normales. Nótese que la icnofauna de aguas salobres es una icnofauna marina normal empobrecida y no una mezcla de icnofaunas marinas normales y de aguas dulces. *Schematic reconstructions of freshwater, brackish water and fully marine ichnofaunas. The brackish water ichnofauna is a depauperate fully marine ichnofauna rather than a mixed freshwater and fully marine ichnofauna.*

de agua dulce frecuentemente no presentan elementos en común con las asociaciones de aguas salobres (Buatois *et al.*, 1997b; Mángano y Buatois, 1997). Las icnofaunas de aguas salobres no resultan de una combinación de icnofaunas de agua dulce e icnofaunas de salinidad normal, sino que registran la actividad de una fauna marina empobrecida (Wightman *et al.*, 1987).

*Condiciones paleoambientales y paleoecológicas asociadas a la transgresión postglacial en la cuenca Paganzo*

Distintos modelos se han postulado en la región de Precordillera para explicar las condiciones paleoambientales y distribución de facies carboníferas transgresivas en el ámbito occidental de la cuenca Paganzo, desde lagos (*e.g.* Limarino *et al.*, 1986; Buatois *et al.*, 1994) y fiordos (*e.g.* Buatois y Mángano, 1992; Limarino *et al.*, 2001; Pazos, 2002a) a estuarios (Pazos, 1999b, 2002a) y plataformas glaciarias (*e.g.* Bercowski *et al.*, 1990; Bercowski y Milana, 1990). El estudio de la icnofauna de Huerta de Huachi ayuda a entender las condiciones de salinidad dominantes durante la depositación de la sucesión.

La figura 7 ilustra reconstrucciones de icnofaunas carboníferas típicas correspondientes a tres situaciones en relación con condiciones de salinidad: aguas dulces, aguas salobres y aguas de salinidad normal. Estas reconstrucciones son presentadas como un recurso gráfico que facilita la visualización de asociaciones arquetípicas. Se señala, sin embargo, que no debe ponerse el énfasis en los icnotaxones particulares que se mencionan, sino en las características ecológicas, etológicas y tafonómicas de las icnofaunas. El denominado "enfoque paleoecológico" prioriza el análisis de asociaciones de icnofósiles en términos tales como estrategias de alimentación, patrones de comportamiento, etc., como respuestas a las condiciones ambientales que controlaron la distribución de la fauna bentónica (Buatois *et al.*, 2002). Esta aproximación al registro icnológico pone de relieve la integración de información icnológica con otras evidencias biológicas (análisis de cuerpos fósiles) y sedimentológicas (análisis de facies y estratigráfico), mediatizadas por filtros tafonómicos, como vía de acceso hacia la interpretación en términos de ambientes depositacionales. De este modo, esta aproximación se opone al denominado *checklist approach*, enfoque que determina el ambiente de sedimentación sobre la base de un simple listado de las formas presentes sin un análisis previo de los parámetros paleoecológicos en juego. Parte de las discrepancias en las interpretaciones se deben en muchos casos a la aplicación de este último enfoque que pasa de un mero listado icnota-

xonómico al ambiente de sedimentación, saltando todos los pasos intermedios.

Las características de la icnofauna de Huerta de Huachi sugieren que la misma se habría desarrollado bajo condiciones de agua dulce. El dominio de trazas superficiales de organismos epifaunales y la ausencia de estructuras de organismos infaunales indican que no hubo fluctuaciones significativas en los niveles de salinidad, característica diagnóstica de los ambientes salobres. Este hecho se refleja en la restricción de las estructuras biogénicas a los planos de estratificación y la ausencia de verdadera bioturbación que oblitere la fábrica primaria. La preservación de delicadas estructuras superficiales habría sido imposible en un sedimento que albergase una infauna marina ya que la actividad de tales organismos tiende a destruir las estructuras biogénicas dejadas por la epifauna. A su vez, las distintas suites estudiadas en Huerta de Huachi están invariablemente representadas por varios icnotaxones, en contrapartida con las típicas suites monoespecíficas que caracterizan los ambientes salobres. La icnodiversidad de la asociación estudiada es relativamente alta, hecho contrastante con las icnofaunas salobres, que generalmente se encuentran muy empobrecidas. Asimismo, icnogéneros indicadores de influencia marina (*e.g.* *Asteriacites*, *Psammichnites*, *Curvolithus*), que son representantes típicos de icnofaunas carboníferas, se encuentran ausentes en la asociación descrita. Cuando se compara esta asociación con clásicas icnofaunas salobres de similar edad se ponen de relieve las marcadas diferencias entre éstas y la asociación aquí descrita (*e.g.* Hakes, 1976, 1977, 1985; Miller y Knox, 1985; Martino, 1989; Devera, 1989; Greb y Chesnut, 1994; Rindsberg, 1994; Mángano y Buatois, 1997). Puede argumentarse que estas asociaciones corresponden al Carbonífero del hemisferio norte, desarrolladas bajo condiciones tropicales. Sin embargo, icnofaunas salobres virtualmente idénticas a las de Laurasia han sido registradas en el ámbito del Gondwana, específicamente en la Formación Río Bonito (Buatois *et al.*, 2001b, 2001c). Por el contrario, los componentes de la icnofauna de Huerta de Huachi son típicos, si bien no necesariamente exclusivos, de asociaciones de agua dulce. Esta interpretación es coherente con la ausencia de restos de plancton marino en las capas portadoras de icnofósiles que exhiben una palinoflora integrada exclusivamente por elementos de origen terrestre.

Hasta aquí la discusión se ha centrado en condiciones paleoecológicas, esencialmente salinidad, prescindiendo totalmente de un análisis en función de ambientes de depositación particulares. En principio, icnofaunas como las aquí descritas pueden presentarse tanto en cuerpos de agua desarrollados en planicies de inundación y lagos, como en am-

bientes de fiordo. Los cuerpos de agua formados en planicies de inundación son poco profundos y de carácter efímero, por lo que pueden descartarse en el presente caso en función de las características sedimentológicas de los depósitos estudiados. La distinción entre ambientes lacustres y ambientes de fiordo sobre la base de evidencias sedimentológicas e icnológicas es compleja. De hecho, cuencas lacustres elongadas formadas en las adyacencias de sistemas de fiordos han sido denominadas “lagos de fiordo” (Eyles *et al.*, 1991). En el presente caso, las evidencias regionales de conexión marina favorecen la hipótesis de un fiordo en lugar de un lago cerrado.

Recientemente, Buatois *et al.* (2001d) han recurrido al concepto de “paleoecosistema anactualístico” postulando que la glaciación gondwánica neopaleozoica estuvo caracterizada por el desarrollo de ecosistemas que no tienen equivalentes en términos de análogos actuales. Estos autores notaron que los depósitos vinculados a la transgresión postglacial en la cuenca Paganzo (namuriana-wesfaliana) y en la cuenca Paraná (estefaniana-aseliana) contienen icnofaunas de naturaleza continental en sucesiones que localmente exhiben evidencias de influencia marina (e.g. acritarcos). Si bien, como fue señalado, estas sucesiones se habrían acumulado en un ambiente de fiordo, existen diferencias de escala. La marcada descarga de agua dulce durante la deglaciación habría generado la migración del límite de salinidad hacia el mar, a distancias de la costa mucho mayores que las observables en sistemas de fiordos actuales. De este modo, se habrían establecido ecosistemas de naturaleza “continental” en ambientes de fisiografía prácticamente marina. Cuando se analiza la extensión areal de la transgresión postglacial se detecta que la misma habría alcanzado hacia el este al paleovalle de Malanzán (Limarino *et al.*, 2001; Gutierrez y Limarino, 2001). Si se integra la información icnológica con los datos sedimentológicos, estratigráficos y palinológicos, se observa que la presencia de icnofaunas de agua dulce en sucesiones con presencia local de acritarcos se mantiene constante desde la región de Malanzán hasta el borde occidental de la cuenca Paganzo por una distancia cercana a los 250 kilómetros medida en forma perpendicular a la paleocosta regional. Este hecho pone de relieve la magnitud de los sistemas de fiordos que se establecieron en la región gondwánica durante la fase de postglaciación y las condiciones paleoecológicas que controlaron el desarrollo de las biotas.

### Agradecimientos

Rafael Herbst brindó amablemente información sobre la ubicación de la localidad estudiada y Silvia Césari analizó las mues-

tras para palinología. Agradecemos a numerosos colegas por las valiosas discusiones mantenidas, particularmente a Simon Braddy, Oscar Limarino, Oscar López Gamundí y Pablo Pazos. Rodolfo Casamiquela efectuó comentarios sobre las huellas de Bahía La Lancha. Jorge Genise y Rodrigo Soler Guilón arbitraron cuidadosamente el manuscrito. Eric Gomez Hasselrot colaboró en las tareas de campo y Rodolfo Aredes se encargó de la preparación de los especímenes y de controlar la lista bibliográfica. Los dibujos fueron realizados por Eric Gomez Hasselrot y Daniel Ruiz Holgado. Los fondos para la realización de estos estudios han sido proporcionados por la Fundación Antorchas y la Agencia de Promoción en Ciencia y Tecnología (LAB).

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 Upper Paleozoic of Argentina. *Ichnos* 2: 183-201.
- Anderson, A.M. 1976. Fish trails from the early Permian of South Africa. *Palaeontology* 9: 397-409.
- Anderson, A. 1977. Turbidites and arthropod trackways in the Dwyka glacial deposits (Early Permian) of southern Africa. *Transactions of the Geological Society of South Africa* 78: 265-273.
- Anderson, A. 1981. The *Umfolozia* arthropod trackways in the Permian Dwyka and Ecca Series of South Africa. *Journal of Paleontology* 55: 84-108.
- Archer, A.W. y Maples, C.G. 1984. Trace-fossil distribution across a marine-to-nonmarine gradient in the Pennsylvanian of southwestern Indiana. *Journal of Paleontology* 58: 448-466.
- Benyon, B.M. y Pemberton, S.G. 1992. Ichnological signature of a brackish water deposit: an example from the Lower Cretaceous Grand Rapids Formation, Cold Lake oil sands area, Alberta. En: S.G. Pemberton (ed.), Applications of ichnology to petroleum exploration. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop* 17: 191-221.
- Bercowski, F. y Milana, J.P. 1990. Sedimentación glacialmarina: 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 Juan. *5º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (San Miguel de Tucumán, 1990), *Actas* 1, *Serie Correlación Geológica* 7: 73-76.
- Bossi, G. y Andreis, R. 1985. Secuencias deltaicas y lacustres del Carbónico del centro-oeste argentino. *10ª International Congress Carboniferous Stratigraphy* (Madrid, 1983), *Comptes Rendus* 3: 285-309.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1972. Freshwater *Cruziana* from the Upper Triassic of Jameson Land, East Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse Rapport* 49: 15-21.
- Bromley, R.G. y Asgaard, U. 1979. Triassic freshwater ichnocoenoses from Carlsberg Fjord, East Greenland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 28: 39-80.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1992. Abanicos sublacustres, abanicos submarinos o plataformas glacialmarinas? Evidencias icnológicas para una interpretación paleoambiental del Carbonífero de la cuenca Paganzo. *Ameghiniana* 29: 323-335.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1993a. 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. 1993b. The ichnotaxonomic status of *Plangtichnus* and *Treptichnus*. *Ichnos* 2: 217-224.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1994a. Pistas de peces en el

- Carbonífero de la cuenca Paganzo (Argentina): Su significado estratigráfico y paleoambiental. *Ameghiniana* 31: 33-40.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1994b. Lithofacies and depositional processes from a Carboniferous lake of Gondwana. Sierra de Narváz, northwest Argentina. *Sedimentary Geology* 93: 25-49.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1995. Sedimentary dynamics and evolutionary history of a Late Carboniferous Gondwanic lake at Northwestern Argentina. *Sedimentology* 42: 415-436.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1997. Icnología y caracterización de reservorios: Análisis de núcleos de subsuelo de la Formación Kearny, Carbonífero del sudoeste de Kansas. *1º Congreso Latinoamericano de Sedimentología, Sociedad Venezolana de Geólogos* (Porlamar, 1997), *Memorias* 1: 119-127.
- Buatois, L. A., Limarino, C. O. y Césari, S. 1994. Carboniferous lacustrine deposits from the Paganzo basin, Argentina. En: E. Gierlowski-Kordesch y K. Kelts (eds.), *Global Geological Record of Lake Basins* 1. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 135-140.
- Buatois, L.A., Jalfin, G. y Aceñolaza, F.G. 1997a. Permian nonmarine invertebrate trace fossils from southern Patagonia, Argentina: Ichnologic signatures of substrate consolidation and colonization sequences. *Journal of Paleontology* 71: 324-336.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1997b. The paradox of nonmarine ichnofaunas in tidal rhythmites: Integrating sedimentologic and ichnologic data from the Late Carboniferous of eastern Kansas, USA. *Palaio* 12: 467-481.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1998a. Taxonomic reassessment of the ichnogenus *Beaconichnus* and additional examples from the Carboniferous of Kansas, U.S.A. *Ichnos* 5: 287-302.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Maples, C.G. y Lanier, W.P. 1998b. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas. *Journal of Paleontology* 71: 152-180.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Carr, T.R. 1999. Sedimentology and ichnology of Paleozoic estuarine and shoreface reservoirs, Morrow Sandstone, Lower Pennsylvanian of Southwest Kansas, USA. *Current Research in Earth Sciences* 241: 1-27. <http://www.kgs.ukans.edu/Current/1999/buatois/buatois1.html>.
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mángano, M.G., Martin, A.J., Netto, R.G., Pemberton, S.G. y Zonneveld, J.-P. 2001a. Colonization of brackish-water environments through time: evidence from the trace-fossil record. *6º International Ichnofabric Workshop* (Porlamar, 2001), *Abstracts*: 25-26.
- Buatois, L.A., Netto, R.G. y Mángano, M.G. 2001b. Reinterpretación paleoambiental de la Formación Río Bonito (Pérmico de la Cuenca de Paraná) en el yacimiento de carbón de Iruí, Rio Grande do Sul, Brasil: Integración de análisis de facies, icnología y estratigrafía secuencial de alta resolución. *Geogaceta* 29: 26-28.
- Buatois, L.A., Netto, R.G. y Mángano, M.G. 2001c. Application of ichnologic studies to paleoenvironmental and sequence-stratigraphic analyses of Permian marginal- to shallow-marine coal-bearing successions of the Parana Basin, Brazil. *Annual Meeting American Association of Petroleum Geologists* (Denver, 2001), *Abstracts with Programs*, p. A28.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Netto, R.G. 2001d. Paleoeosistemas anactualísticos vinculados a la glaciación gondwánica: evidencias en el Paleozoico superior del oeste de Argentina y sur de Brasil. *Segundo Simposio Argentino Paleozoico superior* (Trelew, 2001), *Resúmenes*, p. 3.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Aceñolaza, F.G. 2002. *Trazas fósiles: Señales de comportamiento en el registro estratigráfico*. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Publicación 2, 382 pp.
- Casamiquela, R.M. 1965. Estudios icnológicos. Análisis de *Orchestropus atavus* Frenguelli y una forma afín del Paleozoico de Argentina. *Revista del Museo de La Plata* 4, *Paleontología* 24: 187-245.
- Dam, G. y Surlyk, F. 1992. Forced regressions in a large wave- and storm-dominated anoxic lake, Rhaetian-Sinemurian Kap Stewart Formation, East Greenland. *Geology* 20: 749-752.
- Dam, G. y Surlyk, F. 1993. Cyclic sedimentation in a large wave- and storm-dominated anoxic lake; Kap Stewart Formation (Rhaetian-Sinemurian), Jameson Land, East Greenland. En: H.W. Posamentier, C.P. Summerhayes, B.U. Haq y G.P. Allen (eds.), *Sequence Stratigraphy and Facies Associations. International Association of Sedimentologists Special Publication* 18: 419-448.
- Devera, J.A. 1989. Ichnofossil assemblages and associated lithofacies of the Lower Pennsylvanian (Caseyville and Tradewater Formations), southern Illinois. En: J.C. Cobb (coord.), *Geology of the Lower Pennsylvanian in Kentucky, Indiana, and Illinois. Illinois Basin Studies* 1: 57-83.
- Dzulynski, S. 2001. *Atlas Struktur Sedymentacyjnych Fliszu Karpackiego*. Institute of Geological Sciences Jagiellonian University, 132 pp.
- Ekdale, A.A. 1988. Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossil assemblages. *Palaio* 3: 464-472.
- Emmons, E. 1844. *The Taconic System: Based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island*. Caroll and Cook, 68 pp.
- Eyles, N., Mullins, H.T. y Hine, A.C. 1991. The seismic stratigraphy of Okanagan Lake, British Columbia; a record of rapid deglaciation in a deep 'fjord-lake' basin. *Sedimentary Geology* 73: 13-41.
- Fitch, A. 1850. A historical, topographical and agricultural survey of the County of Washington. Part 2-5. *Transactions of the New York Agricultural Society* 9: 753-944.
- Frenguelli, J. 1950. Ichnitas del Paleozoico superior del oeste argentino. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 5: 136-148.
- Furque, G. 1979. Descripción geológica de la Hoja 18c Jáchal. *Servicio Geológico Nacional, Boletín* 164.
- Gevers, T.W. y Twomey, A. 1982. Trace Fossils and their Environment in Devonian (Silurian?) Lower Beacon strata in the Asgard Range, Victoria Land, Antarctica. En: C. Craddock, J.K. Loveless, T.L. Vierima, y K.A. Crawford (eds), *Antarctic Geoscience*. University of Wisconsin Press, pp. 639-647.
- Gevers, T.W., Frakes, L.A., Edwards, L.N. y Marzolf, J.E. 1971. Trace fossils in the Lower Beacon sediments (Devonian), Darwin Mountains, southern Victoria Land, Antarctica. *Journal of Paleontology* 45: 81-94.
- de Gibert, J.M., Buatois, L.A., Fregenal-Martinez, M.A., Mángano, M.G., Ortega, F., Poyato-Ariza, F.J. y Wenz, S. 1999. The fish trace fossil *Undichna* from the Cretaceous of Spain: Taphonomic and palaeoenvironmental implications for the ichnogenus. *Palaentology* 42: 409-427.
- Gingras, M.K., Pemberton, S.G., Saunders, T. y Clifton, H.E. 1999. The ichnology of Modern and Pleistocene brackish-water deposits at Willapa Bay, Washington: Variability in estuarine settings. *Palaio* 14: 352-374.
- Gluszek, A. 1995. Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coalbearing succession, Upper Silesia, Poland. *Studia Geologica Polonica* 108: 171-202.
- Greb, S.F. y Chesnut Jr., D.R. 1994. Paleocology of an Estuarine Sequence in the Breathitt Formation (Pennsylvanian), Central Appalachian Basin. *Palaio* 9: 388-402.
- Gutierrez, 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.
- Hakes, W.G. 1976. Trace fossils and depositional environment of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *The University of Kansas Paleontological Contributions* 63: 1-46.
- Hakes, W.G. 1977. Trace fossils in Late Pennsylvanian cyclothems, Kansas. En: T.P. Crimes y J.C. Harper (eds.), *Trace Fossils* 2. *Geological Journal, Special Issue* 9: 209-226.
- Hakes, W.G. 1985. Trace fossils from brackish-marine shales, Upper Pennsylvanian of Kansas, U.S.A. En: H.A. Curran (ed.),

- Biogenic Structures: their use in interpreting depositional environments. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 35: 21-35.
- Han, Y. y Pickerill, R.K. 1995. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. *Ichnos* 4: 83-118.
- Higgs, R. 1988. Fish trails in the Upper Carboniferous of south-west England. *Palaeontology* 31: 55-272.
- Hitchcock, E. 1858. *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut valley, especially its fossil footprints*. W. White, 220 pp.
- Johnson, E.W., Briggs, D.E.G., Suthren, R.J., Wright, J.L. y Tunnicliff, S.P. 1994. Non-marine arthropod traces from the subaerial Ordovician Borrowdale Volcanic Group, English Lake District. *Geological Magazine* 131: 395-406.
- Ksiazkiewicz, M. 1968. O niektórych problematykach z flissu Karpat Polskich (Czesc). *Polskiego Towarzystwa Geologicznego W. Krakowie* 38: 3-17.
- Limarino, C.O. 1987. Paleoambientes sedimentarios y paleogeografía de la sección inferior del Grupo Paganzo en el Sistema del Famatina. *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 39: 145-178.
- Limarino, C.O. y Césari, S. 1988. Paleoclimatic significance of the lacustrine Carboniferous deposits in northwest Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 65: 115-131.
- Limarino, C.O., Sesarego, H., Césari, S. y Lopez Gamundí, 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.I., Marensi, S., Gutierrez, P.R. y Tripaldi, A. 2001. Desarrollo paleogeográfico y sedimentología de la transgresión namuriana en la Cuenca Paganzo. *Segundo Simposio Argentino Paleozoico superior* (Trelew, 2001), *Resúmenes* p. 15.
- Little, C. 1990. *The Terrestrial Invasion. An Ecophysiological Approach to the Origins of Land Animals*. Cambridge University Press, 304 pp.
- Lopez Gamundí, 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.
- MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1994. Ichnological aspects of incised valley fill systems from the Viking Formation of the Western Canada Sedimentary Basin, Alberta, Canada. En: R. Boyd, B.A. Zaitlin y R. Dalrymple (eds.), *Incised valley systems - Origin and sedimentary sequences. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Special Publication* 51: 129-157.
- MacEachern, J.A., Zaitlin, B.A. y Pemberton, S.G. 1998. High-Resolution Sequence Stratigraphy of Early Transgressive Deposits, Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada. *Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists* 82: 729-756.
- MacEachern, J.A., Stelck, C.R. y Pemberton, S.G. 1999a. Marine and marginal marine mudstone deposition: Paleoenvironmental interpretations based on the integration of ichnology, palynology and foraminiferal paleoecology. En: K.M. Bergman y J.W. Snedden (eds.), *Isolated Shallow Marine Sand Bodies: Sequence Stratigraphic Analysis and Sedimentological Interpretation. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 64: 205-225.
- MacEachern, J.A., Zaitlin, B.A. y Pemberton, S.G. 1999b. Coarse-grained, shoreline-attached, marginal marine parasequences of the Viking Formation, Joffre Field, Alberta, Canada. En: K.M. Bergman y J.W. Snedden (eds.), *Isolated Shallow Marine Sand Bodies: Sequence Stratigraphic Analysis and Sedimentological Interpretation. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 64: 273-296.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 1997. Análisis icnológico comparativo de planicies mareales carboníferas del este de Kansas. *Ier Congreso Latinoamericano de Sedimentología* (Porlamar, 1997), *Memorias* 2: 1-6.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Claps, G. 1996. Grazing trails formed by soldier fly larvae (Diptera, Stratiomyidae) and their paleoenvironmental and paleoecological implications for the fossil record. *Ichnos* 4: 163-167.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R. y Maples, C.G. 1999. The origin and paleoecologic significance of the trace fossil *Asteriacites* in the Pennsylvanian of Kansas and Missouri. *Lethaia* 32: 17-30.
- Maples, C.G. y Archer, A.W. 1987. Redescription of Early Pennsylvanian trace-fossils holotypes from the non-marine Hindostan Whetstone Beds of Indiana. *Journal of Paleontology* 61: 890-897.
- Martino, R.L. 1989. Trace fossils from marginal marine facies of the Kanawa Formation (Middle Pennsylvanian), west Virginia. *Journal of Paleontology* 63: 389-403.
- McCann, T. y Pickerill, R. K. 1988. Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. *Journal of Paleontology* 62: 330-348.
- Miller, M. F. y Knox, L. W. 1985. Biogenic structures and depositional environments of a Lower Pennsylvanian coal-bearing sequence, northern Cumberland Plateau, Tennessee, U.S.A. En: H.A. Curran (ed.), *Biogenic Structures: their use in interpreting depositional environments. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 35: 121-150.
- Miller, S.A. 1889. *North American geology and palaeontology for the use of amateurs, students and scientists*. Western Methodist Book Concern, 664 pp.
- Pazos, P.J. 1999a. [Análisis litofacial y trazas fósiles de las formaciones Guandacol y Tupe en el Ámbito Occidental de la Cuenca Paganzo. Tesis Doctoral Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 467 pp. Inédita].
- Pazos, P.J. 1999b. Estratigrafía de alta resolución aplicada en la sección media de la Formación Guandacol, Cuesta de Huaco, Precordillera Central, Argentina. *I Simposio Argentino del Paleozoico Superior* (Anillaco, 1999), *Resúmenes*: 43-44.
- 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. The Late Carboniferous Glacial to Postglacial Transition: Facies and Sequence Stratigraphy, Western Paganzo Basin, Argentina. *Gondwana Research* 5: 467-487.
- Pazos, P.J. 2002b. 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.
- Pemberton, S.G. y Wightman, D.M. 1992. Ichnological characteristics of brackish water deposits. En: S.G. Pemberton (ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop* 17: 141-167.
- Pickerill, R.K. y Keppie, J.D. 1981. Observations on the ichnology of the Meguma Group (?Cambro Ordovician) of Nova Scotia. *Maritime Sediments and Atlantic Geology* 17: 130-138.
- Pickerill, R.K., Han, Y. y Jiang, D. 1998. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies - a Reply. *Ichnos* 5: 313-316.
- Plint, A.G. y Nummedal, D. 2000. The falling stage systems tract: recognition and importance in sequence stratigraphy. En: D. Hunt y R.L. Gawthorpe (eds.), *Sedimentary Responses to Forced Regressions. Geological Society Special Publication* 172: 1-17.
- Poiré, D.G., Morel, E. y Maggi, J.H. 1999. Facies diamictíticas en la Formación Bahía de La Lancha (Paleozoico), Estancia La Lila, Lago San Martín, Santa Cruz. *14º Congreso Geológico Argentino* (Salta, 1999), *Actas* 1: 425-428.
- Pollard, J.E. 1985. *Isopodichnus*, related arthropod traces and no-tostracans from Triassic fluvial sediments. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 76: 273-285.

- Pollard, J.E. y Walker, E. 1984. Reassessment of sediments and trace fossils from Old Red Sandstone (Lower Devonian) of Dunure, Scotland, described by John Smith (1909). *Geobios* 17: 567-576.
- Ranger, M.J. y Pemberton, S.G. 1988. Marine influence on the McMurray Formation in the Primrose area, Alberta. En: D.P. James y D.A. Leckie (eds.), Sequences, Stratigraphy, Sedimentology: Surface and Subsurface. *Canadian Society of Petroleum Geologists, Memoir* 15: 439-450.
- Ranger, M.J. y Pemberton, S.G. 1992. The sedimentology and ichnology of estuarine point bars in the McMurray Formation of the Athabasca Oil Sands Deposit, northeastern Alberta, Canada. En: S.G. Pemberton (ed.), Applications of ichnology to petroleum exploration. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop* 17: 401-421.
- Remane, A. y Schlieper, C. 1971. *Biology of Brackish Water*. John Wiley and Sons, 372 pp.
- 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.
- Sanders, H.L., Mangelsdorf, P.C. y Hampson, G.R. 1965. Salinity and faunal distribution in the Pocasset River, Massachusetts. *Limnology and Oceanography* 10 (Supplement): R216-R229.
- Smith, J. 1909. Upland Fauna of the Old Red Sandstone Formation of Carrick, Ayrshire. Kilwinning, Cross.
- Soler-Gijón, R. y Moratalla, J.J. 2001. Fish and tetrapod trace fossils from the Upper Carboniferous of Puertollano, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 171: 1-28.
- Volkheimer, W. 1962. Nuevos hallazgos del Paleozoico marino en la Precordillera de San Juan (con un perfil detallado del Carbónico). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 17: 97-104.
- Vyalov, O.S. 1971. Redkie problematiki iz mezozoya Pamira: Kaukaza. *Paleontologicheskii Sbornik* 7: 85-93.
- Walker, E.F. 1985. Arthropod ichnofauna of the Old Red Sandstone at Dunure and Montrose, Scotland. *Transactions Royal Society of Edinburgh* 76: 287-297.
- Wetzel, A. y Bromley, R.G. 1996. Re-evaluation of the ichnogenus *Helminthopsis* - a new look at the type material. *Palaeontology* 39: 1-19.
- Wetzel, A., Kamelger, A. y Bromley, R. 1998. Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies - a Discussion. *Ichnos* 5: 309-312.
- Wightman, D.M., Pemberton, S.G. y Singh, C. 1987. Depositional modelling of the Upper Mannville (Lower Cretaceous), east-central Alberta: implications for the recognition of brackish water deposits. En: R.W. Tillman y K.J. Weber (eds.), Reservoir Sedimentology. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication* 40: 189-220.

**Recibido:** 5 de setiembre de 2001.

**Aprobado:** 22 de agosto de 2002.