



D.25. ICNOLOGÍA DE AMBIENTES MARINOS DEL MESOZOICO Y CENOZOICO

Noelia B. CARMONA, Juan J. PONCE, Luis A. BUATOIS, María G. MÁNGANO

RESUMEN

Durante los últimos 40 años, la Icnología ha experimentado un significativo desarrollo. Esta disciplina tiene importantes implicancias no sólo para los estudios paleontológicos, sino también para los análisis paleoambientales y de estratigrafía secuencial. Este capítulo resume la información disponible para las unidades marinas mesozoicas y cenozoicas de la provincia del Chubut, con énfasis en la Formación Chenque (Mioceno). Asimismo, se analizan algunos aspectos sedimentológicos, paleoclimáticos y evolutivos de esta icnofauna neógena.

Palabras claves. *Icnología, Depósitos marinos someros, Cenozoico, Mesozoico, Chubut.*

ABSTRACT

During the last 40 years, significant progress has been made in the development of Ichnology, a discipline that has important implications for paleontological analysis and also for paleoenvironmental and sequence stratigraphical studies. This chapter provides a summary of the ichnological knowledge of the Mesozoic and Cenozoic marine units of the Chubut province, with an emphasis on the Miocene Chenque Formation. In addition, some sedimentologic, paleoclimatic and evolutionary aspects of the Neogene ichnofauna are explored.

Keywords. *Ichnology, Shallow-marine deposits, Cenozoic, Mesozoic, Chubut.*

INTRODUCCIÓN

En los últimos años la icnología ha experimentado un importante desarrollo. En parte, este hecho se ha debido al creciente reconocimiento de las trazas fósiles como herramientas de gran utilidad para refinar interpretaciones paleo-ambientales y en la identificación y entendimiento de superficies con importancia estratigráfica (MacEachern *et al.* 1992, 2012, Pemberton *et al.* 1992a,b, Gingras *et al.* 2001, Gibert y Robles 2005, Buatois y Mángano 2011). En tal sentido, el desarrollo de estudios en icnofacies sustrato-controladas permitió un importante avance en los análisis estratigráficos secuenciales para el reconocimiento de superficies aloestratigráficas. A su vez, ha surgido cada vez con mayor importancia una línea de investigación que enfatiza las aplicaciones de la icnología para reconstruir eventos en la historia de la vida y la evolución de ecosistemas (ver revisiones en Mángano y Buatois 2016a,b)

En este capítulo se sintetiza el conocimiento de la icnología de ambientes marinos del

Mesozoico y Cenozoico de la provincia del Chubut, en base a estudios propios realizados por los autores en los últimos quince años, y a la literatura del área de estudio. Por este motivo la mayor cantidad de información de este capítulo está conformada por la icnología de los depósitos del Cenozoico, en particular de la Formación Chenque (Fig. 1).

ICNOLOGÍA DEL MESOZOICO

Formación Mulanguíneu (Jurásico temprano)

En esta formación se reconoció la presencia de *Lapispira bispiralis* y *Rhizocorallium* isp. (Pagani *et al.* 2012). En particular el icnogénero *Lapispira* había sido reconocido previamente en el Sinemuriano-Pliensbachiano del sur de Mendoza (Lanés *et al.* 2007), mientras que la edad de la Formación Mulanguíneu correspondería al Pliensbachiano tardío (Pagani *et al.* 2012). En esta formación los mencionados icnotaxones fueron

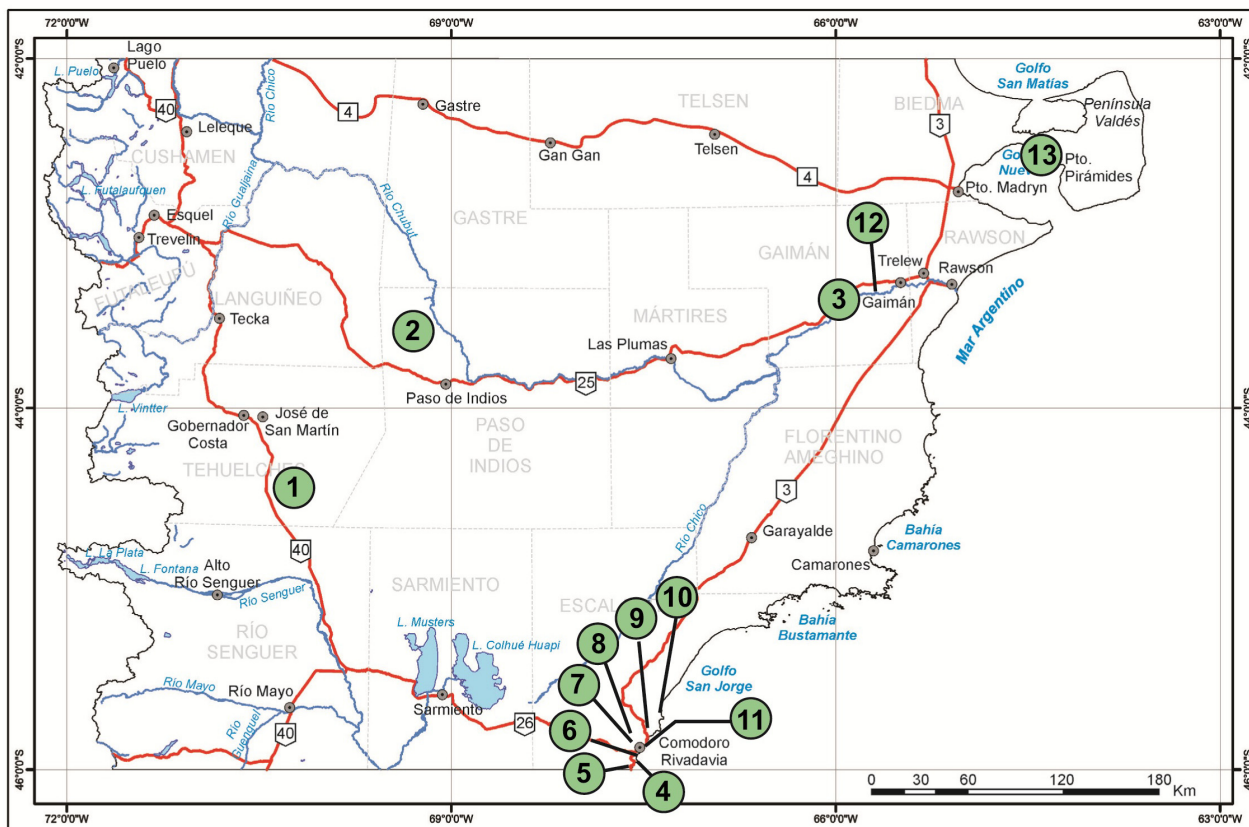


Fig. 1. Mapa de la provincia de Chubut donde se indica la ubicación de las localidades referidas en el trabajo. 1) Formación Mulanguíneu (Jurásico temprano) en la sierras de Betancourt. 2) Formación Lefipán (Maastrichtiano-Paleoceno) en el valle medio del río Chubut. 3) Formación Salamanca (Daniano) en el área de campamento Villegas. 4-11) Formación Chenque (Mioceno): 4) Rada Tilly, 5) corte de la ruta Nacional N° 3, 6) Punta Delgada, 7) Cerro Antena, 8) Cerro Hermitte - Cerro Viteau, 9) Astra, 10) Oeste de Bahía Solano, 11) Infiernillo. 12) Formación Gaimán (Mioceno temprano) en Bryn Gwin. 13) Formación Puerto Madryn (Mioceno medio a tardío) en cerro Olazabal.

reconocidos en depósitos de la localidad de lomas de Betancourt, en el valle del río Genoa (Fig. 1), y se encuentran asociados a una abundante fauna euhalina dominada por bivalvos, gasterópodos y amonoideos (Pagani *et al.* 2012). De acuerdo a los registros previos del icnogénero *Lapispira*, los organismos productores parecen haber estado restringidos ambientalmente al *shoreface* y a la zona de transición entre el *shoreface* y el *offshore*. En base a esta información, Pagani *et al.* (2012) concluyeron que parte de los depósitos de la sección de Betancourt podrían haberse depositado en estos ambientes.

Ferrari y Bessone (2015) documentaron una nueva localidad jurásica cercana a la analizada por Pagani *et al.* (2012), denominada La Casilda, la cual contiene una diversa fauna de invertebrados, entre los que se pueden mencionar bivalvos, gasterópodos, braquiópodos, equinodermos y corales. En base al análisis taxonómico de la fauna, Ferrari y Bessone (2015) concluyeron que estos depósitos pertenecen a la Formación Mulanguíneu. Sería muy interesante a futuro poder realizar relevamientos icnológicos

exhaustivos en estas localidades para realizar caracterizaciones de las asociaciones de trazas fósiles para el Jurásico.

Formación Lefipán (Maastrichtiano-Paleoceno)

Olivero y Medina (1994) documentaron depósitos de la Formación Lefipán en el valle medio del río Chubut (Fig. 1). Esta unidad está compuesta de 400 m de sedimentitas finas con fósiles marinos, depositadas en ambientes estuarinos, de playa y deltaicos. Estos autores reconocen la presencia de areniscas muy bioturbadas, en las que se identificaron *Rhizocorallium*, *Ophiomorpha*, *Skolithos* y *Thalassinoides* (Olivero y Medina 1994). Poiré y Spalletti (1998) también reconocieron la presencia de *Ophiomorpha* y *Rhizocorallium* en esta formación. Más recientemente, Kiessling *et al.* (2005) reportaron la ocurrencia de corales afectados por bioerosión y por organismos incrustantes. Entre las estructuras de bioerosión se reconocieron *Gastrochaenolites*, *Trypanites* y *Entobia*.



ICNOLOGÍA DEL CENOZOICO

Formación Salamanca (Daniano)

En depósitos de la Formación Salamanca, aflorantes en las cercanías de Campamento Villegas (Fig. 1), Rodríguez y Panza (2003) reconocieron la presencia de una icnofacies de *Glossifungites* (sustrato-controlada) en depósitos marinos-marginales a marinos abiertos. Esta icnofacies se caracteriza por una baja diversidad y generalmente una alta abundancia de *Thalassinoides* spp. y otras estructuras biogénicas comúnmente asignadas a la actividad de crustáceos. La génesis de estas icnoasociaciones asignadas a la icnofacies de *Glossifungites* se relaciona con la exhumación erosiva de depósitos pelíticos de una bahía estuarina (Rodríguez y Panza 2003). En particular, las sedimentitas paleógenas yacen en discordancia sobre ignimbritas y riolitas del Jurásico inferior a medio de la Formación Marifil (Rodríguez y Panza 2003). Las localidades analizadas en este trabajo son las siguientes: canteras Chenque, La Chiquita, Valeriana, Linares, Don Lucho, Villanueva, Cardenal, Marito y Cholita (Rodríguez y Panza 2003). Según estos autores, los icnotaxones más comunes corresponden a *Thalassinoides paradoxicus*, mientras que de manera subordinada se identificaron *T. suevicus* y *Palaeophycus* sp. Como se mencionó en la introducción de este capítulo, en los últimos años hubo un creciente reconocimiento de las trazas fósiles como herramientas muy útiles para la identificación de superficies con importancia estratigráfica. En este sentido, el estudio de Rodríguez y Panza (2003) constituye un excelente ejemplo de esta utilidad.

Formación Chenque (Mioceno)

Con seguridad, la Formación Chenque constituye la unidad más explorada desde el punto de vista icnológico en la provincia del Chubut (Fig. 1). Diversos estudios documentaron sus icnoasociaciones (e.g. Bellosi 1987, Buatois et al. 2003, Carmona y Buatois 2003, Carmona 2005, Carmona et al. 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2012, 2020).

La Formación Chenque comprende depósitos marinos someros, tanto de salinidad normal como salobres (Bellosi 1987, 1995, Buatois et al. 2003, Carmona 2005, Carmona et al. 2008). Las sucesiones marinas marginales de carácter

salobre están dominadas por mareas, e incluyen tanto depósitos estuarinos como deltaicos. Algunos de estos depósitos están truncados por superficies que se asocian a exhumaciones erosivas del sustrato (*firmgrounds*) demarcadas por la icnofacies de *Glossifungites*.

Ambientes marinos normales. Estas sucesiones incluyen depósitos de *shoreface* superior, medio e inferior (Fig. 2). Los depósitos de *shoreface* inferior se reconocieron en las localidades de Rada Tilly, Punta Delgada y en Playa Las Cuevas (localidad ubicada en la provincia de Santa Cruz). Estos depósitos consisten en areniscas limosas. De manera local, se observan algunos niveles discretos con laminaciones paralelas y niveles con bioclastos. Las trazas fósiles son muy abundantes y diversas. Estos depósitos de *shoreface* inferior se caracterizan por la presencia de una icnofacies de *Cruziana* arquetípica (Buatois et al. 2003, Carmona et al. 2008).

Entre las estructuras más representativas en estas icnoasociaciones se encuentran *Chondrites* sp., *Phycosiphon incertum*, *Thalassinoides suevicus*, *Teichichnus zigzag* y *Teichichnus rectus*, *Palaeophycus heberti*, *Scolicia* sp., *Helicodromites mobilis*, *Nereites missouriensis*, *Planolites montanus*, *Schaubcylindrichnus coronus* y *Schaubcylindrichnus freyi*, *Taenidium* sp., *Asterosoma* sp. A, y *Rosselia socialis* (Carmona et al. 2008). En las localidades de Rada Tilly y Punta Delgada, se observa un ligero incremento en el tamaño de grano y la presencia de elementos de la icnofacies de *Skolithos*, lo que sugiere una progresiva somerización y depositación en un ambiente de *shoreface* medio. Esta icnofauna se encuentra dominada por *Ophiomorpha* sp. y *Asterosoma* sp., mientras que entre los elementos subordinados se encuentran *Thalassinoides suevicus*, *Phycosiphon incertum*, *Schaubcylindrichnus freyi*, *Chondrites* sp., *Scolicia* sp., *Rosselia socialis*, *Palaeophycus heberti*, *Palaeophycus tubularis*, *Planolites montanus* y *Teichichnus rectus*. Esta asociación de trazas fósiles se interpreta como una expresión proximal de la icnofacies de *Cruziana* (Buatois et al. 2003, Carmona et al. 2008).

Depósitos de *shoreface* superior se reconocieron en los intervalos superiores de la sección de Playa Alsina (provincia de Santa Cruz). Estos depósitos comprenden areniscas glauconíticas con estratificación entrecruzada en artesa y laminación paralela. La asociación de trazas fósiles representa una icnofacies de *Sko-*

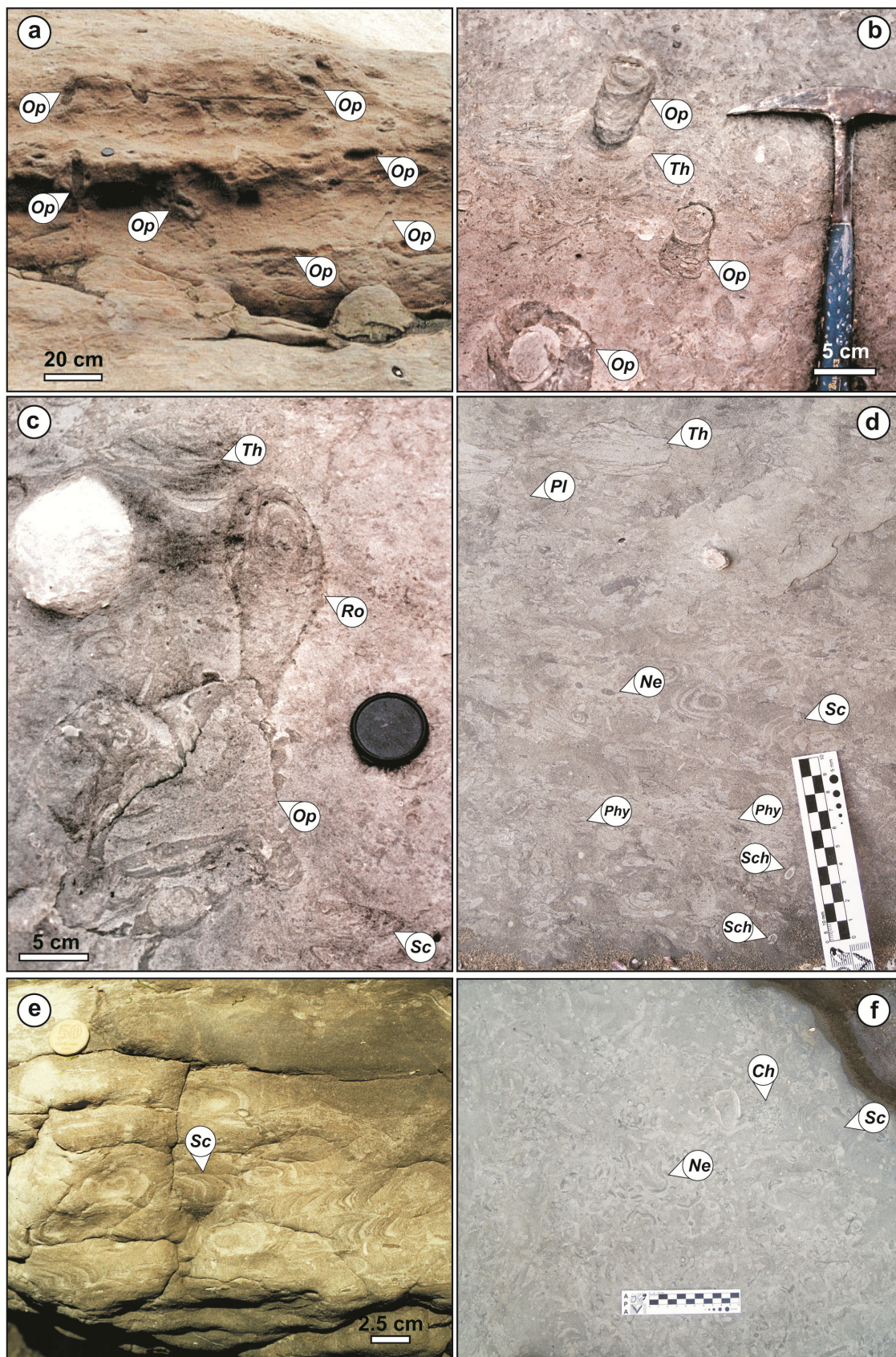


Fig. 2. Icnología de ambientes marinos normales. a. Ejemplares de *Ophiomorpha* (*Op*), *shoreface* medio, punta Delgada. b. Vistas en sección vertical de ejemplares de *Ophiomorpha* (*Op*) y *Thalassinoides* (*Th*), *shoreface* medio, Rada Tilly. c. *Rosselia* (*Ro*), *Ophiomorpha* (*Op*), *Thalassinoides* (*Th*) y *Scolicia* (*Sc*), *shoreface* medio-inferior, Rada Tilly. d. Vista en sección vertical con ejemplares de *Thalassinoides* (*Th*), *Scolicia* (*Sc*), *Planolites* (*Pl*), *Palaeophycus* (*Pa*), *Phycosiphon* (*Ph*), *Nereites* (*Ne*), *shoreface* inferior Playa Las Cuevas. e. Vista en sección con ejemplares de *Scolicia* (*Sc*), *shoreface* inferior, Rada Tilly. f. Vista en planta con ejemplares de *Chondrites* (*Ch*), *Scolicia* (*Sc*), *Nereites* (*Ne*), *shoreface* inferior, Playa Las Cuevas.

lithos, y se caracteriza por presentar estructuras verticales profundas con paredes reforzadas gruesas (e.g. *Ophiomorpha nodosa*) y excavaciones de depositívoros intraestratales móviles (e.g. *Macaronichnus segregatis*) (Carmona *et al.* 2008).

Ambientes estuarinos dominados por marea. Se reconocieron depósitos estuarinos en las localidades del Cerro Antena, Cerro Hermitte, Cerro Viteau, y en el corte de la Ruta Nacional 3 (Fig. 1). En casi todas estas localidades se reconocieron depósitos de planicies mareales, barras arenosas submareales y depósitos de canales. Los depósitos de planicies comprenden principalmente bancos heterolíticos con moderado a bajo grado de bioturbación, y buena preservación de las estructuras sedimentarias físicas primarias (Fig. 3). Trazas fósiles asignadas a organismos depositívoros, como

Asterosoma isp. y *Planolites beverleyensis* son componentes dominantes de estas asociaciones. Los depósitos de barras y canales presentan estratificaciones planares y estratificación entrecruzada en artesa, y muestran una baja a moderada icnodiversidad, con asociaciones principalmente monoespecíficas. *Ophiomorpha nodosa* y *Rosselia socialis* dominan esta icnofauna. Todas las características arriba mencionadas (e.g. baja a moderada icnodiversidad, asociaciones monoespecíficas, tamaños generalmente pequeños, presencia de icnofacies de *Cruziana-Skolithos* empobrecidas), sugieren un ambiente estresado principalmente afectado por fluctuaciones en la salinidad (Carmona *et al.* 2008). La icnofauna estuarina de la Formación Chenque es similar a otras icnofaunas salobres descritas en el registro fósil (e.g. Pemberton y Wightman 1992, MacEachern y

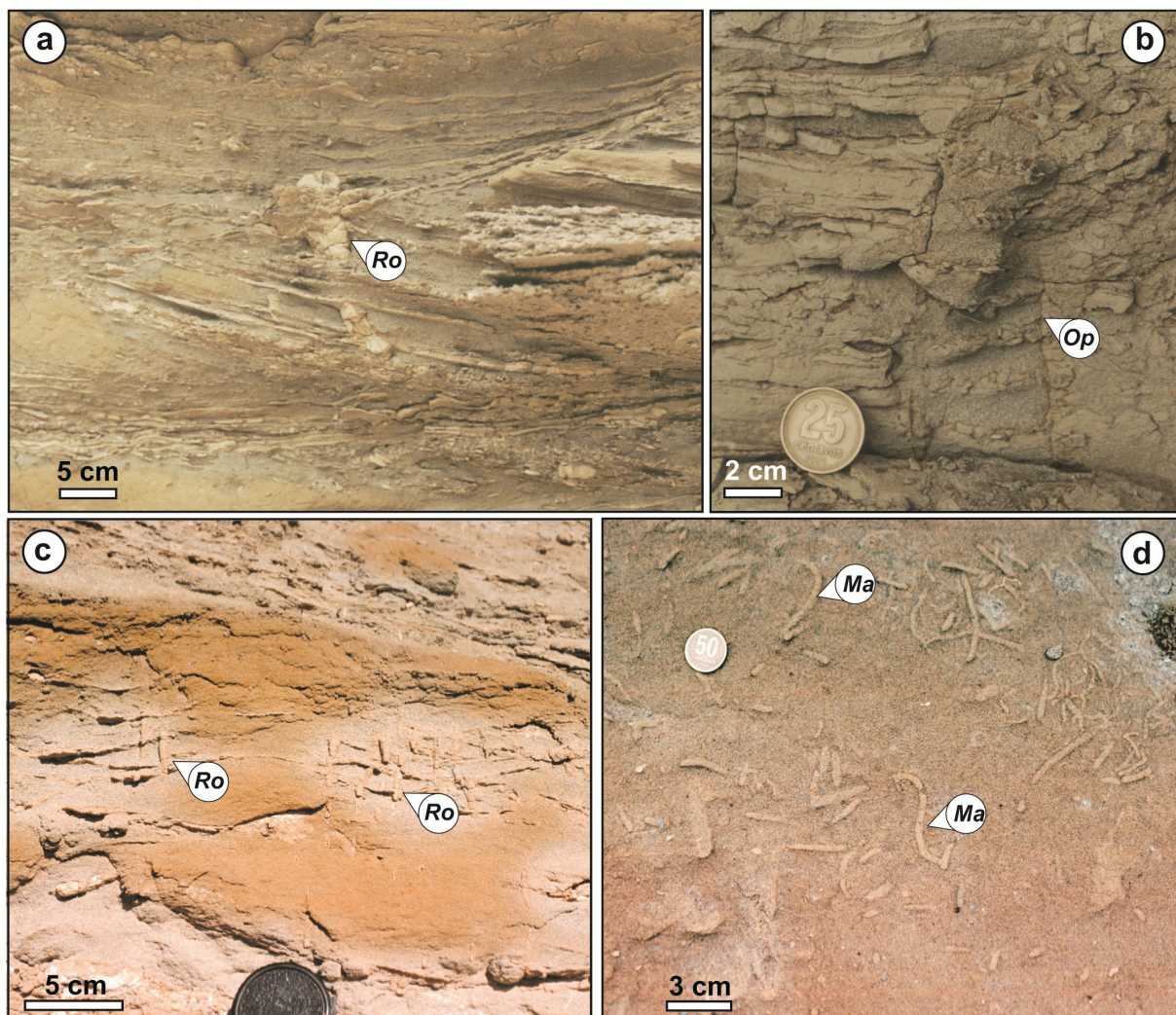


Fig. 3. Icnología de depósitos estuarinos dominados por mareas. a. Vista en sección de un ejemplar de *Rosselia* (*Ro*), cerro Hermitte. b. Ejemplar de *Thalassinoides* (*Th*) con relleno mareal, cerro Hermitte. c. Vista en sección de varios ejemplares de *Rosselia* (*Ro*) de pequeño tamaño, cerro Antena. d. Vista en planta de ejemplares de *Macaronichnus* (*Ma*), cerro Viteau.

Pemberton 1994, Mángano y Buatois 2004, Buatois *et al.* 2005).

Ambientes deltaicos dominados por mareas. Si bien se reconocieron estos ambientes en la localidad de Caleta Olivia (provincia de Santa Cruz), se detalla en este capítulo por comprender depósitos de la Formación Chenque. En esta sucesión se identificaron dos subambientes: prodelta y frente deltaico (Fig. 4), cuyo arreglo conforma una secuencia progradacional grano-estrato creciente (Carmona *et al.* 2009). El prodelta se caracteriza por estratificación heterolítica dominada por areniscas con laminación lenticular y ondulítica y fangolitas laminadas con numerosas grietas de sinéresis. Estos depósitos típicamente muestran baja a moderada intensidad de bioturbación, aunque localmente pueden observarse niveles con alto grado de bioturbación (Fig. 4a-b). Las asociacio-

nes de trazas fósiles están dominadas por organismos depositívoros, como *Planolites beverleyensis*, *Teichichnus rectus* y *Phycosiphon incertum*; de manera subordinada se pueden reconocer ejemplares de *Asterosoma* isp., *Nereites missouriensis*, *Rosselia socialis*, *Schaubcylindrichnus freyi*, y *Thalassinoides* isp. Esta icnoasociación es considerada como una expresión empobrecida de la icnofacies de *Cruziana*. La sucesión de frente deltaico muestra dos asociaciones de facies principales que representan depósitos proximales y distales. La asociación de facies de frente deltaico distal consisten de heterolitas arenosas con estratificación *flaser*, completamente obliteradas por estructuras de equilibrio de *Atrina*. De manera subordinada, también se reconocen ejemplares de *Teichichnus rectus*, *Thalassinoides* isp. y *Schaubcylindrichnus freyi*. La asociación de fa-

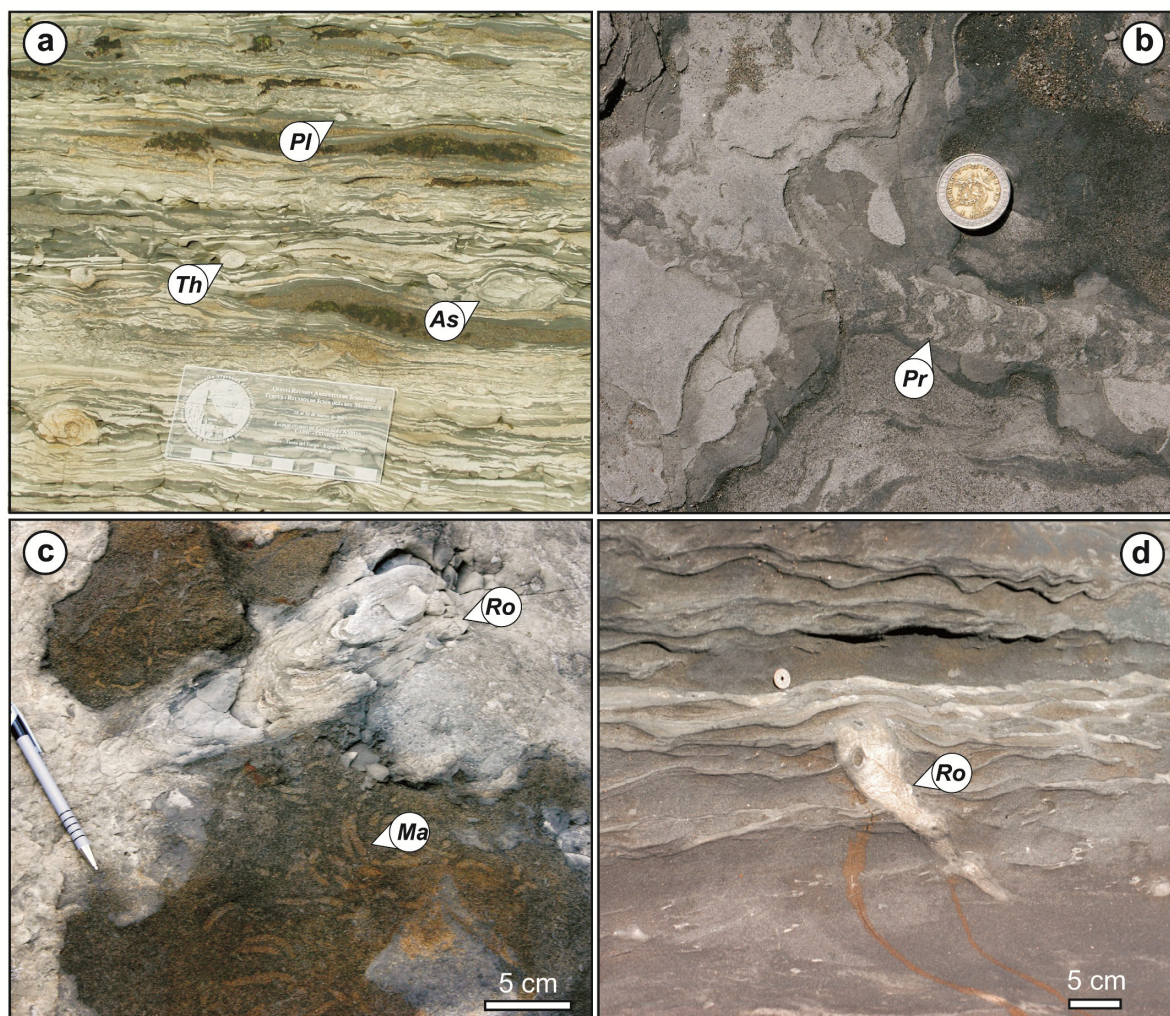


Fig. 4. Icnología de ambientes deltaicos dominados por mareas en la localidad de Caleta Olivia. a-b. Depósitos de prodelta. a. Vista en sección vertical con algunos ejemplares de *Planolites* (Pl), *Asterosoma* (As) y *Thalassinoides* (Th). b. Vista en planta de un ejemplar de *Protovirgularia* (Pr). Escala 23 mm de diámetro. c-d. Depósitos de frente deltaico. c. Vista en planta con ejemplares de *Rosselia* (Ro) y *Macaronichnus* (Ma). d. Vista en sección vertical de un ejemplar de *Rosselia* (Ro).



cies de frente deltaico proximal es principalmente arenosa con intercalaciones de limolitas. La suite de trazas fósiles está dominada por grandes ejemplares de *Rosselia socialis* y por *Macaronichnus segregatis* en los bancos más arenosos, mientras que *Nereites missouriensis* y *Protovirgularia* isp. se encuentran comúnmente asociadas a las láminas de fango que tapizan las caras de avalancha arenosas (Fig. 4c-d).

La intensidad de bioturbación es comúnmente baja, a pesar que algunos intervalos pueden mostrar valores más altos. La asociación de trazas fósiles reconocida en las facies de frente-deltaico corresponde a una expresión empobrecida de la icnofacies de *Cruziana* proximal. Las icnofaunas descritas muestran las típicas características de ambientes deltaicos, como la alternancia de intervalos bioturbados y sin bioturbación, yuxtaposición de suites relativamente diversas con icnofaunas estresadas, colonización del sustrato por organismos oportunistas y la supresión de la icnofacies de *Skolithos* (MacEachern *et al.* 2005, Carmona *et al.* 2009).

Superficies de sustratos firmes (firm-grounds). Las superficies firmes con desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites* se reconocieron en las localidades de Astra, Oeste de Bahía Solano y en El Infiernillo (Figs. 1 y 5). En estas localidades, la icnofacies de *Glossifungites* se desarrolla en la superficie erosiva entre las formaciones Sarmiento y Chenque, la cual corresponde a una superficie co-planar en la que se encuentran amalgamadas la superficie erosiva de nivel de mar bajo (*Surface of Lowstand Erosion*) y la superficie erosiva de transgresión (*Surface of Transgressive Erosion*) (Carmona *et al.* 2006). Esta suite se caracteriza por la presencia de ejemplares de *Gastrochaenolites ornatus* y *Thalassinoides* isp. (Carmona *et al.* 2006) (Fig. 5a-b).

Hay otros sustratos firmes con desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites* en otras sucesiones de la Formación Chenque, como en el intervalo inferior de la sección de Playa Alsina, y en la parte superior de la sección de Punta Delgada (Fig. 5c-d). Ejemplares de *Thalassinoides suevicus*, *Siphonichnus ecccaensis* y *Spongiomorpha* isp. son comunes en Playa Alsina, mientras que *Thalassinoides suevicus*, *Balanoglossites* isp. y *Rhizocorallium* isp., dominan las superficies firmes de Punta Delgada. Estos intervalos estratigráficos son interpretados como superficies transgresivas de erosión

(Carmona 2005, Carmona *et al.* 2008). En ambas localidades, por encima de estas superficies se observan *lags* bioclásticos y suites de trazas fósiles con dominio de estructuras de organismos suspensívoros. Sin embargo, en la sección de Playa Alsina, la presencia de *Siphonichnus ecccaensis* (una estructura de un organismo depositívoro) podría indicar el emplazamiento de esta superficie de discontinuidad en un ambiente más distal que el registrado en Punta Delgada (ver MacEachern y Burton 2000, Pemberton *et al.* 2004).

La Icnofauna de la Formación Chenque y la Fauna Evolutiva Moderna. Un área de rápido desarrollo en la icnología involucra la reconstrucción de patrones evolutivos, extinciones en masa y radiaciones evolutivas mediante el análisis de *sets* de datos icnológicos (e.g. Thayer 1983, Uchman 2004, Buatois *et al.* 2005, Mángano y Buatois 2016a,b, Buatois y Mángano 2018). La comparación de las icnofaunas de la Formación Chenque con otras desarrolladas en ambientes marinos someros del Mesozoico y Cenozoico muestra algunas similitudes, principalmente en la composición de trazas fósiles y en los potenciales productores dominados por elementos de la Fauna Evolutiva Moderna, tales como equinodermos irregulares, crustáceos decápodos y bivalvos. Por ejemplo, las icnofaunas marinas someras del Cretácico han sido analizadas en detalle en numerosos estudios (Howard y Frey 1984, Frey y Howard 1990, MacEachern y Pemberton 1992). Algunas características y patrones identificados en estos estudios (e.g. la composición de la icnofacies de *Cruziana* arquetípica en los ambientes de *shoreface* inferior) son similares a las reconocidas en la Formación Chenque. La icnología de sucesiones marinas someras cenozoicas son menos documentadas, en particular para el Paleógeno, aunque hay algunos trabajos que sirven como comparación (e.g. Ting *et al.* 1991, Pickerill *et al.* 1996, Uchman y Krenmayr 2004, Uchman y Gazdzicki 2006). Por ejemplo, las icnofaunas marinas del Eoceno temprano se conocen muy bien de los depósitos de la Formación La Meseta en Marambio, Antártida (Uchman y Gazdzicki 2006). Estos autores documentaron una icnoasociación que consiste en *Diplocraterion*, *Lockeia*, *Polykladichnus*, *Teichichnus*, *Scolicia*, *Ophiomorpha*, *Parataenidium*, *Protovirgularia*, *Rhizocorallium*, *Skolithos* y *Taenidium*, y consideraron que estos depósitos se acumularon en un ambiente de *foreshore-offshore*, indicando que

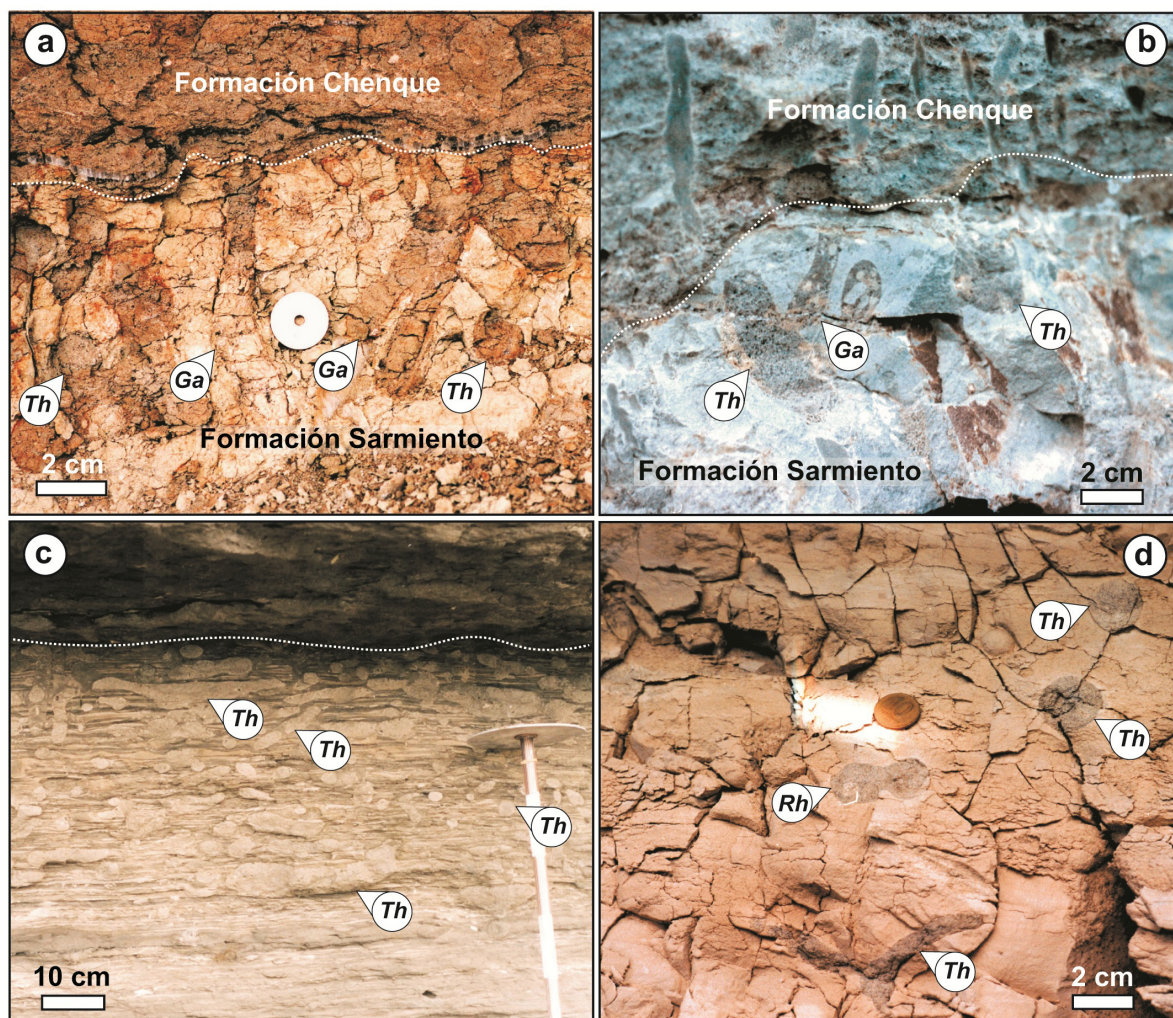


Fig. 5. Icnofacies de *Glossifungites*. a-b. Vista de la superficie de contacto entre las Formaciones Sarmiento y Chenque (indicada por la línea punteada), con ejemplares de *Gastrochaenolites* (Ga) y *Thalassinoides* (Th). a. Oeste de bahía Solano. b. Astra. c. Depósito heterolítico con desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites*. Vista en sección de ejemplares de *Thalassinoides* (Th), playa Alsina. d. Vista en sección vertical de un nivel tobáceo en la localidad Punta Delgada, con desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites*. Esta suite presenta ejemplares de *Thalassinoides* (Th) y *Rhizocorallium* (Rh).

esta icnodiversidad no era diferente de aquellas documentadas para otras formaciones marinas someras del Cenozoico. Sin embargo, la icnofauna del Mioceno de la Formación Chenque presenta mayor diversidad y complejidad tanto en el escalonamiento como en los *icnoguilds* de acuerdo a los estudios realizados en el área (Buatois *et al.* 2003, Carmona 2005, Carmona *et al.* 2008, 2012).

Uchman y Krenmayr (2004) analizaron las icnofaunas del Mioceno inferior de Austria, las que mostraron una composición muy similar a las de la Formación Chenque. Por ejemplo, estos autores describieron algunas características que también fueron identificadas en la Formación Chenque (e.g. la presencia de especímenes de *Rosselia* aislados en depósitos dominados por marea de alta energía o la identificación de icnofábricas mono-específicas de *Macaronichnus*

o *Teichichnus*). Asimismo, estos autores señalan la presencia de la icnofábrica de *Macaronichnus-Ophiomorpha* en relación con las facies de barras arenosas submareales. Una icnofábrica de características similares había sido previamente descrita para depósitos del Jurásico y del Eoceno del noroeste de Europa por Pollard *et al.* (1993). Sin embargo, la estructura de escalonamiento reconocida en los depósitos de la Formación Chenque (e.g. Punta Delgada y Playa Las Cuevas, ver Buatois *et al.* 2003) revela una mayor complejidad en la compartimentalización del ecospacio infaunal que las registradas en las icnofaunas de Austria.

Estudios en depósitos del Mioceno Medio-Plioceno Tardío de Taiwán también muestran similitudes en cuanto a la composición de las trazas fósiles con la Formación Chenque (Ting *et al.* 1991). En particular, la litofacies C de estos



autores son similares a las facies de *shoreface* inferior analizadas en la Formación Chenque, con un alto grado de bioturbación y una completa homogeneización de los sedimentos. Sin embargo, el estudio en Taiwán no proporciona información sobre la estructura de escalonamiento y por lo tanto no puede ser comparada con la icnofauna de la Formación Chenque. Finalmente, Pickerill *et al.* (1996) estudiaron el contenido icnológico de la Formación Bowden del Plioceno de Jamaica, en la cual reconocieron asociaciones con dominio de estructuras de depositóvoros (e.g. *Chondrites* isp., *Planolites* isp., *Phycosiphon incertum*, *Teichichnus rectus*) que caracterizan ambientes de baja energía y bajas tasas de sedimentación en ambientes relativamente profundos (Pickerill *et al.* 1996). La comparación entre esta icnofauna pliocena con la de la Formación Chenque sugiere que la primera es menos diversa y con una estructura de escalonamiento más simple.

El registro icnológico de la Fauna Evolutiva Moderna indica que la misma se habría establecido plenamente en los ambientes marinos someros desde el Mesozoico. En el caso particular de la icnofauna de la Formación Chenque, este establecimiento queda bien ejemplificado, donde se documenta una partición muy fina del ecoespacio infaunal (ver Buatois *et al.* 2003, Carmona *et al.* 2008, 2012). Como se ha mencionado, la complejidad en la estructura de escalonamiento reconocida en estos depósitos refleja una diferencia con respecto a lo que se documenta en las otras icnofaunas mesozoicas y paleógenas en los ambientes silicoclásticos, siendo sólo equivalentes a las documentadas para los carbonatos cretácicos del norte de Europa (Ekdale y Bromley, 1984), y del sur del Estados Unidos (Frey y Bromley 1985).

Durante el Mesozoico, el desarrollo de la Fauna Evolutiva Moderna produjo importantes cambios ecológicos en las comunidades marinas (Sepkoski 1990). Algunos de estos cambios incluyeron la adquisición de *guilds* ecológicos adicionales que no estaban presentes durante las Faunas Evolutivas Cámbricas y Paleozoicas, en particular con respecto a la explotación del ecoespacio infaunal profundo (Thayer 1983, Bambach 1983, Sepkoski 1990). La compleja estructura de escalonamiento reconocida en la Formación Chenque, muestra el desarrollo de un nicho infaunal finamente particionado y un incremento en la bioturbación del Neógeno. Esto es consistente con las tendencias reveladas por

los cuerpos fósiles, las cuales muestran que para el Cenozoico tardío, las paleocomunidades marinas tienen una mayor representación de organismos infaunales y móviles, que en las comunidades del Paleozoico medio (Bush *et al.* 2007).

Significado paleoclimático. En los últimos años, varios estudios han empezado a explorar la importancia de los controles latitudinales y climáticos sobre las icnofaunas marinas someras (e.g. Aitken *et al.* 1988, Mángano *et al.* 2002, Goldring *et al.* 2004, Pemberton *et al.* 2006, Gingras *et al.* 2006, Quiroz *et al.* 2010, 2019). En particular, Aberhan *et al.* (2006) notaron que la proliferación de excavadores profundos parece haber sido más evidente en latitudes medias y altas, mientras que Bush *et al.* (2007) también reconocieron que hay una mayor proporción de infauna profunda en las paleocomunidades cenozoicas de ambientes templados, que en las asociaciones tropicales del Cenozoico. Es interesante destacar que la icnofauna de latitud media de la Formación Chenque, revela un mayor dominio de excavaciones profundas cuando se la compara con los datos icnológicos disponibles para los entornos marinos cenozoicos de baja latitud, lo que apoya aún más el patrón reflejado por el registro de los cuerpos fósiles.

Formación Gaiman (Mioceno temprano)

En la localidad de Bryn Gwin (Fig. 1) aflora la Formación Gaiman, con un espesor de 50 m, y que consiste en una sucesión grano-creciente de fangolitas, tobas finas, areniscas tobáceas y coquinas, con algunos niveles ricos en concreciones fosfáticas (Scasso y Castro 1999, Scasso y Bellosi 2004). Los estratos basales de esta unidad están constituidos por areniscas masivas o con laminación paralela, las cuales son cubiertas por fangolitas arenosas fuertemente bioturbadas, que presentan ejemplares grandes de *Thalassinoides* y *Polykladichnus* (Scasso y Bellosi 2004). En esta unidad también se reconoció el desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites* en las areniscas basales que se encuentran en contacto con la Formación Sarmiento.

La sección inferior de la Formación Gaiman (aproximadamente 25 m de espesor) se caracteriza por la presencia de areniscas masivas bioturbadas o fangolitas tobáceas con restos de vertebrados marinos, moldes de bivalvos y niveles de ostras *in situ*. El análisis icnológico indica el desarrollo de las icnofacies



de *Skolithos* y de *Cruziana*, lo que junto a la información sobre las facies sedimentarias de la sección, sugiere la depositación en una plataforma somera (Scasso y Castro 1999, Scasso y Bellosi 2004).

La parte superior de la unidad (25 m de espesor) se caracteriza por la presencia de espesos bancos de areniscas tobáceas con estratificación entrecruzada de tipo *hummocky*, laminación paralela y ondulitas de corriente que se intercalan con niveles de fangolitas (Scasso y Bellosi 2004). En estos niveles, la bioturbación está representada por grandes galerías asignadas a *Ophiomorpha*, junto a ejemplares de *Skolithos*, *Polykladichnus*, *Planolites* y otras estructuras no identificadas (Lech *et al.* 2000, Scasso y Bellosi 2004). Finalmente, en el sector superior de la unidad, en el límite entre las formaciones Gaiman y Puerto Madryn, se reconoce el desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites*, con ejemplares de *Gastrochaenolites* y *Thalassinoides*.

Formación Puerto Madryn (Mioceno medio a tardío)

La Formación Puerto Madryn se caracteriza por presentar principalmente niveles compuestos por areniscas tobáceas masivas, con laminación ondulítica o laminación paralela y también presenta capas con estratificación entrecruzada tangencial, tabular planar o en artesa de gran escala con ondulitas escalantes e intercalaciones de láminas de fango (Scasso y Bellosi 2004). De acuerdo a los estudios sedimentológicos, se interpreta que la Formación Puerto Madryn se habría depositado en un ambiente marino somero a estuarino, afectado por frecuentes oscilaciones del nivel del mar (Scasso y del Río 1987, Scasso *et al.* 2012, 2015, Scasso y Cuitiño 2017, Fuentes *et al.* 2019). En la localidad de Bryn Gwin (Fig. 1), Scasso y Bellosi (2004) indicaron que las trazas fósiles en esta unidad son de menor tamaño y la bioturbación menos intensa que en los depósitos de la Formación Gaiman, reconociendo *Conichnus*, *Skolithos* y *Ophiomorpha*.

En un estudio reciente, Fuentes *et al.* (2019) analizaron una sección de la Formación Puerto Madryn en el acantilado cerro Olazábal (cerca de Puerto Pirámides, Fig. 1), y sobre la base de la información sedimentológica y paleontológica obtenida, reconocieron diferentes intervalos. El intervalo inferior (1) comprende areniscas fangosas completamente bioturba-

das, donde se reconoce la presencia de *Protovirgularia*, *Asterosoma* y *Cylindrichnus*. En el intervalo 2, Fuentes *et al.* (2019) documentaron *Phycosiphon*, *Planolites* y *Chondrites* en niveles de areniscas fangosas completamente bioturbadas. En el intervalo 3, compuesto por fangolitas con intercalaciones muy delgadas de areniscas, la bioturbación es menos abundante, y en los niveles en los que ocurre, se reconoce sólo *Chondrites* isp., formando una suite mono-específica. Los últimos metros de la sección conforman el intervalo 4 reconocido por Fuentes *et al.* (2019). Este intervalo está compuesto por areniscas bioturbadas con abundantes ejemplares de *Ophiomorpha*. La integración de los datos obtenidos por estos autores les permitió concluir que el intervalo 1 se habría depositado en una plataforma interna (*i.e. offshore*) a *shoreface* inferior, con una suite de trazas fósiles característica de la icnofacies de *Cruziana*. Tomando en cuenta el alto grado de bioturbación y el contenido fosilífero reconocido en el intervalo 2, estos autores sugirieron la depositación en un ambiente abierto de plataforma interna a externa (*i.e. offshore* a plataforma). Entre los intervalos 1 y 2 se observa una superficie neta, con desarrollo de la icnofacies de *Glossifungites* (con *Thalassinoides*), la cual estaría reflejando un período de no depositación (Fuentes *et al.* 2019). El intervalo 3 se habría depositado en ambientes de prodelta a plataforma interna. La suite monoespecífica de *Chondrites* que caracteriza al intervalo 3 estaría indicando algún tipo de estrés ambiental, posiblemente en relación a los niveles de oxigenación en el fondo oceánico (Bromley y Ekdale 1984). Finalmente, el intervalo 4 con areniscas limpias bioturbadas con *Ophiomorpha*, reflejaría la depositación en ambientes someros con aguas de fondo agitadas, desde plataforma interna a *shoreface* (Fuentes *et al.* 2019).

COMENTARIOS FINALES Y PERSPECTIVAS

Es importante mencionar que hay algunas unidades marinas que cuentan aún con escasa información icnológica. En este sentido, sería importante focalizar esfuerzos en explorar en detalle estas unidades marinas de Chubut para tener una imagen completa de las asociaciones icnológicas mesozoicas y cenozoicas de la provincia. Entre estas unidades se encuentran, por ejem-



plo, los depósitos volcánoclasticos marinos de la Formación Piltriquitrón (Liásico?), en los cuales se encontraron fósiles marinos (Lizuain 1980), y los depósitos de la Formación Paso del Sapo (Campaniano-Maastrichtiano). También se sugiere intensificar los estudios en las diferentes localidades de la Formación Mulanguíneu, en las que se han reconocido una diversa fauna marina, en particular con protobranchios (Damborenea y Pagani 2019) y crustáceos (Pagani *et al.* 2011), los cuales son considerados organismos bioturbadores claves.

TRABAJOS CITADOS EN EL TEXTO

- Aberhan, M., Kiessling, W. y Fürsich, F.T. 2006. Testing the role of biological interactions in the evolution of mid-Mesozoic marine benthic ecosystems. *Paleobiology* 32: 259-277.
- Aitken, A.E., Risk, M.J. y Howard, J.D. 1988. Animal-sediment relationships on a subarctic intertidal flat, Pagnirtung Fiord, Baffin Island, Canada. *Journal of Sedimentary Research* 58: 969-978.
- Bambach, R.K. 1983. Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. En: Tevesz, M.J. y McCall, P.L. (Eds.), *Biotic Interactions in Recent and Fossil Benthic Communities*, Plenus Press, New York: 719-746.
- Belloso, E.S. 1987. Litoestratigrafía y Sedimentación del "Patagoniano" en la Cuenca San Jorge, Terciario de Chubut y Santa Cruz. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires (inérita), 252 pp., Buenos Aires.
- Belloso, E. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras (B.I.P.)*. Tercera época. Año 11, 44: 50-83.
- Bromley, R.G. y Ekdale, A.A. 1984. *Chondrites*: a trace fossil indicator of anoxia in sediments. *Science* 224: 872-874.
- Buatois, L.A., Bromley, R.G., Mángano, M.G., Belloso, E. y Carmona, N.B. 2003. Ichnology of shallow marine deposits in the Miocene Chenque Formation of Patagonia: complex ecologic structure and niche partitioning in Neogene ecosystems. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 9: 85-95.
- Buatois, L.A., Gingras, M.K., MacEachern, J., Mángano, M.G., Zonneveld, J.-P., Pemberton, S.G., Netto, R.G. y Martin, A.J. 2005. Colonization of brackish-water systems through time: Evidence from the trace-fossil record. *Palaios* 20: 321-347.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G., 2011. *Ichnology Organism-Substrate Interactions in Space and Time*. Cambridge University Press, New York, 358 pp.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2018. The other biodiversity record: Innovations in animal-substrate interactions through geologic time. *GSA Today* 28 (10): 4-10. 10.1130/GSATG371A.1
- Bush, A.M., Bambach, R.K. y Daley, G.M. 2007. Changes in theoretical ecospace utilization in marine fossil assemblages between the mid-Paleozoic and late Cenozoic. *Paleobiology* 33: 76-97.
- Carmona, N.B. 2005. *ICnología del Mioceno marino en la Región del Golfo San Jorge*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires (inérita), 250 pp., Buenos Aires.
- Carmona, N.B. y Buatois, L.A. 2003. Estructuras de crustáceos en el Mioceno de la Cuenca del Golfo San Jorge: Implicancias paleobiológicas y evolutivas. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 9: 97-108.
- Carmona, N.B., Ponce, J.J., Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2006. Variabilidad de la icnofacies de *Glossifungites* en el contacto entre las Formaciones Sarmiento (Eoceno-Oligoceno) y Chenque (Mioceno temprano) en el Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Ameghiniana*: 43 (2): 413-425.
- Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Ponce, J.J. 2007. Bivalve trace fossils in an early Miocene discontinuity surface in Patagonia, Argentina: Burrowing behavior and implications for ichnotaxonomy at the firmground-hardground divide. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 255: 329-341.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A., Mángano, M.G. y Bromley, R.G. 2008. Ichnology of the Lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: Animal-substrate interactions and the Modern Evolutionary Fauna. *Ameghiniana* 45: 93-122.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A., Ponce, J.J. y Mángano, M.G. 2009. Ichnology and sedimentology of a tide-influenced delta, Lower Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina: Trace-fossil distribution and response to environmental stresses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 273: 75-86.
- Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A. y Ponce, J.J. 2010. Taphonomy and paleoecology of the bivalve trace fossil *Protovigularia* in deltaic heterolithic facies of the Miocene Chenque Formation, Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* 84: 730-738.
- Carmona, N.B., Buatois, L.A., Mángano, M.G., Bromley, R.G., Ponce, J.J. y Belloso, E. 2012. Ichnology of Cenozoic marine deposits from Patagonia (Southern Argentina): The role of the modern evolutionary fauna in Neogene infaunal ecosystems. En: Netto, R.G. *et al.* (Eds.), *Ichnology of Latin America - selected papers*. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia Porto Alegre, Brasil: 83-97.



- Carmona, N.B., Mángano, M.G., Buatois, L.A., Bromley, R.G., Ponce, J.J., Asgaard, U. y Bellosi, E. 2020. *Scolicia* and its producer in shallow-marine deposits of the Miocene Chenque Formation (Patagonia, Argentina): Functional morphology and implications for understanding burrowing behavior. *Ichnos* 27 (3): 290-299. DOI: 10.1080/10420940. 2020.1744589.
- Damborenea, S.E. y Pagani, M.A. 2019. Early Jurassic protobranch bivalves from Chubut, Argentina. *Journal of Paleontology* 93 (5): 925-944. doi: 10.1017/jpa.2019.12
- Ekdale, A.A. y Bromley, R.G. 1984. Comparative ichnology of shelf-sea and deep-sea chalk. *Journal of Paleontology* 58: 323-332.
- Ferrari, M.S. y Bessone, S. 2015. A new Early Jurassic marine locality from southwestern Chubut Basin, Argentina. *Andean Geology* 42 (3): 349-363.
- Frey, R.W. y Bromley, R.G. 1985. Ichnology of American chalks: the Selma Group (Upper Cretaceous), western Alabama. *Canadian Journal of Earth Science* 22: 801-828.
- Frey, R.W. y Howard, J.D. 1990. Trace fossils and depositional sequences in a clastic shelf setting, Upper Cretaceous of Utah. *Journal of Paleontology* 64: 803-820.
- Fuentes, S.N., Cuitiño, J.I., Martz, P., Pérez Panera, J.P., Guler, V., Palazzesi, L., Barreda, V.D. y Scasso, R.A. 2019. Palaeoenvironmental reconstruction of the Puerto Madryn Formation (middle to late Miocene), northeast of Patagonia: palynology, nannofossils and stratigraphy. *Ameghiniana* 56: 28-52.
- Gibert, J.M. de y Robles J.M. 2005. Firmground ichnofacies recording high-frequency marine flooding events (Langhian transgression, Vallès-Penedès Basin, Spain). *Geologica Acta* 3: 215-225.
- Gingras, M.K., Pemberton, S.G. y Saunders, T. 2001. Bathymetry, sediment texture, and substrate cohesiveness; their impact on modern *Glossifungites* trace assemblages at Willapa Bay, Washington. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 169: 1-21.
- Gingras, M., Dashtgard, S.E. y Pemberton, S.G. 2006. Latitudinal (climatic) controls on neoichnological assemblages of modern marginal-marine depositional environments. AAPG 2006 Annual Convention (Houston), Abstract: 38.
- Goldring, R., Cadée, G.C., D'Alessandro, A., Gibert, J.M. de, Jenkins, R. y Pollard, J.E. 2004. Climatic control of trace fossil distribution in the marine realm. En: McIlroy, D. (Ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*, Geological Society Special Publication 228: 77-92.
- Howard, J.D. y Frey, R.W. 1984. Characteristics trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east central Utah. *Canadian Journal of Earth Sciences* 21: 200-219.
- Kiessling, W., Aragón, E., Scasso, R., Aberhan, M., Kriwet, J., Medina, F. y Fracchia, D. 2005. Massive corals in Paleocene siliciclastic sediments of Chubut (Argentina). *Facies* 51: 233-241.
- Lanés, S., Manceñido, M.O. y Damborenea, S.E. 2007. *Lapispira*: A double helicoidal burrow from Jurassic marine nearshore environments. En Bromley, R.G. *et al.* (Eds.), *Sediment-organism Interactions: A multifaceted ichnology*. SEPM, Tulsa. Special Publication 88: 59-77.
- Lech, R.R., Aceñolaza, F.G. y Griznik, M. 2000. Ichnofacies *Skolithos - Ophiomorpha* en el Neógeno marino del valle inferior del río Chubut, provincia del Chubut, Argentina. *Serie de Correlación Geológica* 14: 147-161.
- Lizuiain, A.L. 1980. Las formaciones suprapaleozoicas y jurásicas de la Cordillera Patagónica, provincias de Río Negro y Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina XXXV*: 174-182.
- MacEachern, J.A. y Pemberton, S.G. 1992. Ichnological aspects of Cretaceous shoreface succession and shoreface variability in the Western Interior seaway of North America. En: Pemberton, S.G. (Ed.), *Application of Ichnology to Petroleum Exploration. A Core Workshop*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists 17: 57-84.
- MacEachern, J.A., Raychaudhuri, I. y Pemberton, S.G. 1992. Stratigraphic applications of the *Glossifungites* ichnofacies; delineating discontinuities in the rock record. En: Pemberton, S.G. (Ed.), *Applications of ichnology to petroleum exploration; a core workshop*, Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 16: 169-198.
- 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: Boyd, R. *et al.* (Eds.), *Incised valley systems- Origin and sedimentary sequences*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists. Special Publication 51: 129-157.
- MacEachern, J.A. y Burton, J.A. 2000. Firmground *Zoophycos* in the Lower Cretaceous Viking Formation, Alberta: a distal expression of the *Glossifungites* ichnofacies. *Palaos* 15: 387-398.
- MacEachern, J.A., Bann, K.L., Bhattacharya, J.P. y Howell, C.D. Jr. 2005. Ichnology of deltas: Organism responses to the dynamic interplay of rivers, waves, storms, and tides. En: Giosan, L. y Bhattacharya, J.P. (Eds.), *River Deltas - Concepts, Models and Examples*. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Tulsa. Special Publication 83: 49-85.
- MacEachern, J.A., Dashtgard, S.E., Knaust, D., Catuneanu, O., Bann, K.L. y Pemberton, S.G. 2012. Sequence Stratigraphy. En: Knaust, D. y



- Bromley, R. (Eds.), Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments, Developments in Sedimentology Series, Elsevier 64: 157-194.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., West, R.R. y Maples, C.G. 2002. Ichnology of Pennsylvanian equatorial tidal flat. The Stull Shale Member at Waverly, Eastern Kansas. Kansas Geological Survey, Bulletin 245, 133 pp.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2004. Ichnology of Carboniferous tide-influenced environments and tidal flat variability in the North American Midcontinent. En: McIlroy, D. (Ed.), The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis. Geological Society, London, Special Publication 228: 157-178.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2016a. The trace-fossil record of major evolutionary events. Volume 1: Precambrian and Paleozoic. Topics in Geobiology, Springer 39, 358 pp.
- Mángano, M.G. y Buatois, L.A. 2016b. The trace-fossil record of major evolutionary events. Volume 2: Mesozoic and Cenozoic. Topics in Geobiology, Springer 40, 485 pp.
- Olivero, E.B. y Medina, F.A. 1994. Sedimentología de la Formación Lefipán (Cretácico-Terciario) en el valle medio del Río Chubut. Revista de la Asociación Geológica Argentina 48: 105-106.
- Pagani, A., Manceñido, M.O., Damborenea, S.E. y Ferrari, S.M. 2012. The ichnogenus *Lapispira* from the Early Jurassic of Patagonia (Chubut, Argentina). Revue de Paléobiologie, Vol. spéc. 11: 409-416.
- Pemberton, S.G. y Wightman, D.M. 1992. Ichnological characteristics of brackish water deposits. En: Pemberton, S.G. (Ed.), Applications of ichnology to petroleum exploration - A core workshop. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17: 141-167.
- Pemberton, S.G., Van Wagoner, J.C. y Wach, G.D. 1992a. Ichnofacies of wave-dominated shoreline. En: Pemberton, S.G. (Ed.), Applications of ichnology to petroleum exploration - A core workshop. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Core Workshop 17: 339-382.
- Pemberton, S.G., MacEachern J. A. y Frey, R. W. 1992b. Trace fossil facies models: environmental and allostratigraphical significance. En: Walker, R.G. y James, N. (Eds.), Facies Models: Response to Sea Level Change. St. Johns, Geological Association of Canada: 47-72.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A. y Saunders, T.D. 2004. Stratigraphic applications of substrate-specific ichnofacies: delineating discontinuities in the rock record. En: McIlroy, D. (Ed.), The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis. Geological Society, London, Special Publication 228: 29-62.
- Pemberton, S.G., MacEachern, J.A., Bann, K.L., Gingras, M.K. y Saunders, T.D.A. 2006. High-latitude versus low-latitude: capturing the elusive signal using trace fossil suites from the ancient record. AAPG 2006 Annual Convention (Houston, 2006), Abstract: 84.
- Pickerill, R.K., Keighley, D.G. y Donovan, S.K. 1996. Ichnology of the Pliocene Bowden Formation of Southeastern Jamaica. Caribbean Journal of Science 32: 221-232.
- Poiré, D.G. y Spalletti, L.A. 1998. Trace fossil shallowing-upwards' stacking pattern of high-order progradational sequences: an example from the Cretaceous-Tertiary of western Patagonia, Argentina. AAPG Annual Convention, Abstract 2 A527:1-4.
- Pollard, J.E., Goldring, R. y Buck, S.G. 1993. Ichnofabrics containing *Ophiomorpha*: significance in shallow-water facies interpretation. Journal of the Geological Society 150: 149-164.
- Quiroz, L.I., Buatois, L.A., Mángano, M.A., Jaramillo, C.A. y Santiago, N. 2010. Is the trace fossil *Macaronichnus* an indicator of temperate to cold climates? Exploring the paradox of its occurrence in low latitude tropical coasts. Geology 38: 651-654.
- Quiroz, L.I., Buatois, L.A., Seike, K., Mángano, M.A., Jaramillo, C.A. y Sellers, A.J. 2019. The search for an elusive worm in the tropics, the past as a key to the present, and reverse uniformitarianism. Scientific Reports 9: 18402.
- Rodríguez, M.F. y Panza, J.L. 2003. La icnofacies de *Glossifungites* en la Formación Salamanca, Paleoceno, paraje Campamento Villegas, Chubut, Argentina. IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur. Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial 9: 157-167.
- Scasso, R.A. y del Río, C.J. 1987. Ambientes de sedimentación, estratigrafía y proveniencia de la secuencia marina del Terciario superior de la región de Península Valdés, Chubut. Revista de la Asociación Geológica Argentina 42: 291-321.
- Scasso, R.A. y Castro, L.N. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. Journal of South American Earth Sciences. 12 (5): 471-487.
- Scasso, R.A. y Bellosi, E. 2004. Cenozoic Continental and Marine Trace Fossils at The Bryn Gwyn Paleontological Park (Chubut, Argentina). ICHNIA 2004, First International Congress on Ichnology, Bryn Gwyn Guidebook. Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Guía de Campo, 19 pp., Trelew, Chubut.
- Scasso, R.A., Dozo, M.T., Cuitiño, J.I. y Bouza, P. 2012. Meandering tidal-fluvial channels and lag concentration of terrestrial vertebrates in the fluvial-tidal transition of an ancient estuary in Patagonia. Latin American Journal



- of Sedimentology and Basin Analysis 19: 27-45.
- Scasso, R.A., Cuitiño, J.I. y Bouza, P.J. 2015. Miocene and modern tidal deposits of the Valdes Peninsula. 9th International Conference on Tidal Sedimentology (Puerto Madryn), Guía de Campo, Field Trip 3: 17-19.
- Scasso, R.A. y Cuitiño, J.I. 2017. Sequential development of tidal ravinement surfaces in macro-to hypertidal estuaries with high volcanoclastic input: the Miocene Puerto Madryn Formation (Patagonia, Argentina). *Geo-Marine Letters* 37: 427-440.
- Sepkoski, J.J. Jr. 1990. Evolutionary faunas. En: Briggs D.E.G. y Crowther, P.R. (Eds.), *Palaeobiology: A synthesis*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 37-41.
- Thayer, C.W. 1983. Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of the marine benthos. En: Tevesz, M.J.S. y McCall, P.L. (Eds.), *Biotic interactions in Recent and fossil benthic communities*, Plenum, New York: 479-625.
- Ting, H.-H., Huang, C.-Y. y Wu, L.-C. 1991. Paleoenvironments of the Late Neogene Sequences along the Nantzuhsien River, Southern Taiwan. *Petroleum Geology of Taiwan* 26: 121-149.
- Uchman, A. 2004. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. En: McIlroy, D. (Ed.), *The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis*. Geological Society Special Publication 228: 125-139.
- Uchman, A. y Krenmayr, H.G. 2004. Trace fossils, ichnofabrics and sedimentary facies in the shallow marine Lower Miocene Molasse of Upper Austria. *Jahrbuch der Geologischen Bundesanstalt* 144: 233-251.
- Uchman, A. y Gazdzicki, A. 2006. New trace fossils from the La Meseta Formation (Eocene) of Seymour Island, Antarctica. *Polish Polar Research* 27: 153-170.