

**Revisión del icnogénero *Uruguay* Roselli 1939
del Miembro del Palacio de la Fm. Asencio de
Uruguay (Terciario Inferior).**



Guillermo Roland, Licenciatura en Ciencias Biológicas.
Facultad de Ciencias, UDELAR.
Profundización en Paleontología

Orientador: Dr. Mariano Verde

Tribunal: Dres. César Goso, Sergio Martínez y Mariano Verde

Febrero de 2013



“Those who have handled sciences have been either men of experiment or men of dogmas. The men of experiment are like the ant, they only collect and use; the reasoners resemble spiders, who make cobwebs out of their own substance. But the bee takes a middle course: it gathers its material from the flowers of the garden and of the field, but transforms and digests it by a power of its own.”

Bacon, 1620

AGRADECIMIENTOS

Dedico este trabajo de tesina a mis padres Isabel y Jorge. El apoyo constante que ellos me han brindado desde chico y sobre todo los valores que me han inculcado, ciertamente me definieron como persona. Por dejarme perseguir un sueño...

A mis hermanos Lucía y Santiago y a mis sobrinitos. A mi hermano Pepo por enseñarme tanto. A mi prima Paula por ayudarme a encarar los primeros exámenes de Facultad con tanto humor y a mi abuela Lydia por preguntar siempre por mis estudios.

A mis amigos del alma Martín “Hugo” Dufourg y Fernando “Duncan” Olivera. ¡Por todo el rock que compartimos!

A Loreley, mi mejor amiga y amante por estos maravillosos cinco años y los que quedan por venir...es también gracias a ella que hoy estoy aquí.

¡¡A la paleobarra!! Fernanda, Checho, Felipe, Nicolás, Aldo, Alejandro, Pablo, Xuxo, Andrea, Elizabeth, Matías y Valeria.

Andrés “Checho” Batista, Lucía Samaniego, Guillermo “El Topo” García, Gustavo Lecuona y Felipe Montenegro colaboraron en tareas de campo y colecta de ejemplares. G. García también colaboró con el corte de ejemplares. Gustavo Lecuona colaboró con el procesamiento de las imágenes. Pablo Toriño aportó valiosos aportes sobre nomenclatura y sistemática. Valeria Mesa colaboró con el corte y pulido de materiales, y con el procesamiento de imágenes. Gracias por los consejos y el apoyo incondicional!

A Daniel Picchi y Alejandro Ramos por la preparación de las Secciones Petrográficas y Virginia Borrat por el procesamiento de los materiales de Microscopía de Barrido.

A Alejandro Dacosta por las interminables charlas y debates sobre esto y aquello.

A Alvaro Achigar por la donación de materiales a la colección de Facultad de Ciencias y por su constante disposición para con los investigadores.

A los docentes Graciela Piñeiro, Alejandra Rojas, Sergio Martínez, Daniel Perea y Martín Ubilla por estar siempre dispuestos a dar una mano.

A la ANII por la financiación de los proyectos FCE 2005/010 y FCE 2007/44 (Resp. M. Verde) que permitieron la colecta de materiales estudiados.

Al tribunal, César Goso, Sergio Martínez y Mariano Verde por las correcciones y sugerencias en la primera versión de la tesina.

A Mariano Verde, amigo y tutor, por contribuir en mi formación académica y por el apoyo incondicional en el transcurso de la pasantía.

ÍNDICE

RESUMEN	5
INTRODUCCIÓN.....	6
PALEOICNOLOGÍA.	6
MARCO GEOLÓGICO.	8
REGISTRO ICNOFOSILÍFERO.....	9
ICNOGÉNERO <i>URUGUAY</i> (ROSELLI 1939).	10
OBJETIVOS	12
MATERIALES Y MÉTODOS.....	13
RESULTADOS.....	18
<i>URUGUAY AURORANORMAE</i>	18
<i>URUGUAY RIVASI</i>	21
<i>URUGUAY N. ISP.</i>	24
<i>ROSELLICHNUS ISP.</i>	26
IGEN A ISP A NOV..	28
DISCUSIÓN.....	29
1.- <i>URUGUAY AURORANORMAE</i>	29
2.- <i>URUGUAY RIVASI</i>	30
3.- <i>URUGUAY N. ISP.</i>	33
4.- <i>ROSELLICHNUS ISP</i>	33
5.- ANÁLISIS DE ICNOTAXOBASES.	34
6.- SECCIONES PETROGRÁFICAS.....	38
CONCLUSIONES.....	41
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	42
LÁMINAS (I-XI)	47
TABLAS (1-7)	58
FIGURAS (1-6).....	65
ANEXOS (1-4)	68

RESUMEN

Uruguay fue uno de los primeros icnogéneros formalmente descrito y asignado a insectos. Estas estructuras de nidificación provienen del Miembro del Palacio de la Fm. Asencio, aflorante principalmente al SO del territorio uruguayo. Se trata de niveles de paleosuelos ferruginosos a ferralíticos, en su mayoría icnofosilíferos, que comúnmente se suceden apilados en varios niveles, apoyados sobre sedimentitas cretácicas y limitados al tope por la Fm. Fray Bentos. Se acepta en general una edad de comienzos del Terciario para estos niveles.

Este icnogénero fue erigido por Roselli en 1939 para incluir dos icnoespecies: *Uruguay auroranormae*, descrita en base a materiales colectados en las cercanías del Arroyo Las Flores, en el departamento de Colonia y *Uruguay castellanosi*. En 1987 Roselli describió *Uruguay rivasi*, diferenciando a esta traza de *Uruguay auroranormae* por poseer tres hileras longitudinales y por no distinguirse los fondos de las celdillas de manera individual en la base del nido. En 2001 Cilla analizó la diversidad morfológica de *Uruguay*, alegando que existe una amplia gama de formas que no coinciden necesariamente con la diagnosis existente.

En la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias existen ejemplares que tampoco se ajustan estrictamente a las diagnosis de *Uruguay auroranormae* y *Uruguay rivasi*. Este trabajo plantea como objetivo, ampliar el conocimiento de la icnodiversidad dentro del icnogénero *Uruguay*, mediante una revisión icnotaxonómica de los ejemplares presentes en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias – UdelaR. Se aumenta el rango de variabilidad morfológica (número de filas y celdillas) para *U. auroranormae* y *U. rivasi*. Se reconoce la existencia de *Rosellichnus* isp. para el Miembro Palacio de la Fm. Asencio de Uruguay y un posible nuevo icnotaxon: *Uruguay* isp. Nov. En conjunto, los ejemplares de *U. auroranormae*, *U. rivasi*, *Uruguay* isp. Nov. y *Rosellichnus* isp. comparten un *bauplan* arquitectural similar (clúster de celdillas de pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa). Atributos como visibilidad de los fondos del clúster, índice de elongación, ángulo entre las filas longitudinales y elementos micromorfológicos parecen segregar de forma consistente los ejemplares estudiados.

INTRODUCCIÓN

Paleoicnología.

La paleoicnología es el estudio de las trazas fósiles (icnofósiles), es decir, estructuras de morfología recurrente resultantes de la actividad vital de organismos individuales u organismos homotípicos sobre un sustrato (Bertling *et al.* 2006). El sustrato puede ser de naturaleza orgánica (madera, hueso, etc) o inorgánica (roca, sedimento) (Bertling *et al.* 2006). Ejemplos de icnofósiles son pisadas, heces fosilizadas (coprolitos), galerías, etc. Comienza (como disciplina científica) a mediados del siglo XIX, alcanzando un amplio reconocimiento internacional en la segunda mitad del siglo XX.

Dentro de la gran diversidad de icnofósiles que podemos encontrar en el registro fósil (nidos, perforaciones, huellas, galerías, etc.), es posible hacer una primera distinción en cuanto al ambiente en el que estos icnofósiles (trazas en ese entonces) fueron realizados. Así, tenemos por un lado icnofósiles realizados en ambientes marinos (que pueden ser sobre sustratos blandos, firmes o duros) y por otro lado, icnofósiles continentales realizados en ambientes de agua dulce y suelos (ambiente netamente terrestre), los últimos preservados hoy día como “paleosuelos” (Bellosi *et al.* 2004; Retallack 2001; Verde, 2004; Verde & Perea, 2008).

Una de las principales dificultades en el estudio de los icnofósiles es la ignorancia, en algunos casos, del organismo autor de la traza. Si a esto le sumamos que un solo individuo puede realizar varios tipos de trazas (que en definitiva reflejan variaciones en el comportamiento) y que especies distintas pueden realizar trazas similares (siempre y cuando su comportamiento sea similar al realizar la traza), resulta evidente su estudio como entidades discretas (Bromley 1996).

Para poder estudiar una traza fósil libre de preconceptos sobre su productor, debemos enfocarnos en algo objetivo y descriptivo: su morfología. Esto permite individualizar el objeto de estudio y asignar un nombre al icnofósil, utilizando la nomenclatura binomial (se le adjudica a la traza un icnogénero y un nombre específico que resulta en una icnoespecie). Estos icnotaxones deben ser considerados parataxones ya que sólo reflejan aspectos parciales de un organismo. El objetivo de la taxonomía es la búsqueda de taxobases, es decir, criterios que permitan separar taxones como especies,

géneros e incluso categorías de rango superior (Bertling, 2007). En el campo de la icnología estos criterios se denominan icnotaxobases y permiten separar icnotaxones (Bromley, 1996).

La taxonomía de los organismos y la icnotaxonomía son dos sistemas taxonómicos independientes pero regidos bajo las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999 Art. 1.2.1.).

Actualmente no existe un consenso estricto sobre cuáles deben ser las icnotaxobases apropiadas ni su jerarquía al usarlas. Esto se debe a la diversidad de las trazas fósiles y los comportamientos que representan (Bertling, 2007). Sin embargo, la forma general, la pared, revestimiento y ramificación son los más usados para las trazas fósiles de invertebrados (Bromley 1996).

Otra enfoque para estudiar las trazas fósiles es realizar inferencias sobre su origen (comportamiento que llevó a la realización de la misma). Para esto se utiliza la clasificación etológica propuesta por Seilacher que reúne las trazas bajo diferentes categorías (Bromley 1996; Mayoral, 2001):

Cubichnia (morada temporal del productor), **Repichnia** (locomoción o desplazamiento), **Domichnia** (construcción de una morada), **Fodinichnia** (alimentación en organismos semisésiles/habitación dentro del sedimento), **Pascichnia** (explotación subsuperficial de los detritos acumulados en el sustrato), **Calichnia** (construcciones con el fin de llevar a cabo la reproducción y/o cría de sus larvas, Genise 2000), **Aedifichnia** (construcciones realizadas con materias primas o tratadas, variante de Calichnia), **Volichnia** (consecuencia del salto o vuelo de algunos insectos), **Xylichnia** (perforaciones de sustratos xílicos), **Pupichnia** (construcción que realiza un organismo para completar la metamorfosis, propuesta por Genise *et al*, 2007), **Fugichnia** (trazas de escape), **Equilibrichnia** (trazas de equilibrio), **Preadichnia** (trazas de predación) y **Agrichnia** (trazas de cultivo).

Los principios y enunciados de la Icnología se fueron gestando a partir del estudio de trazas de origen básicamente marino. Es por ello que algunos de estos principios dejan de tener sentido en el campo de la icnología continental, y más específicamente en desarrollo reciente del estudio de nidos fósiles de insectos en paleosuelos (Genise 1998).

Tomemos por ejemplo el principio icnológico de Bromley que sostiene que organismos diferentes pueden realizar la misma traza si desarrollan la misma actividad

o intentan resolver el mismo problema (Bromley 1996). Si bien esto puede ser válido para trazas de morfología más bien simple, es inaceptable para estructuras, por ejemplo, de nidificación de insectos. Más aún, las estructuras de nidificación de algunos insectos, debido a su compleja morfología, pueden ser asignadas a un determinado taxón. Estas características comportamentales y arquitecturales pueden ser utilizadas con propósitos sistemáticos con la misma validez que los caracteres morfológicos (Genise 1998), lo que le da a estas trazas, importancia desde el punto de vista paleoentomológico. Es decir, pueden contribuir a la hora de interpretar la historia evolutiva de los insectos (Genise & Bown 1996).

Marco geológico.

El Miembro del Palacio de la Fm. Asencio (Geosuelo del Palacio según Goso 1999) está compuesta por areniscas finas ferrificadas. Constituye extensas corazas ferruginosas de varios metros de espesor dispuestas horizontalmente y formadas a expensas de los sedimentos arenosos de la Fm. Mercedes (Goso & Perea 2003). Aflora principalmente en el Sur y Oeste de Uruguay y está limitada al tope por la Fm. Fray Bentos (Bossi, 1966; Bellosi *et al.* 2004).

Se trata de niveles de paleosuelos ferruginosos a ferralíticos, en su mayoría icnofosilíferos, que comúnmente se suceden apilados en varios niveles, apoyados sobre sedimentitas cretácicas (Martínez & Veroslavsky 2004).

Estos procesos edáficos habrían actuado durante un período de tiempo prolongado sin cambios en las condiciones climáticas en un lapso durante el cual la sedimentación fue mínima o nula (Veroslavsky & Martínez 1996), aunque trabajos más recientes sostienen la posibilidad de que sí haya habido sedimentación, lo que explicaría la apilación de suelos (Verde 2004). Estos suelos serían profundos y del tipo ultisoles, típicos de climas templados y húmedos (Bellosi *et al.* 2004; Genise *et al.* 2004).

El origen de la ferruginización que afectó a estos depósitos bien podría haber sido por migración lateral y vertical de aguas subsuperficiales ricas en hierro ó tener y un origen pedogénico bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas (Bossi 1966; Martínez & Veroslavsky 2004 y referencias allí citadas).

La edad de estos depósitos no está muy clara, habiéndose posicionado a fines de Cretácico por varios autores, y a comienzos del Terciario por otros (Genise & Bown 1996 y referencias allí citadas). Esto se debe a que se encuentra acotada por la Fm.

Mercedes por debajo y por la Fm. Fray Bentos, portadoras de restos de dinosaurios y mamíferos oligocénicos, respectivamente (Bellosi *et al.* 2004). Se acepta en general una edad de comienzos del Terciario para los estratos portadores de la icnofauna de insectos (Genise *et al* 2002).

Registro icnofosilífero.

La mayor diversidad de icnofósiles continentales conocida en Uruguay corresponde al Paleógeno (Terciario), aunque pueden encontrarse también en el Mesozoico (escasas pisadas de vertebrados) y en el Cuaternario (*Castrichnus incolumis*, *Taenidium* y coprolitos de vertebrados) (Verde 2004; Verde & Perea 2008; Verde & Ubilla 2002; Verde *et al* 2007; Mesa & Perea 2010). Roselli (1902-1987) fue uno de los pioneros en icnología continental, describiendo varios icnogéneros de insectos en paleosuelos, entre ellos cámaras pupales, bolas de cría de escarabajos coprófagos y nidos de abejas. (Genise & Bown, 1995).

Los icnofósiles continentales más comunes y abundantes en el Terciario de Uruguay corresponden a insectos y se interpretan como estructuras de nidificación de escarabajos coprófagos (*Coprinisphaera*), estructuras de nidificación de abejas (*Palmiraichnus*, Uruguay, entre otros), cámaras pupales (*Monesichnus*, *Teisseirei* y *Rebuffoichnus*) y posibles termiteros (Verde 2004). Este conjunto de icnofósiles son muy abundantes y constituyen la denominada Icnofacies de *Coprinisphaera* (Genise *et al* 2000). Cámaras pupales y nidos de abejas solitarias pueden encontrarse también en las “Calizas del Queguay” (*Rebuffoichnus sciuttoi* y *Celliforma spirifer* respectivamente) (Verde 2004; Verde & Perea 2008), mientras que *Coprinisphaera isp.* también ocurre en la Fm. Fray Bentos junto a *C. spirifer* y *R. sciuttoi* (Verde 2004).

Las estructuras de nidificación de abejas consisten en celdillas construidas con el propósito de proteger los estadios inmaduros de la abeja así como su alimento (Michener 2009). La mayoría de estas celdillas ocurren como excavaciones en suelo o madera. Típicamente los nidos se construyen en el suelo, donde un túnel principal da lugar a túneles laterales que terminan en una celdilla (Michener 2009). Las celdillas pueden encontrarse aisladas, agrupadas en clústeres o adosadas a túneles (Genise 2000).

A nivel mundial, las estructuras de nidificación de abejas son una de las trazas fósiles más comunes en paleosuelos (Genise 2000) y comprenden los siguientes icnogéneros hasta ahora conocidos: *Palmiraichnus*, *Celliforma* (celdillas aisladas), *Corimbatichnus*, *Uruguay*, *Rosellichnus* (celdillas agrupadas en clústeres), y *Elipsoideichnus* y *Cellicalichnus* (celdillas adosadas a túneles helicoidales y curvos, respectivamente). Estos icnogéneros están agrupados en la icnofamilia Celliformidae, propuesta por Genise (2000) (ver Anexo 1).

En cuanto a los constructores de estas estructuras, se propuso: a los Oxaeinae, subfamilia de abejas de la familia Andrenidae, como los posibles productores de *Uruguay isp.* y *Palmiraichnus*, y Halictidae como constructores de *Rosellichnus* (Genise & Bown 1996; Genise 2000).

Ichnogénero *Uruguay* (Roselli 1939).

Uruguay fue uno de los primeros icnogéneros formalmente descrito y asignado a insectos (Genise & Bown 1996). Fue erigido por Roselli (1939) para incluir dos icnoespecies: *Uruguay auroranormae*, descrita en base a materiales colectados en las cercanías del Arroyo Las Flores, en el departamento de Colonia y *Uruguay castellanosi* en base a materiales provenientes de la misma localidad. Ambas fueron interpretadas en un principio como estructuras de nidificación de vespídos.

Más tarde, Roselli (1987) describió *Uruguay rivasi*, diferenciando a esta traza de *Uruguay auroranormae* por poseer tres hileras longitudinales y por no distinguirse los fondos de las celdillas de manera individual en la base del nido. Así mismo crea un nuevo icnogénero, *Palmiraichnus*, para incluir a las icnoespecies *P. castellanosi* y *P. minor*.

Si bien *Uruguay rivasi* es descrito formalmente por Roselli en 1987, es Bonino de Langguth (1978) la primera en mencionar estas formas, refiriéndose a ellas como Nidos Tipo II y III. Es también la primera en proponer a los Halictidae como los posibles productores de *Uruguay*.

Tanto Roselli (1987) como Genise & Bown (1996) distinguen dos icnoespecies de *Uruguay*, *U. auroranormae* y *U. rivasi* básicamente por el número de filas (cuatro y

tres, respectivamente), alegando que morfologías intermedias eran prácticamente ausentes.

Cilla (2001) analizó la diversidad morfológica de *Uruguay* en términos de desarrollo ontogenético del clúster, diversidad del productor y plasticidad comportamental, alegando que existe una amplia gama de formas que no coinciden necesariamente con la diagnosis existente. Este análisis se efectuó con un n de 74, lo que hace necesario una revisión de las formas depositadas en la Colección de Paleontología de Facultad de Ciencias (UdelaR) que contiene alrededor de 300 ejemplares. Además, las observaciones antes mencionadas son solamente macromorfológicas. En esta colección existen ejemplares que tampoco se ajustan estrictamente a las diagnosis de *Uruguay auroranormae* y *Uruguay rivasi*.

OBJETIVOS

Objetivo general: ampliar el conocimiento de la icnodiversidad del icnogénero *Uruguay* del Miembro del Palacio de la Formación Asencio, mediante una revisión icnotaxonómica de los ejemplares presentes en la colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias – UdelaR.

Objetivos específicos:

- ✓ Analizar la macro y micromorfología de los ejemplares más representativos de cada morfotipo.
- ✓ Revisar las icnotaxobases utilizadas hasta el momento.
- ✓ Caracterizar nuevas icnotaxobases.
- ✓ Comparar morfologías en base a plasticidad comportamental e icnotafonomía.
- ✓ Determinar si existen formas asimilables a nuevas icnoespecies de *Uruguay* y describirlas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este trabajo se llevó a cabo en el laboratorio de Bioestratigrafía y Paleoecología (Depto. de Evolución de Cuencas, Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República). Los materiales estudiados fueron colectados por el Dr. Mariano Verde y colaboradores en el marco del Proyecto “Icnología de la Formación Asencio y las Calizas del Queguay: Geocronología y Paleoecología” en los departamentos de Colonia y Soriano y también colectados por el autor y colaboradores en el marco de este trabajo en el Departamento de Soriano. Los ejemplares se colectaron de forma selectiva, es decir, con el objetivo de incrementar la cantidad de ejemplares agrupados dentro del icnogénero *Uruguay* y fueron depositados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias (acrónimo FCDP). El siguiente cuadro muestra un listado con las localidades de los materiales estudiados en este trabajo.

Localidad de los materiales estudiados	
Colonia	
Cantera Horacio Espiga	33° 52′ 19.7″ S; 58° 09′ 44.8″ W
Cantera Horacio Espiga 2	33° 52′ 36.2″ S; 58° 09′ 13.4″ W
Cantera Pochevú	33° 52′ 35.4″ S; 58° 09′ 05.4″ W
Cantera Pochevú 2	33° 52′ 16.6″ S; 58° 09′ 12.0″ W
Cantera Maldonado Este	33° 51′ 45.5″ S; 58° 11′ 10.3″ W
Cantera Maldonado Oeste	33° 51′ 39.7″ S; 58° 11′ 25.5″ W
Cantera Rosotti	33° 56′ 08.9″ S; 58° 05′ 56.0″ W
Cantera Centurión	33° 59′ 01.8″ S; 58° 14′ 19.9″ W
Soriano	
Cantera Fontes	33° 34′ 44.4″ S; 58° 17′ 17.8″ W
Cantera Torres	33° 35′ 20.2″ S; 58° 16′ 57.9″ W
Cantera Chiesa	33° 35′ 37.0″ S; 58° 16′ 50.0″ W
Cantera cercana a Arroyo Coquimbo	33° 21′ 19.0″ S; 57° 47′ 48.3″ W
Cantera sobre el Km 229 de Ruta 2	33° 35′ 21.1″ S; 57° 42′ 43.6″ W
Cantera en Estancia Dacá	33° 18′ 10.9″ S; 58° 04′ 42.6″ W
Cantera sobre el Km 33 de Ruta 14	33° 12′ 19.2″ S; 57° 39′ 51.3″ W
Cantera Km 260 de Ruta 2	33° 24′ 24.2″ S; 57° 56′ 54.3″ W
Cantera Media Agua	33° 32′ 46.6″ S; 57° 54′ 02.2″ W
Cantera Sosa	33° 36′ 33.06″ S; 58° 09′ 15.11″ W
Durazno	
Cantera al S del Cementerio de Carlos Reyles	33° 04′ 24.2″ S; 56° 28′ 01.5″ W
Cementerio Carlos Reyles Km 220 de la Ruta 5	33° 04′ 19.7″ S; 56° 27′ 53.3″ W

1.- Limpieza y clasificación.

Para este trabajo se cuantificó la totalidad de ejemplares agrupados bajo el icnogénero *Uruguay*. Se procedió al lavado de los mismos con el fin de remover sedimentos que dificulten la identificación del material o de alguna particularidad del mismo. Para limpiar estructuras frágiles (ej.: opérculos, celdillas fragmentadas) se utilizaron elementos que no rayen o dañen el material (ej.: elementos punzantes de plástico o madera). El secado de los ejemplares se realizó en bandejas. Los ejemplares se determinaron según Genise & Bown, (1996); Genise, (2000); Cilla, (2001) entre otros, es decir, las icnoespecies *Uruguay auranormae* y *Uruguay rivasi*. Las formas no concordantes con las diagnósis, si reiteradas, se agruparon aparte para un estudio posterior más fino e identificación.

Paralelamente al estudio de los ejemplares se constató la presencia de opérculos en espiral en sus celdillas, lo cual es indicador de que éstas efectivamente hayan sido contruidos por abejas. Para ello, se realizaron cortes transversales con el fin de exponer tanto los fondos de las celdillas como la cara interna del opérculo. También se realizaron cortes longitudinales para medir el grosor de los mismos.

2.- Catalogación de los ejemplares más representativos.

Los materiales apartados y más representativos que formaron parte del presente estudio fueron ingresados en la Colección de Paleontología de la Facultad de Ciencias – Universidad de la República.

3.- Toma de medidas, estudio de contorno y descripción general de cada forma.

Para el estudio de contorno se seleccionó una muestra representativa de los ejemplares completos. Para diagramar la disposición de las celdillas se ubicó el clúster en posición apertural (la cara que muestra las bocas de las celdillas) hacia el observador y se cuantificaron y posicionaron las celdillas en un diagrama (Anexos 1, 2 y 3). En los ejemplares que no permitieron visualizar las celdillas individuales (ej.: *U. rivasi*), se efectuaron cortes transversales del clúster para poder llevar a cabo esta observación.

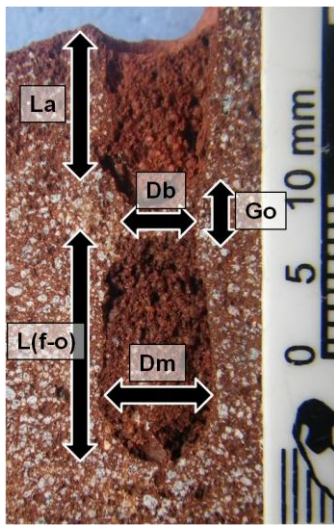
Se efectuaron medidas sobre las celdillas de los ejemplares, aprovechando cortes naturales de los mismos o directamente seccionándolos para obtener la vista deseada. Se midieron los siguientes parámetros sobre las celdillas de los ejemplares: el diámetro de la boca (Db), el diámetro máximo (Dm), la distancia entre el fondo y la base del

opérculo (Lf-o, la longitud de la cavidad que contiene a la puesta y su alimento), el grosor del opérculo (Go) y la longitud de la antecámara (La). Se realizó un índice de elongación para obtener una idea de la forma general de la celdilla, de la siguiente manera:

Índice de elongación: Diámetro máximo / Longitud Fondo-Opérculo

Este índice oscila entre los valores teóricos 1 y 0, siendo los valores cercanos al 1 celdillas robustas y los valores cercanos al 0 celdillas delgadas y elongadas.

Todas las medidas se tomaron en mm utilizando un calibre manual.

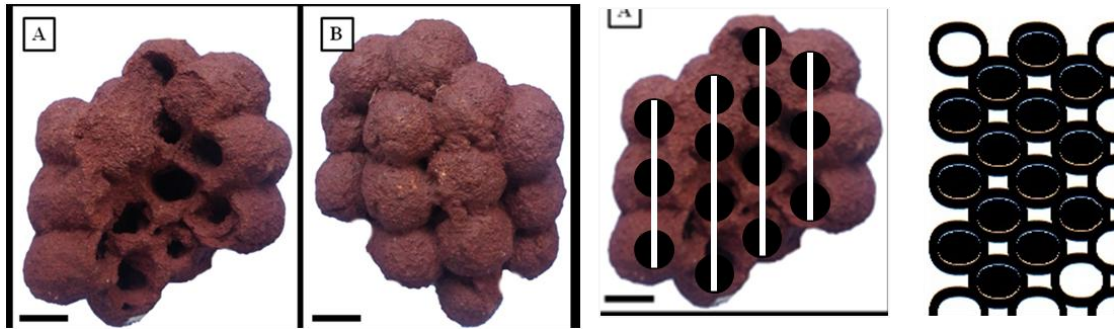


Se observaron a modo descriptivo los siguientes caracteres morfológicos sobre los ejemplares:

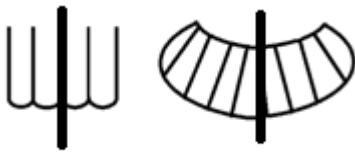
A) Fondos de celdillas visibles o no visibles



B) N° de filas (grupo de celdillas paralelas al eje mayor del clúster) y N° de celdillas por fila . Para ello se utilizó una plantilla para diagramar el arreglo de las celdillas de manera estandarizada y obtener así el contorno del clúster como lo muestra el esquema siguiente.

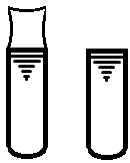


C) Ejes de las celdillas divergentes o paralelos con respecto al plano longitudinal (eje mayor del clúster).

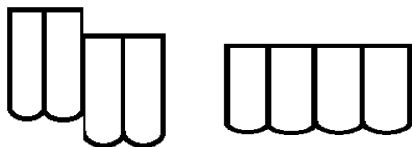


Paralelos Divergente

D) Presencia o ausencia de antecámara



E) Ubicación de los fondos de las celdillas en planos diferentes / mismo plano



4.- Preparación de muestras para MEB.

Los ejemplares seleccionados para realizar Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) fueron sumergidos en agua en una cubeta de ultrasonido (Cole-Parmer 8890) para eliminar cualquier resto de sedimento y/o abrasivo que pueda obstaculizar la visión de estructuras como opérculos, túneles y/o paredes de revestimiento. Cada muestra permaneció en la cubeta de ultrasonido durante aproximadamente 20 minutos. Una vez aisladas las estructuras de interés, las mismas se montaron en soportes metálicos con una cinta adhesiva de carbono, para luego ser sombreadas con partículas de oro en un

Metalizador (Desk II, Dentom Vacuum) y así ser observadas en el MEB Jeol, JSM-5900 LV.

5.- Preparación de muestras para Secciones Petrográficas.

Los ejemplares seleccionados para realizar Secciones Petrográficas estándar fueron previamente seccionados transversal y longitudinalmente utilizando una sierra diamantada. Posteriormente cada muestra fue pulida con abrasivo Carborundum 600 (Carburo de Silicio) e impregnada con resina epoxi y catalizador en una campana con bomba de vacío. Luego de adherir las muestras a un portaobjetos con resina, las mismas se desbastaron hasta alcanzar un espesor de 30 μm . Primero se lo hizo con la Desbastadora/Laminadora Buehler PetroThin (60 μm) y luego manualmente con polvo abrasivo 600 y 1000 (30 μm).

Las secciones petrográficas resultantes fueron observadas con mayor detalle bajo el Microscopio Petrográfico con luz transmitida y fotografiadas con Cámara Nikon Digital Sight Fi1, Software NIS F3.0.

Por último se discuten cuál/es de estos caracteres han sido utilizados como icnotaxobases en la literatura anterior y proponer cuál/es y cómo deberían ser utilizados en adelante.

RESULTADOS

En base a la morfología externa se pudo agrupar a los ejemplares en: *Uruguay auroranormae* (Lámina I), *Uruguay rivasi* (Lámina II), *Uruguay n. isp.* (Lámina III) y *Rosellichnus isp.* (Lámina IV).

En todas las formas se confirmó la presencia de opérculo y antecámara (esta última siendo difícil de observar en *U. auroranormae*) (Láminas I, c; II, b; III, c, d; IV, c, d; V, a y c).

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

Uruguay Roselli 1939

DIAGNOSIS. Grupo de celdillas ovoides de pared discreta y revestimiento liso. Celdillas de fondos redondeados y bocas planas y abiertas o cerradas con opérculo en espiral. Fondos de celdillas divergentes ocasionando que la cara superior del clúster sea cóncava. Celdillas arregladas formando varias filas con sus fondos y bocas al mismo nivel.

Uruguay auroranormae Roselli 1939

Lámina I

Uruguay auroranormai: Roselli 1939

Uruguay auroranormai: Bequaert y Carpenter 1941; Brown 1941

Uruguay auroranormai: Brown 1941

Nidos de Prosceliphron: Frenguelli 1946

Rosellia auroranormai: Francis 1975

Uruguaihnus auroranormai: Roselli 1976

Uruguay auroranormai: Zeuner y Manning 1976

Nidos Tipo I: Bonino de Langguth 1978

Rosellia auroranormai: Sprechmann 1981

Rosellia auroranormai: Martínez 1982

Uruguay auroranormai: Retallack 1984

Uruguaihnus auroranormai: Schluter 1984

Rosellia auroranormai: Roselli 1987

Uruguay auroranormae: Wenzel 1990

Rosellia auroranormae: Genise y Bown 1994

Uruguay auroranormae: Genise y Bown 1996

Uruguay auroranormae: Genise 2000

Uruguay auroranormae Tipo A, Grupos I, II y III: Cilla 2001

DIAGNOSIS: Clúster de celdillas de pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa. Los fondos de las celdillas son divergentes de modo que la superficie apertural es cóncava. Fondos visibles. Celdillas robustas, de boca ancha. Cortas en su longitud (bajas y gruesas). Puede presentar antecámara corta.

DESCRIPCIÓN: Presentan antecámara (algunos casos) en sus celdillas (Lámina I, c). Contorno ligeramente rectangular. Clúster compacto, con muy poco material inalterado y de límites nítidos (Lámina I, a,b).

Estudio de contorno: Se diagramó el contorno de 33 ejemplares de *U. auroranormae* (Ver Anexo 2). El número de filas osciló entre tres y cinco (Figura 1). Así mismo, el número de celdillas por fila osciló entre los valores dos y ocho (Figura 2). Este arreglo da como resultado un contorno rectangular.

Medidas (ver Tabla 1): Total de ejemplares: 57

-Diámetro boca. Se efectuaron 87 medidas en un total de 41 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 7.81 mm, con valores máximos y mínimos de 9 mm y 5 mm, respectivamente. S.D= 0.656.

-Diámetro mayor. Se efectuaron 73 medidas en un total de 41 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 9.56 mm, con valores máximos y mínimos de 10.4 mm y 9 mm, respectivamente. S.D= 0.511.

-Longitud fondo-opérculo. Se efectuaron 13 medidas en un total de 9 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 9.5 mm, con valores máximos y mínimos de 11 mm y 5 mm, respectivamente. S.D= 0.25.

-Grosor opérculo. Se efectuaron 31 medidas en un total de 22 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 5.82 mm, con valores máximos y mínimos de 7.6 mm y 4.3 mm, respectivamente.

-Longitud antecámara. Se efectuaron 4 medidas en un único ejemplar. Se obtuvo una media igual a 8.2 mm, con valores máximos y mínimos de 9.6 mm y 6.3 mm, respectivamente.

-Índice de elongación (Diámetro mayor/Long. fondo-opérculo): 0.77 (n= 10)

Microscopía de barrido: Se analizó la textura superficial de dos opérculos en el ejemplar FCDP 6497 (Lámina V, a y b). En uno de los opérculos (Opérculo I; Lámina V, a) se visualizó la superficie interna (la superficie de cara a la luz de la cavidad de la celdilla), mientras que en el otro opérculo (Opérculo II; Lámina V, b) se visualizó la superficie externa (la que se encuentra en la parte exterior de la celdilla).

Opérculo I.

Se trata de un opérculo de 9 mm de diámetro construido por 5 espiras concéntricas con clastos más bien redondeados de diámetros variables entre 0.1-0.2 mm (arena fina). El grosor de las espiras es variable, aumentando hacia la periferia, entre 0.75 y 1 mm. Superficie no pulida. No existe una alineación del eje mayor de los clastos con respecto a la dirección de las espiras.

Opérculo II.

Se trata de un opérculo de 9.2 mm de diámetro. La superficie cóncava presenta un pulido leve que homogeniza la superficie y dificulta la visualización de los clastos individuales.

Secciones Petrográficas: Se realizó una Sección Petrográfica Estándar en corte transversal de una celdilla de *U. auroranormae* (FCDP 6410) (Lámina VI, a). El grosor de la pared es de aproximadamente 2 mm. Está conformada por granos de cuarzo fracturado y cemento ferruginoso. El tamaño de grano es variable aunque la mayoría no supera los 0.5 mm de diámetro. Los clastos están orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. Se visualiza la presencia de dos capas más bien oscuras y desprovistas de grano grueso (Lámina VI, a/flechas rojas), intercaladas con capas que contienen mayormente granos gruesos alineados (Lámina VI, a/flechas amarillas). Una tercera capa podría estar presente. Los granos de cuarzo son angulares a sub-angulares.

COMENTARIOS: En 1939 Roselli describe *U. auroranormae* en base a tres ejemplares. Los ejemplares están fotografiados y/o ilustrados y son considerados Tipo en el trabajo. Es de notar que en este trabajo, Roselli no utilizó ningún tipo de numeración en los ejemplares.

El primero en describir consiste en un ejemplar seccionado naturalmente que expone los costados de las celdillas, actualmente ausente en la colección (M. Verde com. pers.).

El segundo es un clúster hexagonal de menor tamaño de 7 celdillas distribuidas en tres filas (2, 3, 2) (hoy con N° 539, M. Verde com. pers.).

El tercer y último ejemplar de la Serie consiste en un clúster compuesto por 24 celdillas distribuidas en cuatro filas, anótese (5, 6, 7, 6) (Lámina XI, a).

En resumen, Roselli describe *Uruguay auroranormae* en base a tres ejemplares (Sintipos) que constituyen una Serie Tipo.

En 1987, sin tener en cuenta las reglas nomenclaturales, Roselli presenta y describe nuevos materiales de *Rosellia auroranormai* (*Uruguay auroranormae*, sinonimia) designando un Holotipo (n° 314) y dos Paratipos (n° 314a y 314b).

El nuevo Holotipo consiste en un clúster de 20 celdillas. Tanto el nuevo Holotipo como los dos Paratipos están fotografiados. Resulta evidente que el Holotipo y los Paratipos presentados en 1987 son inválidos. Sin embargo, revisiones posteriores (ej.: Genise & Bown, 1996) se refieren erróneamente al Holotipo propuesto en 1987.

***Uruguay rivasi* Roselli 1987**

Lámina II

Nidos Tipo II *partim* y III: Bonino de Langguth 1978

Rosellia rivasi: Roselli 1987

Uruguay rivasi: Genise y Bown 1996

Uruguay rivasi: Genise 2000

Tipo B, Grupos IV, V y VI: Cilla 2001

DIAGNOSIS: Clúster de celdillas de pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa. Los fondos de las celdillas son divergentes de modo que la superficie apertural es cóncava. Fondos no visibles. Presentan antecámara en sus celdillas.

DESCRIPCIÓN: Contorno ligeramente rectangular. Sus celdillas son de forma de clava, elongadas y gráciles. Las celdillas en los clúster de *U. rivasi* se encuentran más dispersas dentro del clúster (Lámina II, b; Lámina X, d). Sus límites no son nítidos y es difícil individualizar las celdillas observando los lados y el fondo del clúster (Lámina II, a). En este sentido se puede describir un típico clúster de *U. rivasi* como un conjunto de celdillas construidas pero que no forman una estructura continua discreta, sino que estarían incluidas en una porción de suelo que, a grandes rasgos, delimita ese conjunto de celdillas aunque sin límites precisos. Varios ejemplares de *U. rivasi* presentan un túnel longitudinal ubicado en la cara apertural que une las bocas de las celdillas (Lámina III, c). Por lo general no se conserva completo. Es muy común encontrar tramos de este túnel uniendo dos o más celdillas, pero casi nunca completando la totalidad del recorrido. Secciones de ejemplares de *U. rivasi* permitieron visualizar una traza meniscada nunca antes descrita para estas estructuras de nidificación (ni para ningún icnofósil del Miembro Palacio de la Fm. Asencio).

Estudio de contorno: Se diagramó el contorno de 35 ejemplares de *U. rivasi* (Ver Anexo 3). El número de filas osciló entre dos y seis (Fig 3). Así mismo, el número de celdillas por fila osciló entre dos y nueve (Fig 4). Este arreglo da como resultado un contorno rectangular.

Medidas (ver Tabla 2): Total de ejemplares: 22

-Diámetro boca. Se efectuaron 27 medidas en un total de 16 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 6.2 mm, con valores máximos y mínimos de 8.2 mm y 4 mm, respectivamente. S.D= 1.156.

-Diámetro mayor. Se efectuaron 40 medidas en un total de 21 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 8.36 mm, con valores máximos y mínimos de 11 mm y 7 mm, respectivamente. S.D= 0.94.

-Longitud fondo-opérculo. Se efectuaron 16 medidas en un total de 7 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 14.61 mm, con valores máximos y mínimos de 20.1 mm y 11.5 mm, respectivamente. S.D= 2.71.

-Grosor opérculo. Se efectuaron 5 medidas en un total de 5 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 3.16 mm, con valores máximos y mínimos de 4.4 mm y 2.4 mm, respectivamente.

-Longitud antecámara. Se efectuaron 8 medidas en un total de 7 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 13.63 mm, con valores máximos y mínimos de 20 mm y 8.1 mm, respectivamente.

Índice de elongación (Diámetro mayor/Long. fondo-opérculo): 0.59 (n= 16)

Microscopía de barrido: Se analizó la textura superficial interna de un opérculo del ejemplar FCDP 6870 mediante MEB (Lámina V, c). Se trata de un opérculo de 6.5 mm de diámetro construido por 5 espiras concéntricas con clastos más bien redondeados de diámetros variables entre 0.1-0.2 mm (arena fina). El grosor de las espiras no varía, siendo prácticamente de 0.5 mm en las espiras tanto cerca del centro como en la periferia. Superficie no pulida. No existe una alineación del eje mayor de los clastos con respecto a la dirección de las espiras.

Se analizó la textura superficial de un túnel principal (ejemplar FCDP 6776) que cubría la boca de las celdillas (Lámina V, d). Se observa una capa de revestimiento de un espesor de 460 micrómetros aproximadamente, de superficie lisa y pulida.

Secciones Petrográficas: Se realizó una Sección Petrográfica Estándar en corte transversal de una celdilla de *U. rivasi*. (FCDP 6870) (Lámina VI, b). El grosor de la pared es de aproximadamente 2 mm. Está conformada por granos de cuarzo y cuarzo fracturado y cemento ferruginoso. El tamaño de grano es variable aunque la mayoría no supera los 0.5 mm de diámetro. Los clastos están orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. No se define claramente la presencia de capas. Los granos de cuarzo son angulares a sub-angulares.

Formas atípicas

Un pequeño porcentaje de formas presenta un arreglo muy similar al de *U. rivasi*, pero con una diferencia. El eje de sus celdillas se encuentra inclinado con respecto al plano que forman los fondos de las celdillas (Lámina X, a). Esta inclinación es de aproximadamente 40-45°.

Medidas (Tabla 3): Total de ejemplares: 6

-Diámetro boca. Se efectuaron 14 medidas en un total de 6 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 5.08 mm, con valores máximos y mínimos de 6.4 mm y 4 mm, respectivamente. S.D= 0.595.

-Diámetro mayor. Se efectuaron 14 medidas en un total de 6 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 7.78 mm, con valores máximos y mínimos de 9.3 mm y 7 mm, respectivamente. S.D= 0.62.

-Longitud fondo-opérculo. Se efectuaron 6 medidas en un total de 3 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 13.08 mm, con valores máximos y mínimos de 15.6 mm y 11 mm, respectivamente. S.D= 1.39.

-Grosor opérculo. Se efectuaron 5 medidas en un total de 3 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 2.86 mm, con valores máximos y mínimos de 3 mm y 2.3 mm, respectivamente.

-Longitud antecámara. Se efectuaron 5 medidas en un total de 4 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 14.82 mm, con valores máximos y mínimos de 27.4 mm y 9.5 mm, respectivamente.

-Índice de elongación (Diámetro mayor/Long. fondo-opérculo): 0.58 (n= 6).

COMENTARIOS: Si bien es descrito formalmente por Roselli en 1987, es Bonino de Langguth (1978) la primera en mencionar estas formas, refiriéndose a ellas como Nidos Tipo II y III. Roselli (1987) describe *Uruguay rivasi* en base al ejemplar Tipo (n° 501) (Lámina XI, b) y a dos Paratipos todos, con tres filas de celdillas. En este trabajo Roselli afirma que la diferencia entre *U. auroranormae* y *U. rivasi* es (entre otras) el número de filas, cuatro y tres respectivamente.

Uruguay n. isp.

Lámina III

DIAGNOSIS: Clúster de celdillas de pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa. Tanto los fondos de las celdillas como sus bocas terminan en distintos niveles. Fondos más bien visibles. Presentan antecámara en sus celdillas.

DESCRIPCIÓN: Contorno difícilmente diagramable, raramente se definen filas (Lámina III, b, f). Sin dominancia de algún eje sobre otro. Sus celdillas son elongadas,

pero a diferencia de *Rosellichnus*, estas son curvadas y se disponen de forma caótica aunque con sus bocas hacia un mismo lado. Celdillas externamente largas y curvadas sin una disposición definida o recurrente (esta forma se caracteriza por su irregularidad). De hecho, una sección “longitudinal” muestra el conjunto de celdillas seccionadas en distintos planos (Lámina III, c).

Estudio de contorno: No se pudo diagramar el contorno en este grupo de clústeres debido a la disposición caótica de sus celdillas. Sin embargo, en los ejemplares más completos se pudo contabilizar (en algunos casos con dudas) el número de celdillas que componen el clúster. Se contabilizó el número de celdillas en seis clústers. En cinco de ellos (FCDP 6787, 6788, 6797, 6796 y 6789), el número de celdillas oscila entre 9 y 11. Sin embargo, existe un clúster de gran tamaño con más de 20 celdillas (FCDP 6783, Lámina III, a, b). En líneas generales, podría definirse como un agregado de celdillas que no guardan una relación aparente entre ellas.

Medidas (ver Tabla 4): Total de ejemplares: 4

-Diámetro boca. Se efectuaron 4 medidas en un total de 4 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 5.75 mm, con valores máximos y mínimos de 6.5 mm y 5 mm, respectivamente. S.D= 0.645.

-Diámetro mayor. Se efectuaron 4 medidas en un total de 3 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 9.55 mm, con valores máximos y mínimos de 10 mm y 9 mm, respectivamente. S.D= 0.52.

-Longitud fondo-opérculo. Se efectuaron 3 medidas en un total de 3 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 16.93 mm, con valores máximos y mínimos de 19 mm y 15.4 mm, respectivamente. S.D= 1.83.

-Grosor opérculo.. Se efectuó 1 medida en un único ejemplar por lo que no se realizaron análisis estadísticos.

-Longitud antecámara. Se efectuaron 3 medidas en un total de 2 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 23.46 mm, con valores máximos y mínimos de 25 mm y 22.5 mm, respectivamente.

-Índice de elongación (Diámetro mayor/Long. fondo-opérculo): 0.6 (n= 2).

Secciones Petrográficas: Se realizó una Sección Petrográfica Estándar en corte transversal de una celdilla de *Uruguay* n. isp. (colectada en Cantera Dacá) (Lámina VII, b) El grosor de la pared es de aproximadamente 2 a 3 mm. Está conformada por granos de cuarzo fracturado y cemento ferruginoso. El tamaño de grano es variable aunque la mayoría no supera los 0.5 mm de diámetro. No se observa una orientación clara de los ejes mayores de los clastos con respecto a la pared de la celdilla. No se define claramente la presencia de capas. Los granos de cuarzo son angulares a sub-angulares.

COMENTARIOS: Existe una única mención sobre la existencia de este tipo de morfologías en el icnogénero *Uruguay* en Bonino de Langguth (1978). La autora se refiere a él (es un único ejemplar) como Tipo II y lo describe como un clúster constituido por una haz de tubos incurvados que tienden a converger en un vértice. También destaca el hecho de que las celdillas no guardan ningún orden entre sí.

***Rosellichnus* Genise & Bown 1996**

DIAGNOSIS. Grupo de celdillas ovoides de pared discreta y revestimiento liso. Celdillas de fondos redondeados y bocas planas y abiertas. Los ejes longitudinales de las celdillas son perpendiculares al plano que forman los fondos de modo que la superficie apertural es plana.

***Rosellichnus* isp.**

Lámina IV

DESCRIPCIÓN: Clúster de celdillas de pared discreta, y superficie interna lisa. Fondos visibles. Presentan antecámara en sus celdillas y opérculo en espiral. Contorno ligeramente cuadrado, sin dominio de algún eje sobre otro. Los fondos de las celdillas son redondeados mientras que las bocas son planas y abiertas o cerradas con opérculo en espiral. Los ejes de las celdillas son paralelos por lo que la superficie apertural del clúster es plana. Las celdillas se encuentran arregladas de modo que forman varias filas con los fondos de las celdillas al mismo nivel. Sus celdillas son elongadas y rectas.

Estudio de contorno: Se diagramó el contorno de 20 ejemplares del *Rosellichnus isp.* (Ver Anexo 4). El número de filas osciló entre dos y cuatro (Figura 5). Así mismo, el número de celdillas por fila osciló entre los valores uno y cuatro (Figura 6). Este arreglo da como resultado un contorno cuadrado.

Medidas (ver Tabla 5): Total de ejemplares: 10

-Diámetro boca. Se efectuaron 10 medidas en un total de 6 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 6.59 mm, con valores máximos y mínimos de 7 mm y 5 mm, respectivamente. S.D= 0.61.

-Diámetro mayor. Se efectuaron 30 medidas en un total de 10 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 9.32 mm, con valores máximos y mínimos de 10.1 mm y 7.4 mm, respectivamente. S.D= 0.66.

-Longitud fondo-opérculo. Se efectuaron 2 medidas en un total de 2 ejemplares. Se obtuvo una media igual a 19.15 mm, con valores máximos y mínimos de 19.3 mm y 19 mm, respectivamente. S.D= 0.21.

-Grosor opérculo. Se efectuó 1 medida en un único ejemplar por lo que no se realizaron análisis estadísticos.

-Longitud antecámara. Se efectuaron 2 medidas sobre un único ejemplar. Se obtuvo una media igual a 18.05 mm, con valores máximos y mínimos de 22.1 mm y 14 mm, respectivamente.

-Índice de elongación (Diámetro mayor/Long. fondo-opérculo): 0.52 (n= 1).

Secciones Petrográficas: Se realizó una Sección Petrográfica Estándar en corte transversal de una celdilla de *Rosellichnus isp.* (FCDV 6860) (Lámina VII, a). El grosor de la pared es de aproximadamente 2 mm. Está conformada por granos de cuarzo fracturado y cemento ferruginoso. El tamaño de grano es variable aunque la mayoría no supera los 0.5 mm de diámetro. Los clastos están orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. No se define claramente la presencia de capas. Los granos de cuarzo son angulares a sub-angulares.

COMENTARIOS: Este icnogénero fue descrito en 1996 por Genise & Bown para incluir las icnoespecies *patagonicus* y *arabicus*.

Igen A isp a Nov.

Lámina VIII, a-d

DIAGNOSIS: Galería de sección circular a sub-circular en nidos de insectos. Relleno activo meniscado. Diámetro variable (10-15 mm).

DESCRIPCIÓN: Traza meniscada de grosor variable (15 mm en un ejemplar y 10 mm en dos ejemplares). En un ejemplar y a juzgar por la orientación de los meniscos, (Lámina VIII, a,b) la traza de 15 mm de grosor parece atravesar el nido por completo desde la base hacia la cara apertural. En otros ejemplares (Lámina VIII, c,d) la traza de 10 mm de grosor parece estar contenida en el nido y siguiendo la curvatura de los límites del clúster. La porción del clúster que contiene a estas trazas meniscadas está completamente bioturbada, por lo que no se pueden distinguir las celdillas afectadas por la traza.

COMENTARIOS: Hasta el momento las únicas trazas descritas formalmente como actividad de cleptoparásitos, carroñeros o depredadores para *Uruguay isp.* son *Tombownichnus plenus* y *T. parabolicus* (Mikulás & Genise 2003).

T. plenus se define como perforaciones circulares a sub-circulares o depresiones parabólicas en la cara externa de la pared de una pared construida, mientras que *T. parabolicus* incluye depresiones parabólicas, cónicas o subcilíndricas en la cara externa de la pared de una pared construida (Lámina VIII, e, f).

DISCUSIÓN

Los cuatro grupos de clúster estudiados en esta revisión comparten un *bauplan* similar. El mismo consiste en clústers de celdillas con forma de clava o barril, de **pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa**. Sin embargo, existen diferencias sustanciales que permitirían segregarlos en diferentes grupos (ver Tabla 6). La pared discreta construida es una característica que estos nidos comparten también con cámaras pupales y otros nidos provenientes de la misma unidad. Esto explica, en parte, la gran abundancia de éstos en paleosuelos, es decir, no se trata solamente de estructuras excavadas, sino construidas (Genise, 1999).

La presencia de opérculo en espiral construido desde la periferia hacia el centro, sumado al revestimiento liso pulido y a la forma general de la celdilla, es una evidencia directa de que la totalidad de las formas fueron construidas por abejas ya que no se conoce la existencia de otro grupo de himenópteros (ni insectos en general) que los construyan (Genise 1998).

El interior liso y brillante de las celdillas sugiere la presencia de un revestimiento o tapiz que actuaría como aislante para mantener condiciones estables de humedad dentro de la celdilla (Genise & Bown 1996; Genise & Poire 2000; Genise *et al*, 2004 y referencias allí citadas).

1) *Uruguay auroranormae*.

Si bien históricamente la principal icnotaxobase utilizada para separar *U. auroranormae* de *U. rivasii* fue el número de filas, siendo cuatro y tres respectivamente (Roselli 1987; Genise & Bown 1996), algunas revisiones han planteado la existencia de cierta variabilidad en cuanto a la cantidad y distribución de las celdillas (Cilla 2001). En primer lugar, Roselli (1939) describe *U. auroranormae* en base a tres ejemplares (Sintipos) que difieren en el número de filas, condición que no menciona en su publicación de 1987. Más recientemente, Cilla (2001) define dos grupos morfológicos dentro de esta icnoespecie (Tipo A; I, III y II) tomando como icnotaxobase el número de filas y celdillas (que a su vez definen el contorno del clúster). Como se verá más adelante, la segregación de formas en base al arreglo de sus celdillas (dentro de un mismo arquetipo) no debería utilizarse exclusivamente sin

el apoyo de otras icnotaxobases; de hecho, los ejemplares de la Serie Tipo utilizados para erigir la icnoespecie difieren entre sí en el número de filas y celdillas. Sin embargo, a los efectos descriptivos es de destacar que hasta el momento, las formas de *U. auroranormae* consistían en ejemplares con cuatro y cinco filas (a excepción de un único ejemplar dibujado por Roselli en 1939). En esta revisión se encontraron ejemplares con tres filas (Ver Anexo 2) por lo que corrobora el grado de variabilidad de la especie constructora. En cuanto a número de celdillas por fila, se había establecido un máximo de seis celdillas por fila. En esta revisión se supera este número, encontrándose ejemplares con siete y ocho celdillas. El rango de celdillas y filas se modifica de la siguiente manera para *U. auroranormae*:

	Nº Filas (mínimo/máximo)	Nº Celdillas (mínimo/máximo)
Previo a esta revisión	4 – 5 (3-5 considerando Roselli 1939)	1 - 6
Posterior a esta revisión	3 – 5	1 - 8

De todas formas y contrario a Cilla 2001, creemos que la segregación de formas dentro de *U. auroranormae* en base al número de filas no es recomendable ya que en conjunto comparten otras características que los unen fuertemente, entre ellas el índice de elongación de sus celdillas, fondos visibles y antecámara reducida o ausente.

2) *Uruguay rivasi*.

Hasta el momento, las formas más extremas de *U. rivasi* consistían en ejemplares con tres y cinco filas (Cilla, 2001). En esta revisión se encontraron ejemplares con dos a seis filas (Ver Anexo 3) por lo que se aumenta el grado de variabilidad de la especie constructora. En cuanto a número de celdillas por fila, se había establecido un máximo y un mínimo de 10 y tres, respectivamente. En esta revisión si bien no se encontraron ejemplares con 10 celdillas, sí se encontraron con dos celdillas. Esto significa que el rango de celdillas y filas se modifica de la siguiente manera para *U. rivasi*:

	Nº Filas (mínimo/máximo)	Nº Celdillas (mínimo/máximo)
Previo a esta revisión	3 - 5	3 - 10
Posterior a esta revisión	2 - 6	2 - 10

Siguiendo el mismo razonamiento que para *U. auroranormae*, si tomamos el número de filas como icnotaxobase aislada, podríamos segregar *U. rivasi* en cuatro icnoespecies diferentes, situación que a nuestro juicio generaría un listado innecesario de icnoespecies.

2a) Túnel.

El estudio de un fragmento de clúster con un túnel principal longitudinal mediante Microscopía Electrónica de Barrido, permitió evidenciar la existencia de una capa de revestimiento de un espesor de 460 micrómetros aproximadamente, de superficie pulida (Lámina V, d). Esto permite afirmar que se trata de una estructura construida, probablemente por la abeja constructora del clúster. Al terminar la puesta y sellar las celdillas, la abeja constructora sellaría la boca de las celdillas (antecámaras) a la vez que abandona el clúster (individuo parental), generando así el túnel. Luego, las abejas recién emergidas (segunda generación) abandonarían el clúster utilizando el mismo túnel. Debido a que las celdillas se encuentran perpendiculares al túnel principal, a medida que las abejas abandonan la celdilla, deben “perforar” el túnel para poder salir por el mismo. Esto significa que si el túnel principal está intacto, ninguna abeja ha emergido del clúster. Por el contrario, si las abejas han emergido con éxito, el túnel aparecería perforado. Quizá esa sea la razón por la que es una estructura variable en cuanto a su preservación. Cilla (2001) utiliza la presencia o no de túnel principal para segregar grupos dentro de *U. rivasi*. Sin embargo, de tratarse de una estructura fácilmente erosionable (a su vez dependiendo de la tasa de emergencia de la segunda generación) no debería considerarse un atributo apto para icnotaxobase (Bertling 2007).

2b) Forma atípica en *U. rivasi*.

En cuanto a los ejemplares de *U. rivasi* que presentan una fuerte inclinación en el eje de sus celdillas, se consideran aquí como una forma atípica de *U. rivasi* ya que comparte varios atributos, como el Índice de Elongación de las celdillas, fondos no visibles, entre otros.

Si bien esta Forma podría eventualmente segregarse de *U. rivasi*, se requiere un estudio más profundo así como un número mayor de ejemplares. También se debería

descartar la existencia de formas intermedias que evidencien un continuo entre estas formas atípicas y las formas más comunes de *U. rivasi*. Por el momento y con un número de ejemplares más bien bajo, no se lo considera aquí una icnoespecie diferente. Más aún, el tamaño de las celdillas es prácticamente el mismo que en los ejemplares típicos de *U. rivasi*. Esto significa que el productor probablemente haya sido el mismo y se trate sólo de una variante en el comportamiento constructor.

2c) Cleptoparasitismo.

En el ejemplar FCDP 6881 la traza parece atravesar el nido por completo desde la base hacia la cara apertural por lo que una explicación ajena a la depredación y/o cleptoparasitismo debe ser considerada (ej.: desplazamiento). Sin embargo, en el ejemplar FCDP 6775 (así como en otros ejemplares provenientes de la Localidad Ruta 2, Km 260) la traza está contenida en el nido y sigue la curvatura de los límites del clúster. Esto podría sugerir una intención por parte del productor de la traza de alimentarse de las provisiones o de las larvas contenidas en las celdillas.

Esta traza presenta gran similitud con *Taenidium isp.*, traza producida por acción de organismos depositívoros. Sin embargo, el sustrato (trazas de insectos, partículas de suelo aglutinado) es diferente. Este criterio ha permitido diferenciar trazas de alimentación análogas realizadas en sustratos diferentes como *Oichnus* y *Carpnichnus* (conchillas y semillas, respectivamente). De la misma forma se separan trazas de vivienda como *Gastrochaenolites* y *Teredolites* (sustrato lítico y xílico, respectivamente) (Bertling 2007; Mikulas & Genise 2003). Siguiendo este criterio, podríamos sugerir la presencia de un nuevo icnotaxón para el Mb. del Palacio de la Fm. Asencio.

De todas formas, considerando las trazas de insectos (nidos, cámaras pupales) como un sustrato que a su vez registra la actividad de inquilinos, parásitos y depredadores, es claro que estamos ante un caso de traza compuesta. Es decir, del tipo que se originan debido a interacciones biológicas contemporáneas (ej.: parasitismo, cleptoparasitismo) (Bromley 1996; Mikulas & Genise 2003; Sánchez & Genise 2009).

Estas trazas merecen tratamiento icnotaxonómico formal ya que representan: trazas dentro de trazas; diferentes comportamientos que el de la especie constructora; y el trabajo de otro productor (Mikulás & Genise 2003 y referencias allí citadas).

El productor de esta traza permanece indeterminado hasta profundizar los estudios y seccionar más materiales.

3) *Uruguay n. isp.*

Esta forma coincide con la descrita por Bonino de Langguth (1978). La misma presenta un tamaño de celdilla similar, opérculo en espiral y antecámara.

Esta forma difiere significativamente de *U. auroranormae*, *U. rivasi* y *Rosellichnus isp.* en la disposición de sus celdillas. Se trata (junto con *U. rivasi*) de abejas de menor tamaño que para las otras formas, a juzgar por el diámetro de las bocas de las celdillas. Probablemente se trate de una variante en el comportamiento constructor o simplemente un tipo diferente de abeja constructora.

4) *Rosellichnus isp.*

Según Genise & Bown (1996) la diferencia entre *Rosellichnus* y *Uruguay* radica básicamente en que *Uruguay* posee la cara apertural cóncava (producto de los ejes de sus celdillas convergentes hacia las bocas) y *Rosellichnus* posee la cara apertural plana. La morfología general de varios ejemplares estudiados en esta revisión coincide con la descrita para *Rosellichnus*. Este “morfotipo” también es encontrado por Cilla (2001), refiriéndose a él como Tipo C, Grupo X.

Si seguimos el criterio utilizado por Genise & Bown (1996) podríamos entonces proponer la presencia de *Rosellichnus* también para los depósitos del Miembro del Palacio de la Fm. Asencio de Uruguay en base a estos materiales.

De ser este el caso, se puede confirmar también la existencia de opérculo en espiral para esta forma. Tanto los ejemplares estudiados por Genise & Bown (1996) como por Cilla (2001) carecían de opérculo por lo que un posible origen fuera del grupo de las abejas debía ser considerado (Genise & Bown, 1996).

Esta forma (*Rosellichnus isp.*) difiere significativamente de *U. auroranormae*, *U. rivasi* y *Uruguay n. isp.*

Si tomamos el diámetro de la boca de las celdillas como una aproximación al diámetro de la abeja adulta que emerge de la misma, entonces podríamos decir que se trata de abejas de menor tamaño que el de los constructores de *U. auroranormae*, aunque ligeramente mayor al de los constructores de *U. rivasi* y de *Uruguay n. isp.*

5) Análisis de icnotaxobases.

Bonino de Langguth (1978) fue la primer autora en sugerir un origen subterráneo para los clústers de celdillas agrupados bajo el icnogénero *Uruguay*, señalando a los Halictidae (abejas con nidificación en clúster subterráneo) como posibles constructores. En 1996, Genise & Bown descartaron a los halíctidos alegando diferencias entre las celdillas de los clústers de halíctidos y las de *Uruguay*. Más tarde, en 1998 Genise & Hazeldine proponen a los Oxaeidae (abejas con nidificación en celdillas aisladas) como posibles constructores de *Uruguay* argumentando que las celdillas de los oxaeidos eran muy similares a las celdillas individuales de *Uruguay*.

Sin embargo, el comportamiento de construcción en clúster en los Oxaeidae es desconocido o muy pobremente ilustrado. También es cierto que para la mayoría de las especies de esta familia, el comportamiento de nidificación no ha sido estudiado (Genise & Hazeldine, 1998).

En este sentido resulta difícil la comparación en detalle de ejemplares de *Uruguay* con estructuras análogas actuales por lo que, para el análisis de icnotaxobases, es imprescindible recurrir a literatura icnológica específica (Ej.: Bertling *et al* 2006; Bertling, 2007; Bromley, 1996)

Según Bertling *et al* 2006; Bromley 1996, atributos como: forma general, orientación, ornamentación, paredes, rellenos activos y estructura interna son atributos válidos para utilizar como icnotaxobases; por otro lado rechaza la utilización de atributos como: tamaño, tafonomía, posición sistemática del productor, consistencia del sustrato, edad geológica y tipo de relleno pasivo.

5a) Número de filas.

Históricamente la principal icnotaxobase utilizada para separar *U. auroranormae* de *U. rivasi* fue el número de filas, siendo cuatro y tres respectivamente (Roselli 1987; Genise & Bown 1996). Del análisis del número de filas estudio, se desprende que para *U. auroranormae* el número de filas dominante es cuatro aunque no el único, encontrándose ejemplares con tres y cinco filas. Sin embargo, en los ejemplares de *U. rivasi* predominan tanto las formas con tres filas, como las de cuatro, encontrándose en menor medida ejemplares de dos, cinco y seis filas (Figuras 3 y 4). Aunque

estadísticamente (y con un n° elevado) sería improbable encontrar ejemplares de *U. auroranormae* con tres filas, no se recomienda utilizar el número de filas como icnotaxobase aislada para separar *U. auroranormae* de *U. rivasi*. Sí tal vez como herramienta descriptiva, o incluso como complemento del estudio de otras icnotaxobases.

De utilizarse el número de filas como icnotaxobase **aislada**, se podría sugerir la existencia de más de ocho icnoespecies dentro del icnogénero *Uruguay* (sin mencionar los otros géneros de estructuras de nidificación en clúster), situación que generaría listados innecesarios de icnoespecies. No está claro, en trazas fósiles compuestas por sub-unidades, la importancia como icnotaxobase que tiene la cantidad de éstas.

El número de filas en los ejemplares de *Rosellichnus* isp. tiende a ser tres, mostrando poca variación (el resto de los ejemplares con dos y cuatro filas). Así mismo, el número de celdillas por fila no supera los cuatro, por lo que da un contorno bastante cuadrado en comparación con los contornos rectangulares de *U. auroranormae* y *U. rivasi*. El contorno rectangular de *U. auroranormae* y *U. rivasi*, con su eje mayor coincidiendo con la desembocadura de las celdillas, sugiere la presencia de un espacio en común en donde emergerían las abejas recién nacidas. En el caso de *U. auroranormae* este espacio sería una cavidad, mientras que en *U. rivasi* se trataría de un túnel principal que comunica la boca de todas las celdillas.

5b) Fondos de celdillas visibles/no visibles.

Cilla (2001) sugiere que la presencia de fondos concrecionados que impiden la visualización de los fondos de las celdillas, es una icnotaxobase válida para separar ejemplares de *U. auroranormae* de *U. rivasi*. Sin embargo, esta afirmación no es justificada. Si este atributo se tratase de una consecuencia preservacional (tafonómica), no debería ser incluido como una icnotaxobase válida (Bertling, 2006). Analizando el índice de elongación, encontramos diferencias sustanciales que segregarían a los ejemplares de *U. auroranormae* de *U. rivasi*. Por lo tanto, sería improbable que la presencia de fondos visibles y no visibles, respectivamente, sea consecuencia de una preservación diferencial.

Observando fotografías de secciones transversales y longitudinales de clústeres de *U. auroranormae* y *U. rivasi*, es notoria la diferencia entre la relación que guardan las celdillas dentro del clúster. En el caso de *U. auroranormae* el aprovechamiento del

espacio es mayor que en *U. rivasi*, dando como resultado celdillas íntimamente unidas con poco o nulo espacio entre ellas (Lámina X, e). Más aún, en algunos ejemplares puede deducirse el orden en el que dos celdillas fueron construidas ya que se pueden establecer relaciones de corte análogas a las que se establecen en geología para determinar qué accidente geológico es más reciente en relación a otro (Lámina X, c). Por otro lado, en secciones de *U. rivasi* se observan grandes porciones de suelo entre las celdillas (Lámina X, d).

No es claro en ambos casos si los clústeres se construyen o no en una cavidad previamente excavada.

En la presente revisión se propone una hipótesis relacionada a la modalidad de construcción del clúster. Los clusters de *U. auroranormae* serían construidos en una cavidad previamente excavada, mientras que los de *U. rivasi* serían construidos en porciones de suelo que a grandes rasgos delimita el clúster.

De ser así, podría existir en *U. auroranormae* evidencia de pilares y /o marcas de raíces que sostienen al clúster dentro de la cavidad, como sucede en especies de *Augochlorella* sp. (Halictidae) (Michener, 2009; Dalmazzo & Roig-Alsuna, 2012). Hasta el momento y en esta revisión no se ha encontrado evidencia de dichos pilares aunque es común encontrar clusters de celdillas con marcas y/o surcos laterales.

5c) Morfología general: ejes de la celdilla con respecto al plano longitudinal, y ubicación de los fondos de las celdillas.

Se considera aquí que estos atributos, al ser elementos de la arquitectura del nido (criterios morfológicos), sí permitirían segregar diferentes icnoespecies. La cara apertural (cóncava, plana o convexa) sería una consecuencia directa del ángulo existente entre los ejes de las celdillas. Así, celdillas con ejes divergentes (hacia los fondos) con respecto al plano longitudinal conformarán una cara apertural cóncava, mientras que celdillas con ejes paralelos conformarán una cara apertural plana (Genise 2000; Cilla 2001).

Según Bertling (2007), el criterio más útil es la forma externa, y en el caso de trazas compuestas por sub-unidades, su arreglo en el espacio (aunque no se menciona el número de sub-unidades). La ubicación de los fondos de las celdillas (en sentido longitudinal, es decir considerando una fila) se da en un mismo plano en la mayoría de los clústeres formalmente descritos (*U. auroranormae*, *U. rivasi*, *R. patagonicus* y *R.*

arabicus) y es prácticamente invariable en estos grupos. Por ello consideramos que la agregación de celdillas donde no se delimitan fácilmente planos de fondos y bocas, es una variación en el comportamiento constructor que da como resultado una arquitectura del clúster completamente diferente a la anteriormente mencionada.

5d) Índice de elongación.

El tamaño, entendido como dimensiones simples (largo o ancho), ha sido utilizado para segregar tipos morfológicos, sin embargo, si estos últimos no muestran variación en las proporciones, deberían ser sinonimizados (Bertling 2007). Dada la alta diversidad de abejas actuales que nidifican en el suelo, sería esperable encontrar una alta gama de tamaños de celdillas por lo que una icnotaxonomía basada en dimensiones simples generaría un listado innecesario de icnoespecies (Genise & Hazeldine 1998).

Aquí se plantea la implementación de un índice de elongación para el estudio de la cavidad de la celdilla, siendo más representativo de la forma del animal (Genise & Bown 1996). Este atributo da una idea de la forma general de la celdilla individual y de variaciones en las proporciones que puede dar como resultado diferentes morfologías. También parece ser una característica estadística consistente que permite separar ejemplares de *U. auroranormae* de *U. rivasi*.

5e) Presencia o ausencia de antecámara.

Este atributo está presente en *U. rivasi*, en *Rosellichnus isp.*, *Uruguay n. isp.*, y en ejemplares de *U. auroranormae*. Cilla (2001) reporta la existencia de antecámaras para *U. auroranormae*, alegando que los constructores de esta icnoespecie podrían tener la capacidad facultativa de construir la antecámara (plasticidad comportamental). Sin embargo, la autora no recomienda utilizar la antecámara como un atributo aislado para separar ejemplares de *U. auroranormae* de *U. rivasi*.

Se considera aquí que la antecámara, si bien es corta en *U. auroranormae* (y por lo tanto difícil de observar), al estar presente en todas las formas no sería recomendable utilizar su ausencia como icnotaxobase aislada para separar icnoespecies de *Uruguay*, ya que en *Uruguay auroranormae* ésta puede ser fácilmente erosionable.

Observando el cuadro comparativo (Tabla 6) es claro que no basta sólo con una característica para separar sin dudas ejemplares del icnogénero *Uruguay*, ya que estos nidos manifiestan su variabilidad de muchas formas: número de filas, antecámara, visibilidad de fondos, etc. Una consecuencia es el solapamiento de formas al utilizar icnotaxobases diferentes. En este sentido creemos que una contribución que se desprende de esta revisión, es la implementación de un índice de elongación (D/L) más representativo de la forma de la celdilla en contraste con dimensiones simples (longitud, diámetro, etc., por separado). Este atributo parece separar de forma consistente los ejemplares de *U. auroranormae* de *U. rivasi* sin importar el número de filas (fuertemente solapado según los resultados de esta revisión) ni la presencia/ausencia de antecámara (presente en *U. rivasi* y en algunos ejemplares de *U. auroranormae*).

6) Secciones Petrográficas.

Además de las secciones petrográficas efectuadas en *U. auroranormae*, *U. rivasi*, *Rosellichnus* isp. y *Uruguay* n. isp., se observó y fotografió una sección petrográfica previamente realizada por M. Verde de un ejemplar de *Palmiraichnus castellanosi* proveniente de Cantera Fontes (Lámina VI, c; Tabla 7). A su vez, se compararon estas secciones con fotografías de secciones petrográficas efectuadas sobre paleosuelos en Genise *et al* (2004) (Lámina VII, c).

La composición mineral dominante en el paleosuelo consiste en granos de cuarzo fracturados y meteorizados y cemento ferruginoso (Genise *et al* 2004). Tanto la composición como el tamaño y forma de los granos que componen la pared de las celdillas es muy similar a la que se encuentra en una típica sección de paleosuelo. Esto supone que no hay mayor selección de tamaño de grano por parte del insecto a la hora de realizar la construcción. Sin embargo, la capa más interna de las celdillas (la que da a la luz de la cavidad), lógicamente carece de granos de gran tamaño. Esta parece ser la única evidencia de selección por parte de la abeja, conclusión que Genise & Hazeldine (1998) obtienen para *Palmiraichns castellanosi*, aquí observada por primera vez para las celdillas en clúster. En cuanto a la orientación paralela de los ejes de los clastos con respecto a la pared, Genise & Poire (2000) proponen un origen físico a través de un proceso denominado fluidización. La abeja, al construir el nido, utiliza pellets de suelo saturados con agua ó pellets secos que ella misma mezcla con agua o

secreciones. Cuando estos pellets son aplicados a la pared y sobre ellos se ejerce presión, el agua contenido en ellos escapa a la superficie. Como consecuencia de la presión ejercida, los ejes longitudinales se alinean paralelos a la pared de la celdilla.

El grosor de la pared debe considerarse aproximado ya que pudo existir pérdida de material durante el pulido de los mismos. En algunas Secciones Petrográficas, la orientación de granos con respecto a la pared de la celdilla y la presencia de capas de grano grueso alternadas con capas de grano fino (observado previamente en *Palmiraichnus*) no es clara. Esto puede deberse básicamente a un problema preservacional (mala preservación o a diferencias en el moldeado de los pellets). Para ello sería recomendable la confección de tantas Secciones Petrográficas como sea posible para obtener una idea más general de la estructura de la pared.

En las secciones de *P. castellanosi*, al igual que en la de los *Rosellichnus isp.* y *Uruguay n. isp.*, parece haber menor densidad de granos inmersos en el cemento ferruginoso si se lo compara con las secciones de *U. auroranormae*, *U. rivasi* y el paleosuelo. Es decir, la densidad de granos en *U. auroranormae* y *U. rivasi* es muy similar a la del paleosuelo, sin embargo en *P. castellanosi*, *Rosellichnus isp.* y *Uruguay n. isp.* parece haber más cantidad de material fino.

Esto podría ser una característica comportamental importante que permitiría segregar a *Rosellichnus isp.* y *Uruguay n. isp.* de *U. auroranormae* y *U. rivasi*.

Esto podría sugerir por un lado, que los constructores de *U. auroranormae* y *U. rivasi* no seleccionan el material a la hora de la construcción. Por otro lado, *P. castellanosi*, *Rosellichnus isp.* y *Uruguay n. isp.* seleccionarían el material de modo que la pared resultante presenta menor densidad de granos gruesos que el paleosuelo circundante.

Esto es una evidencia micromorfológica que sustentaría las diferencias observadas a nivel macro. Genise & Hazeldine (1998) concluyen que la micromorfología es una icnotaxobase importante así como una fuente de datos comportamentales.

De todas formas los estudios micromorfológicos en este tipo de estructuras (fósiles y actuales) es muy reciente, por lo que la bibliografía al respecto es escasa (Genise & Hazeldine, 1998).

Como aportes de carácter descriptivo se puede destacar la visualización por MEB de un opérculo bicóncavo para *U. auroranormae* y un fragmento de túnel principal en *U.*

rivasi, describiendo detalles como el grosor y granulometría de las espiras que conforman el opérculo, así como la textura de su superficie externa. Se pudo corroborar la naturaleza construida del túnel principal gracias a la visualización de una capa de revestimiento de superficie pulida.

CONCLUSIONES

Se aumenta el rango de variabilidad morfológica (número de filas y celdillas) para *U. auroranormae* y *U. rivasi*. Se reconoce la existencia de *Rosellichnus* isp. para el Miembro Palacio de la Fm. Asencio de Uruguay y un posible nuevo icnotaxon: *Uruguay* isp. Nov. En conjunto, los ejemplares de *U. auroranormae*, *U. rivasi*, *Uruguay* isp. Nov. y *Rosellichnus* isp. comparten un *bauplan* arquitectural similar (clúster de celdillas de pared discreta, opérculo en espiral y superficie interna lisa).

En cuanto al análisis de icnotaxobases, no se recomienda utilizar de manera aislada el número de filas y celdillas para segregar ejemplares de *Uruguay*. Atributos como visibilidad de los fondos del clúster, índice de elongación, ángulo entre las filas longitudinales y elementos micromorfológicos parecen segregar de forma consistente los ejemplares estudiados.

No se recomienda el uso aislado de características del clúster que sean fácilmente erosionables (ej.: túnel principal en *U. rivasi*), o en todo caso que no se utilice su ausencia como icnotaxobase (ej.: antecámara en *U. auroranormae*).

Tal vez la solución sea una metodología multi-enfoque, en la que se tengan en cuenta dos o más icnotaxobases a la hora de identificar un ejemplar.

Se presenta lo que puede ser una traza novedosa en *U. rivasi*, que puede estar evidenciando una relación de depredación/cleptoparasitismo sobre las larvas y/o provisiones de las celdillas por parte de un productor indeterminado. Estos materiales podrían justificar la creación de un nuevo icnotaxón.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Bellosi, E; González, M. & Genise, J. (2004). Origen y desmantelamiento de lateritas paleógenas del sudoeste de Uruguay (Formación Asencio). Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s. 6(1): 25-40.

Bertling, M. (2007). What's in a name? Nomenclature, Systematics, Ichnotaxonomy. En: Miller, W., ed. Trace Fossils. Concepts, problems, prospects. Elsevier 2007. Pp 81- 91.

Bertling, M; Braddy, S; Bromley, R; Demathieu, G; Genise, J; Mikulás, R; Nielsen, J; Nielsen, K; Rindsberg, A; Schlirf, M. & Uchman, A. (2006). Name for trace fossils: a uniform approach. Lethaia, 39: 265-286.

Bonino de Langguth, V. (1978). Nidos de insectos fósiles del cretácico superior del Uruguay. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales. Tomo II, N° 4.

Bossi, J. 1966. Geología del Uruguay. Universidad de la República, Departamento de Publicaciones, Colección Ciencias, 2.

Bromley, R. (1996). Trace Fossils: biology, taphonomy and applications. Second edition. Chapman & Hall, London. 361p.

Cilla, G. (2001). Morphological diversity in the ichnogenus *Uruguay* Roselli and its behavioral implications. En: Asociación Paleontológica Argentina. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Junio 2001, Buenos Aires. Buenos Aires, p 51-56.

Dalmazzo, M. & Roig-Alsina, A. (2012). Nest structure and notes on the social behavior of *Augochlora amphitrite* (Schroetky) (Hymenoptera, Halictidae). Journal of Hymenoptera Research. 26: 17-19.

Genise, J.F. (1998). Fossil bee cells from the Asencio Formation (Late Cretaceous – Early Tertiary) of Uruguay, South America. Proceedings of the First International Palaeoentomological Conference, Moscow.

Genise, J.F. (1999). Paleocnología de insectos. Rev. Soc. Entomol. Argent. 58(1-2): 104-116.

Genise, J.F. (2000). The Ichnofamily Celliformidae for Celliforma and Allied Ichnogenera. Ichnos 7: 267-282.

Genise, J.F. Bellosi, E. & González, M. (2004). An approach to the description and interpretation of ichnofabrics in paleosols. En: The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis. McIlroy, D. (ed). Geological Society, London, Special Publications, 228: 355-382.

Genise, J.F. & Bown, T.M. (1994). New Miocene scarabeid and hymenopterous nests and Early Miocene (Santacrucian) paleoenvironments, Patagonian Argentina. Ichnos 4: 199-217.

Genise, J.F. & Bown, T.M. (1995). Francisco Lucas Roselli (1902-1987). Homenage to “Don Lucas”. Ichnos 3: 311-312.

Genise, J.F. & Bown, T.M. (1996). *Uruguay Roselli* and *Rosellichnus* n. ichnogen. Two ichnogenera for cluster of fossil bee cells. Ichnos 4: 199-217.

Genise, J.F. & Hazeldine, P. (1998). The Ichnogenus *Palmiraichnus* Roselli for fossil bee cells. Ichnos. Vol 6(3). Pp: 151-166.

Genise, J.F; H. Laza, J; Fernández, W. & Frogoni, J. (2002). Cámaras pupales fósiles de coleópteros: el icnogénero *Rebuffoichnus* Roselli. Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. 4(2): 159-165.

Genise, J.F. & Poire, D. (2000). Fluidization in insect constructions in soils. Ichnos. Vol 7(2). Pp: 127-134.

Genise, J.F; Mángano, G; Buatois, L; Laza, J; Verde, M (2000). Insect trace fossil associations in paleosols: the *Coprinisphaera* Ichnofacies. *Palaios*, V. 15, p. 49-64.

Genise, J.F; Melchor, R; Bellosi, E; González, M. & Krause, M. (2007). New insect pupation chambers (Pupichnia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 28: 545-559.

Goso, C & Perea, D. (2003). El Cretácico post-basáltico y el Terciario Inferior de la Cuenca Litoral del Río Uruguay: geología y paleontología. En: *Cuencas Sedimentarias de Uruguay – Mesozoico*. Veroslavsky, G., ed.; Ubilla, M., ed.; Martínez, S., ed.. Montevideo, DIRAC, p.141-169.

Goso, C. (1999). Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral Uruguai. Tese de Doutorado IGCE-UNESP. Rio Claro. 184 p.

ICZN (International Commission for Zoological Nomenclature) (1999). International Code of Zoological Nomenclature, adopted by the International Union of Biological Sciences, 4th edition. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 232pp.

Mayoral, E. (2001). Pistas fósiles de artrópodos. *Bol. S.E.A.* n° 28: 15-33.

Martínez, S. & Veroslavsky, G. (2004). Registro continentales no depositacionales del Terciario Temprano. En: Veroslavsky, G., ed.; Ubilla, M., ed.; Martínez, S., ed. *Cuencas sedimentarias de Uruguay - Cenozoico*. Montevideo, DIRAC, p.125-146.

Mesa, V. & Perea, D. (2010). Primer registro de huellas fósiles de saurópodos (una pista “narrow gauge”) en la Formación Tacuarembó (Jurásico Tardío-Cretácico Temprano), Uruguay. *Resúmenes VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, Argentina, 185.

Michener, C. (2009). *The bees of the world*. Second edition. The Johns Hopkins University Press. Baltimore.

Mikulás, R. & Genise, J. (2003). Traces within traces: holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. *Geologica Acta*, Vol, 1, N°4. Pp: 339-348.

Retallack, G. (2001). *Soils from the past. An introduction to paleopedology*. Second edition. Blackwell Science. 404 p.

Roselli, F.L. (1939). Apuntes de geología y paleontología uruguaya. Sobre insectos del Cretácico del Uruguay o descubrimiento de admirables instintos constructivos de esa época. *Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales "Kraglievich-Fontana"* 1: 72-102.

Roselli, F.L. (1987). Paleoicnología. Nidos de insectos fósiles de la cobertura Mesozoica del Uruguay. *Publicaciones del Museo Municipal de Nueva Palmira* 1: 1-56.

Sánchez, V. & Genise, J. (2009). Cleptoparasitism and detritivory in dung beetle fossil brood balls from Patagonia, Argentina. *Palaeontology*, Vol. 52, Part 4. Pp. 837-848.

Verde, M. (2004). Icnofósiles del Terciario de Uruguay. En: Veroslavsky, G., ed.; Ubilla, M., ed.; Martínez, S., ed. *Cuencas sedimentarias de Uruguay - Cenozoico*. Montevideo, DIRAC, p.125-146.

Verde, M.; Perea, D. (2008). Icnofósiles. En: Perea, D., ed. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo, D.I.R.A.C., p.135-159.

Verde, M.; Ubilla, M. (2002). Mammalian carnivore coprolites from the Sopas Formation (Upper Pleistocene, Lujanian Stage), Uruguay. *Ichnos*, 9: 77-80.

Verde, M.; Ubilla, M.; Jiménez, J.; Genise, J. (2007). A new earthworm trace fossil from paleosols: Aestivation chambers from the Late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeo*, 243: 339-347. 1 (3): 32-41.

Veroslavsky, G. & Martínez, S. (1996). Registros no depositacionales del Paleoceno-Eoceno del Uruguay: un nuevo enfoque para nuevos problemas. Revista de la Universidad de Guarulhos. Série Geociencias.

LÁMINAS

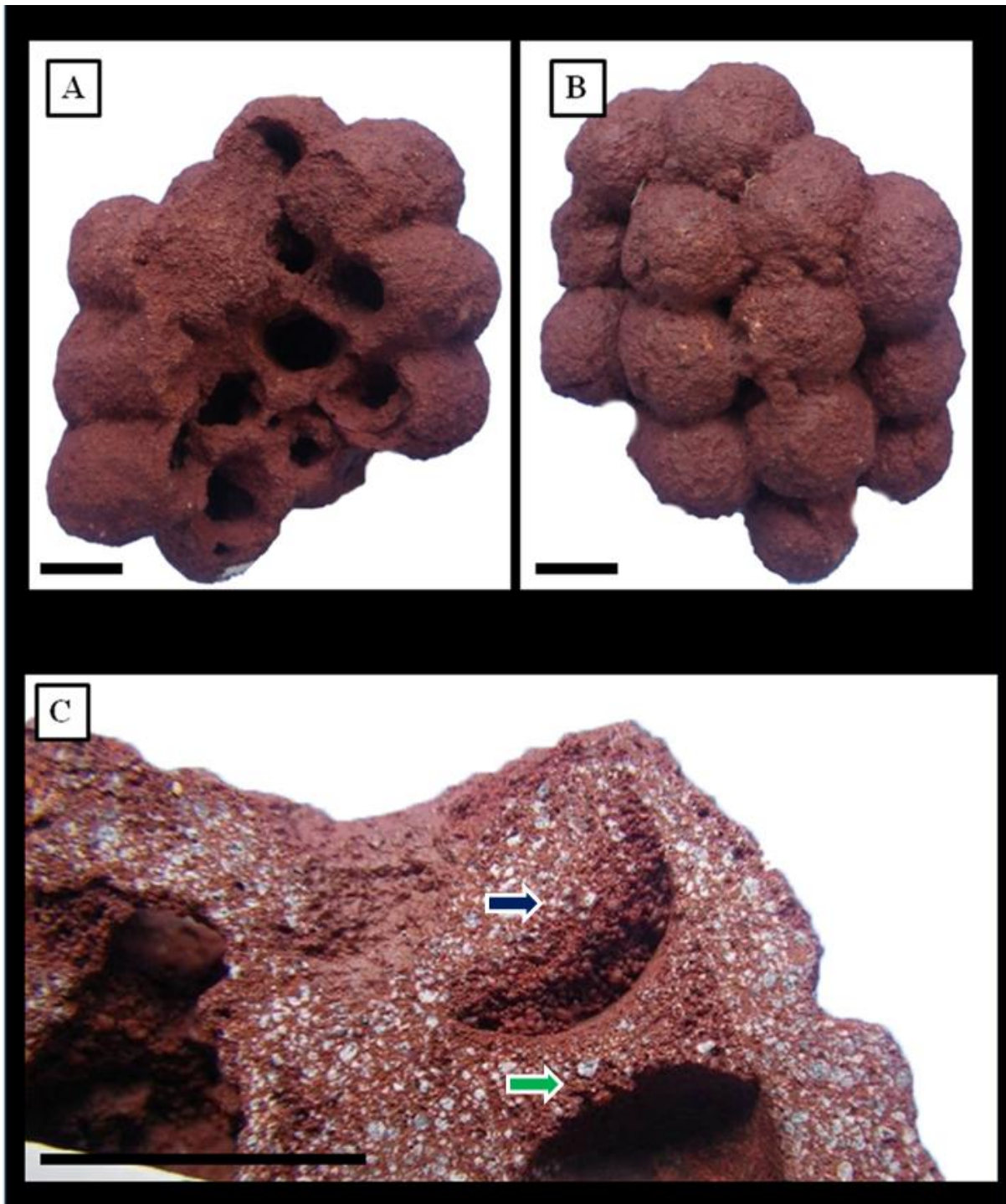


Lámina I. *Uruguay auroranormae*. A y B, vista dorsal y ventral, respectivamente (FCDP 6500); C, sección longitudinal mostrando opérculo y antecámara (FCDP 6405). Flechas: azul, antecámara; verde, opérculo. Escala en A-C: 1 cm.

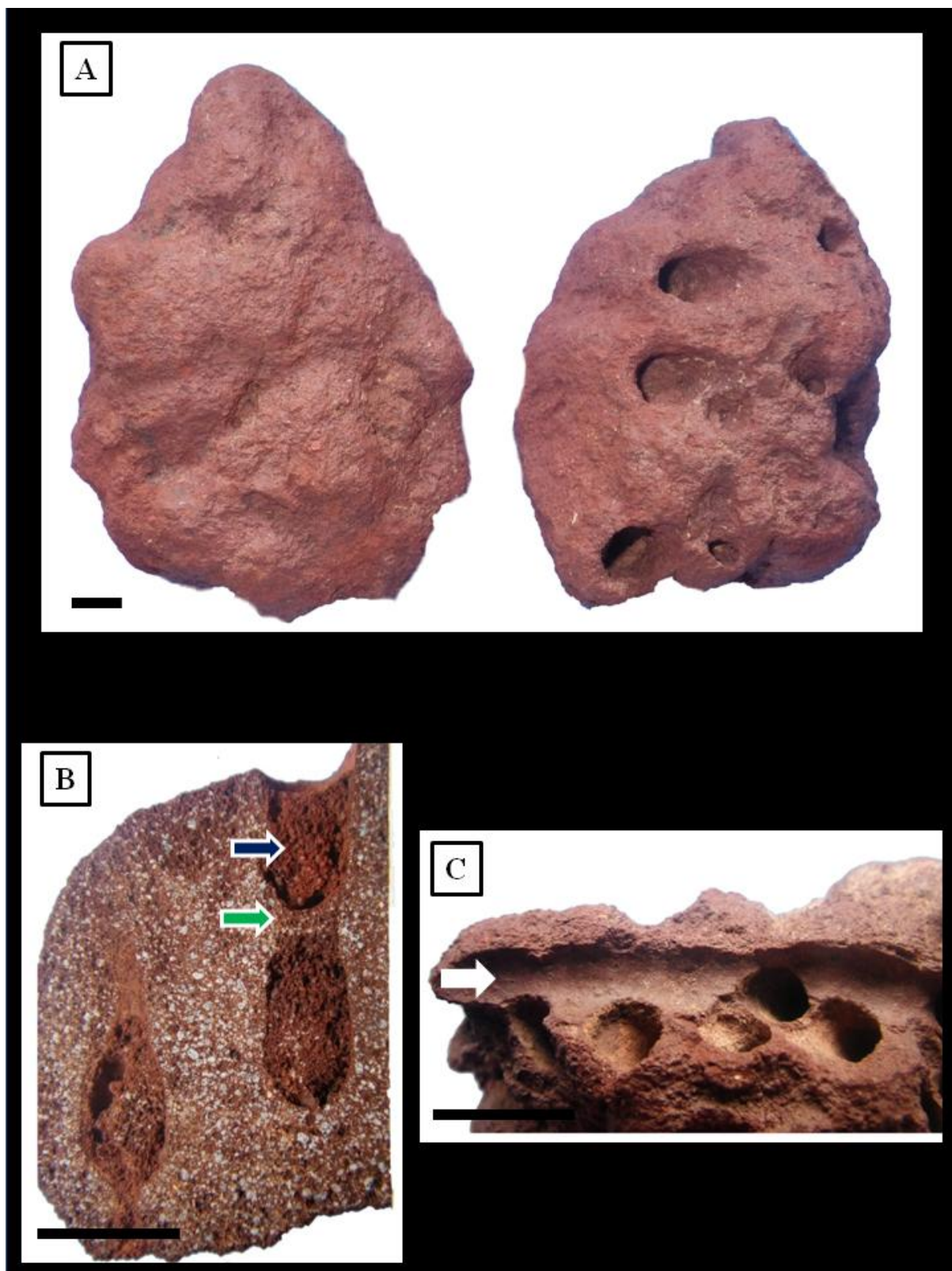


Lámina II. *Uruguay rivasi*. A, vista ventral y dorsal (FCDP 6902); B, sección longitudinal mostrando opérculo y antecámara (FCDP 6888); C, túnel principal (FCDP 6771). Flechas: azul, antecámara; verde, opérculo; blanco, túnel principal. Escala en A-C: 1 cm.

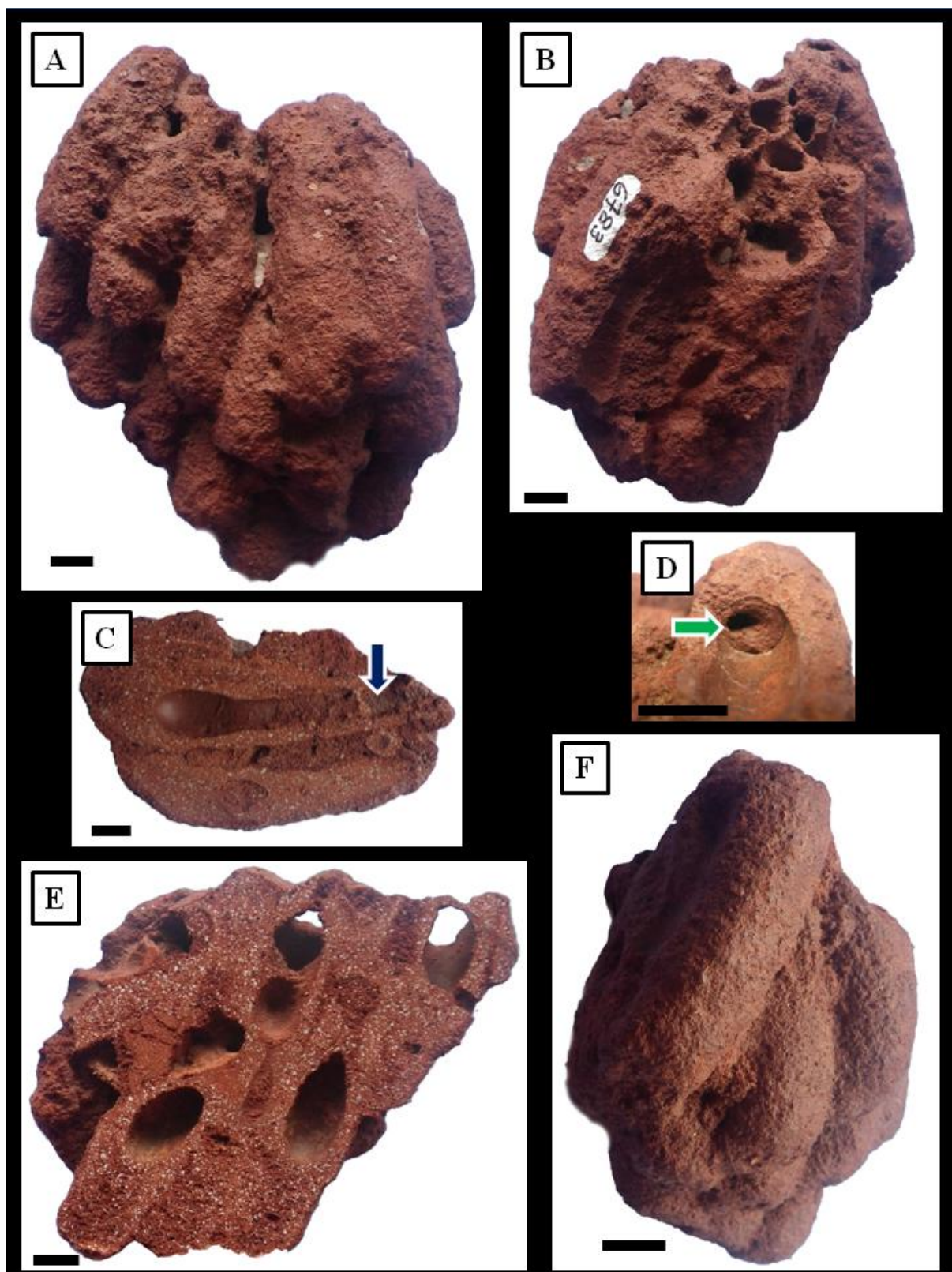


Lámina III. *Uruguay n. isp.* A y B, vistas laterales (FCDP 6783); C, sección longitudinal mostrando antecámara (FCDP 6874); D, opérculo (FCDP 6797); E, sección longitudinal mostrando disposición caótica de las celdillas (ejemplar de Cantera Dacá); F, ejemplar mostrando disposición irregular de las celdillas (FCDP 6787). Flechas: azul, antecámara; verde, opérculo. Escala en A-F: 1 cm.

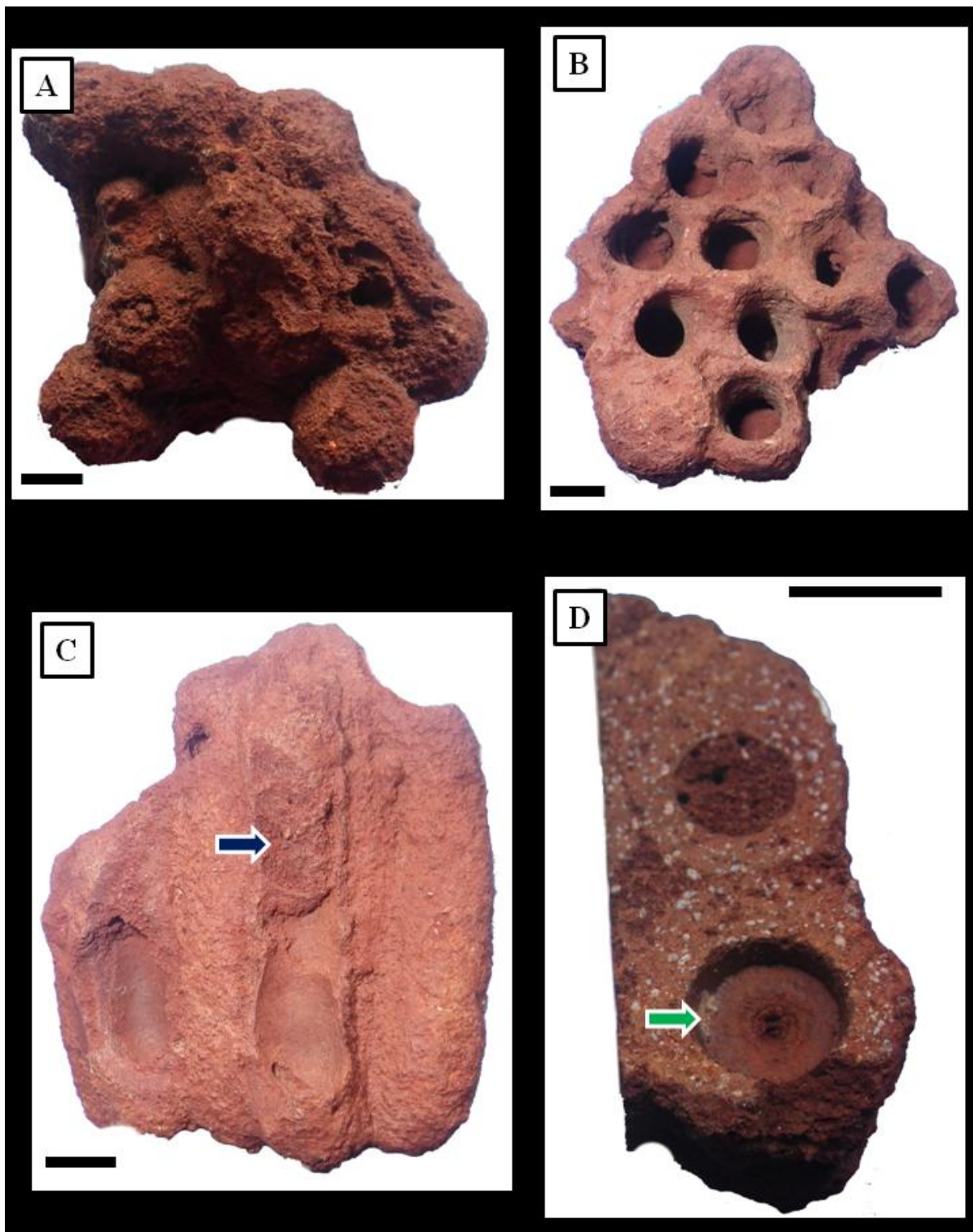


Lámina IV. *Rosellichnus isp.* A y B, vista dorsal y ventral, respectivamente (FCDP 6793); C, ejemplar en vista lateral mostrando antecámara (FCDP 6836); D, opérculo (FCDP 6865). Flechas: azul, antecámara; verde, opérculo. Escala en A-D: 1 cm.

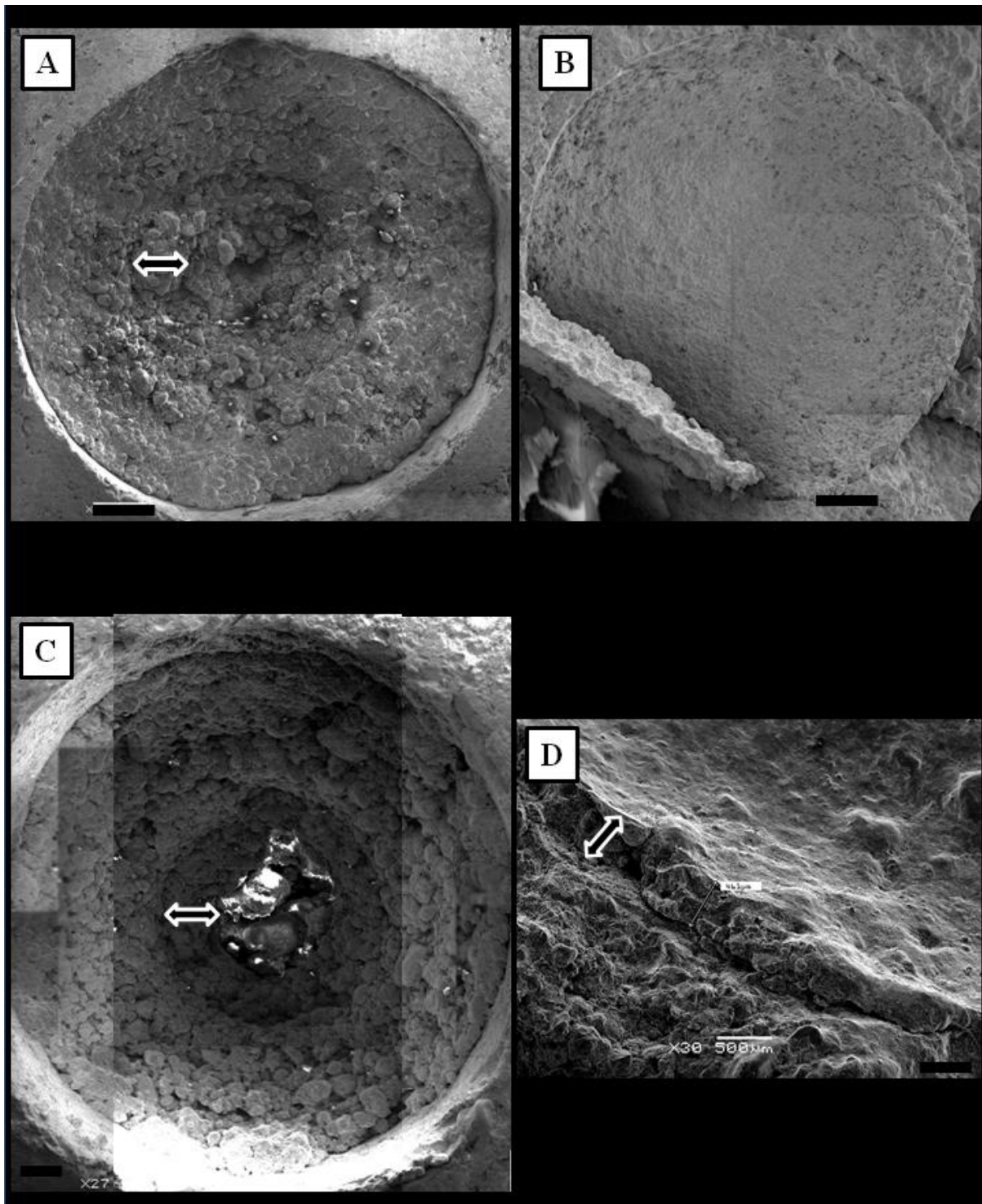


Lámina V. Microscopía de Barrido (MEB). A, opérculo en vista interna (FCDP 6497); B, opérculo en vista externa (FCDP 6497); C, opérculo en vista interna (FCDP 6870); D, detalle del túnel principal (FCDP 6776). Flechas en A y C, grosor de una espira; en D, espesor de la capa de revestimiento. Escala en A-B: 1 mm; C-D: 0.5 mm.

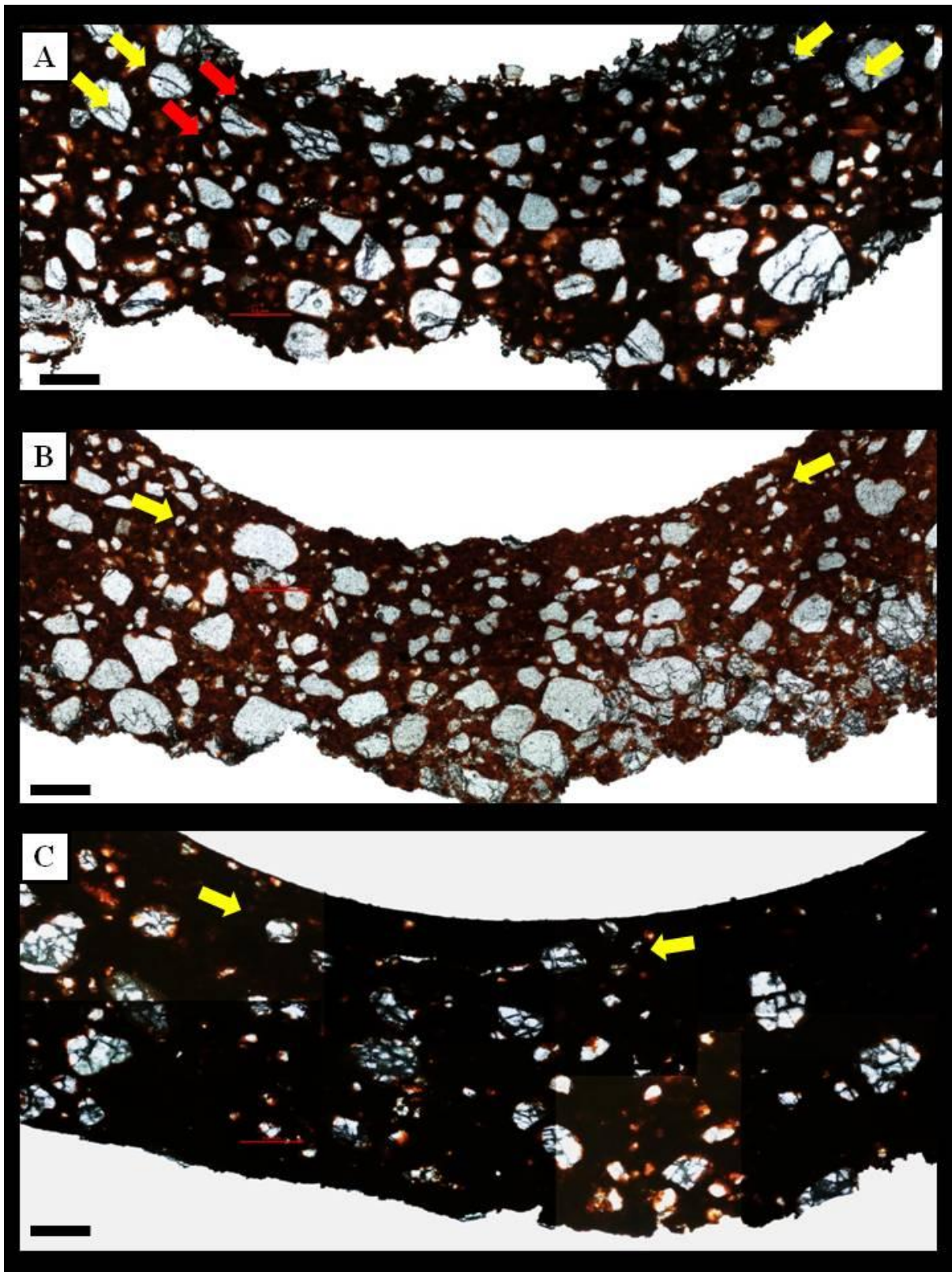


Lámina VI. Secciones Petrográficas en cortes transversales de celdillas. A, *Uruguay auroranormae* (FCDP 6410); B, *Uruguay rivasi* (FCDP 6870); C, *Palmiraichnus castellanosi* (Proveniente de Cantera Fontes). Flechas: amarillo, clastos alineados; rojo, capa de grano fino. Escala en A-C: 0.5 mm.

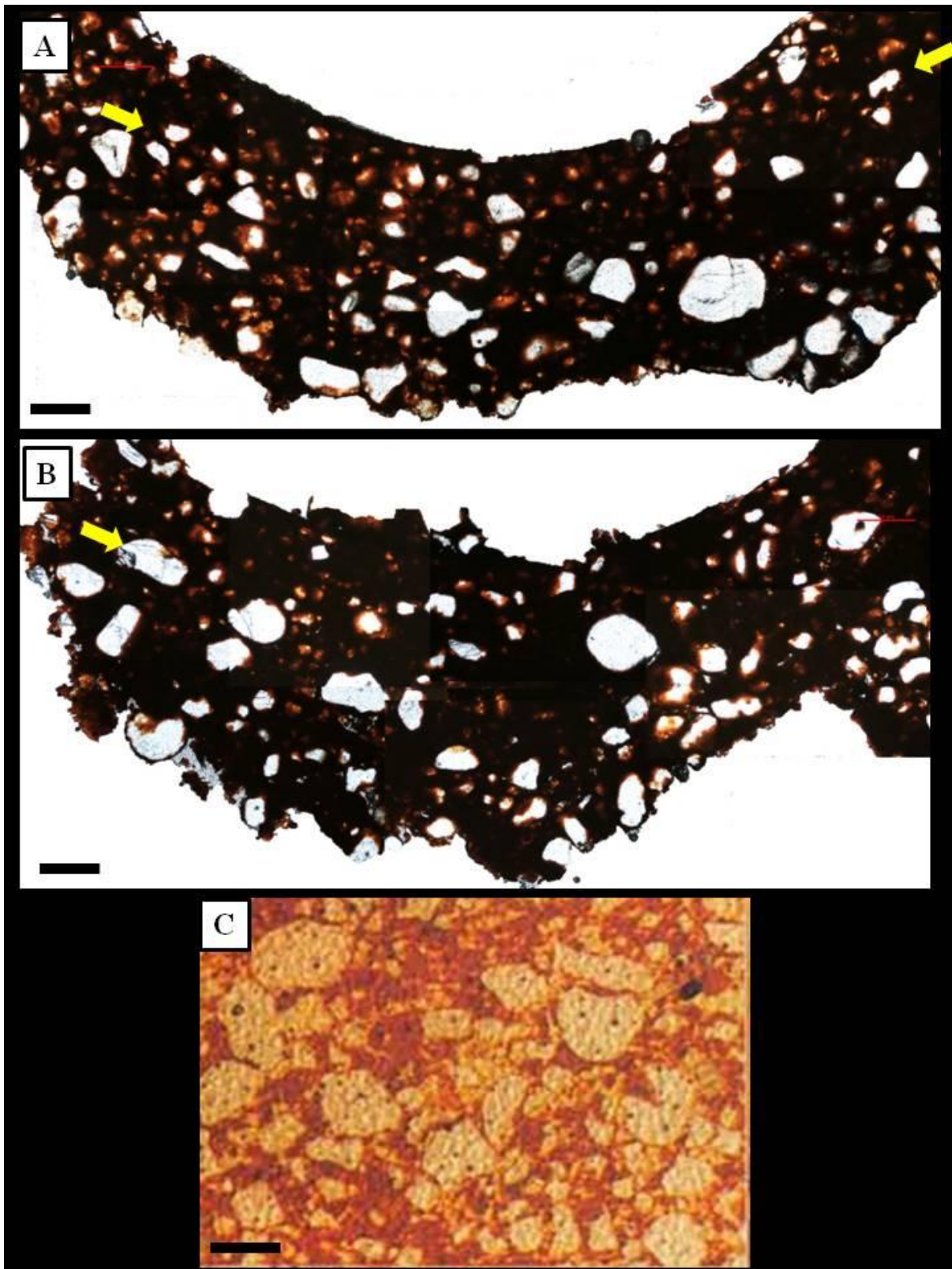


Lámina VII. Secciones Petrográficas en cortes transversales de celdillas. A, *Rosellichnus* isp. (FCDP 6860); B, *Uruguay* n. isp. (Cantera Dacá); C, paleosuelo del Miembro Palacio de la Fm. Asencio (tomado de Genise & Hazeldine, 1998). Flechas amarillas: clastos alineados. Escala en A-B: 0.5 mm; C: 1 mm.

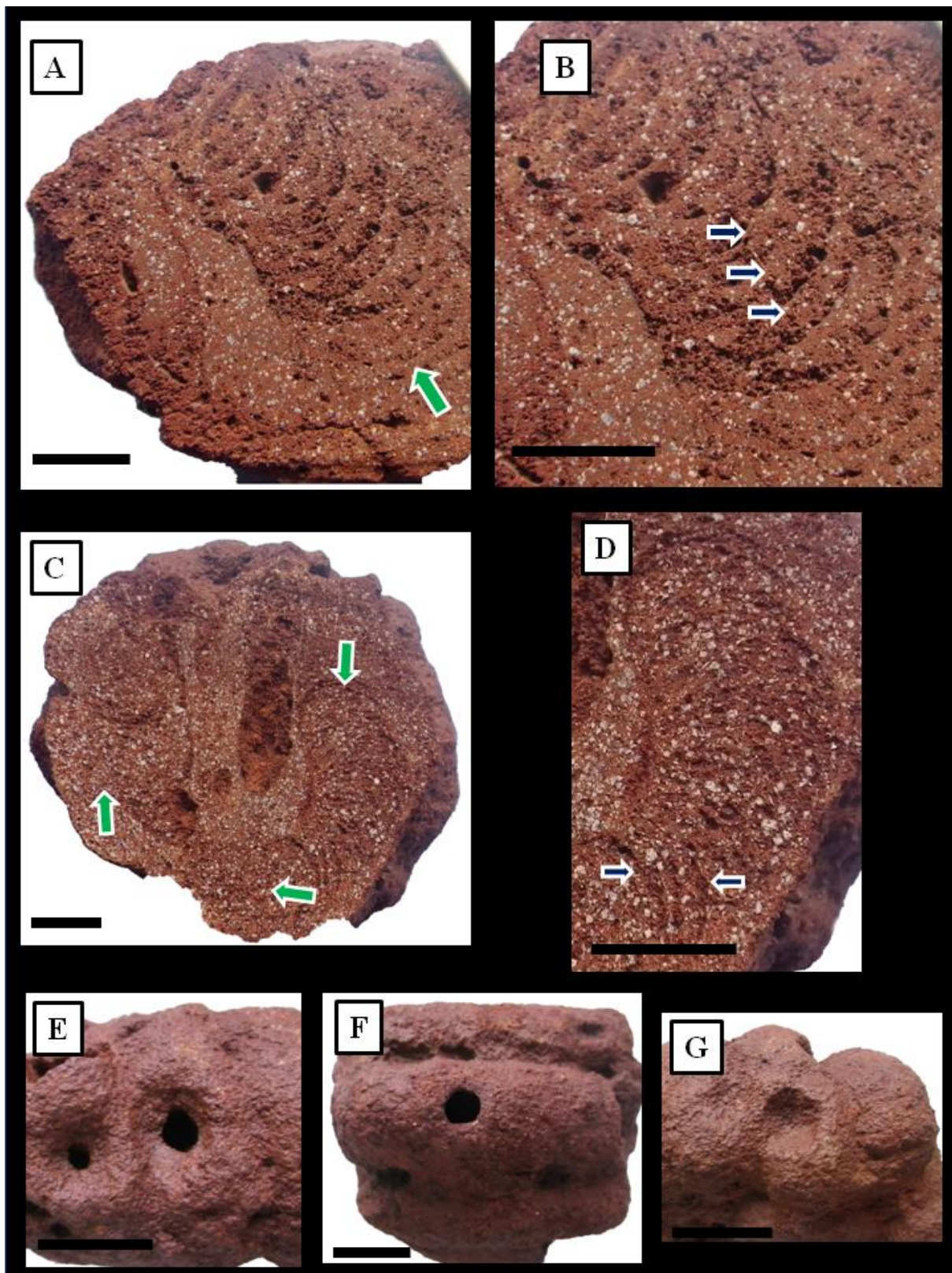


Lámina VIII. Trazas meniscadas en ejemplares de *Uruguay rivasi*. A, en corte longitudinal de FCDP 6881; B, detalle de A ; C, en corte sagital de FCDP 6775; D, detalle de C; E y F, *Tombownichnus plenus* en *Uruguay isp.* ; G, *Tombownichnus parabolicus* en *Uruguay isp.* Flechas: azul, relleno meniscado; verde, dirección del desplazamiento. Escala en A-G: 1 cm.

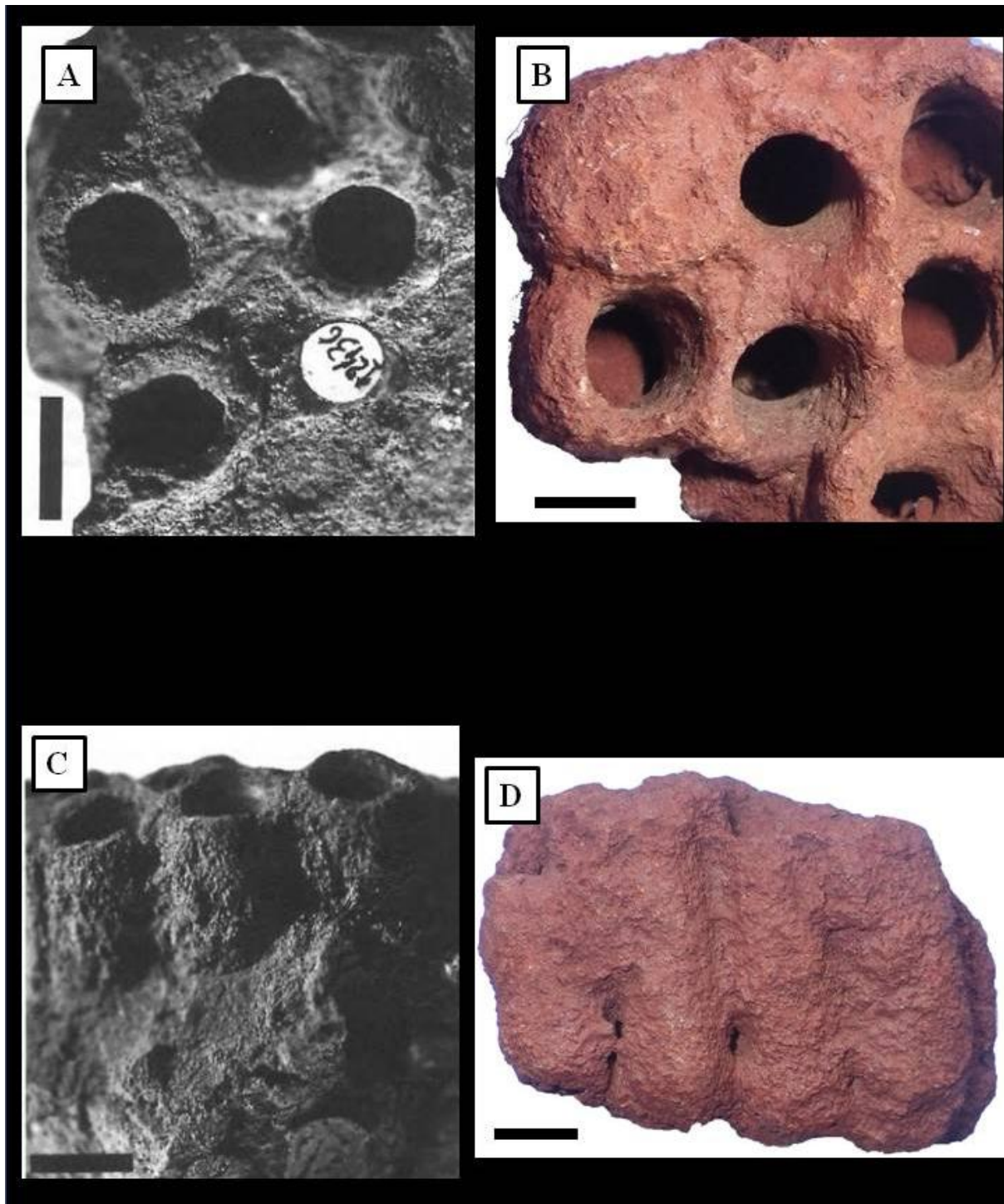


Lámina IX. Comparación entre *Rosellichnus patagonicus* (A, C) y *Rosellichnus isp.* (B, D). A, Holotipo; B, FCDP 6838; C, Paratipo; D, FCDP 6860. A y C tomados de Genise & Bown (1996). Escala en A-D: 1 cm.

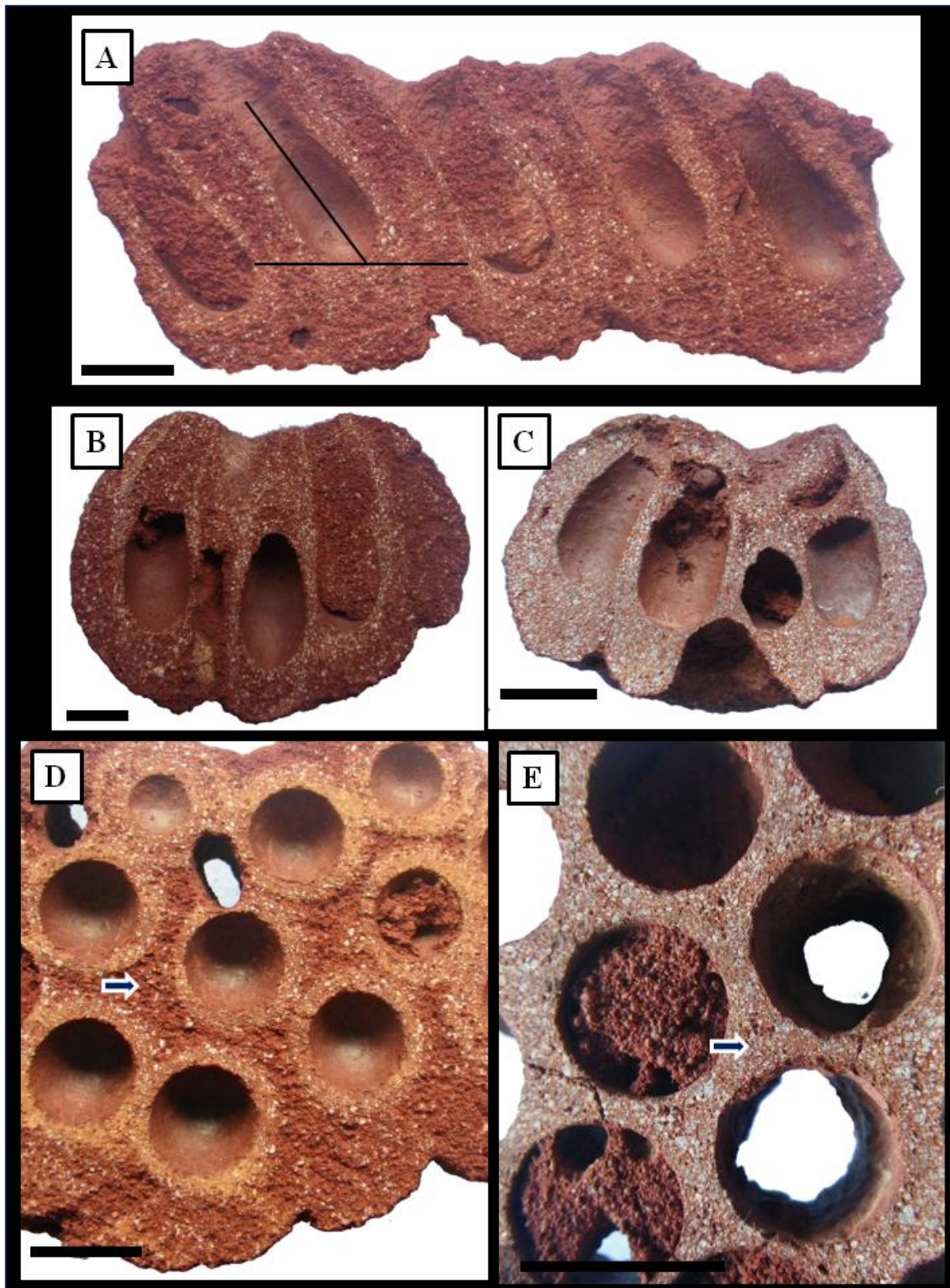


Lámina X. A, Forma atípica de *U. rivasi* con celdillas inclinadas con respecto al eje longitudinal del clúster (FCDP 6878); B, *U. rivasi* (FCDP 6870); C, *U. auroranormae* (FCDP 6405); D, *U. rivasi* (FCDP 6847); E, *U. auroranormae* (FCDP 6410). Flechas azules: comparación del espacio entre celdillas. Escala en A-E: 1 cm.

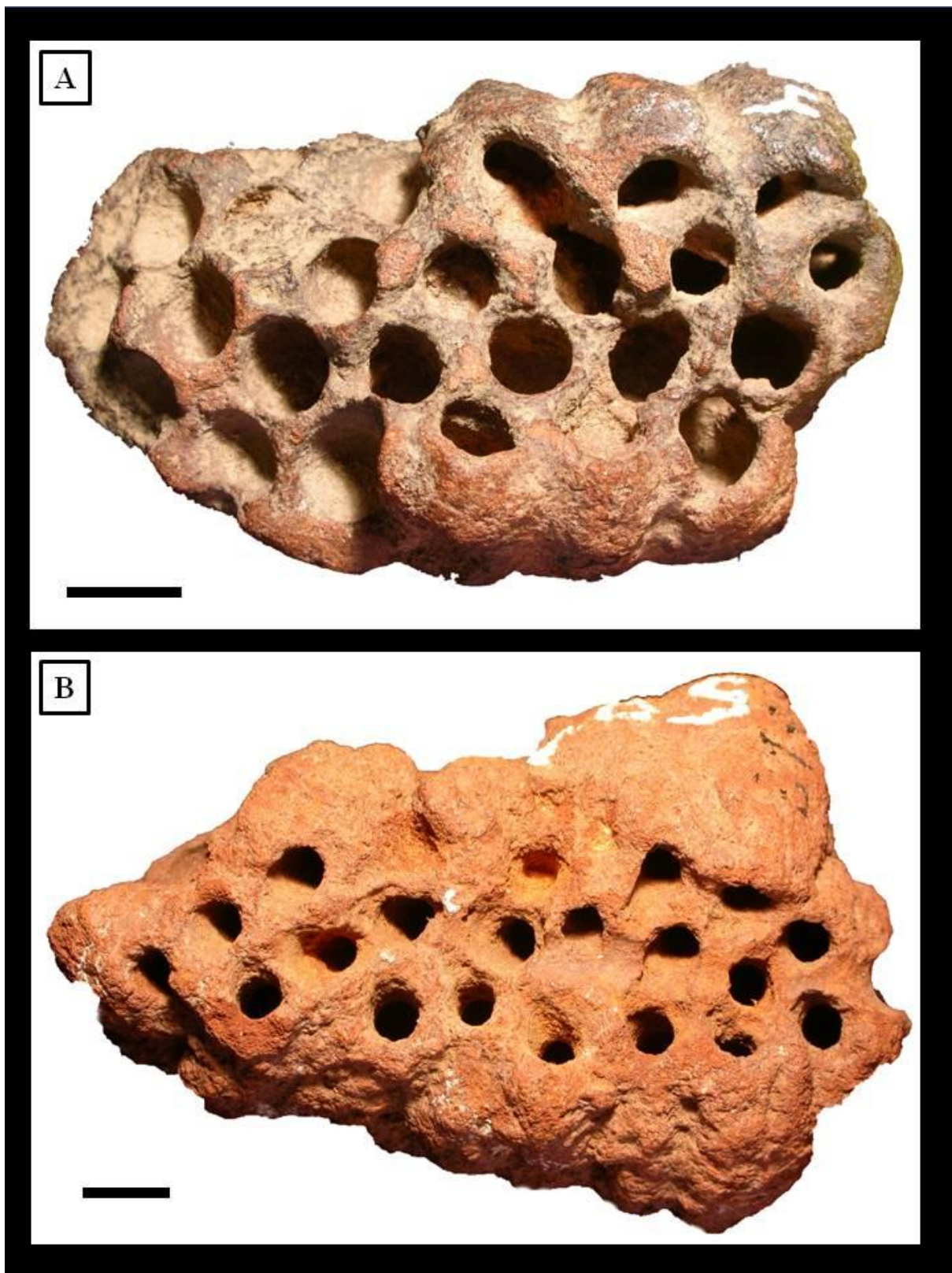


Lámina XI. A, Uno de los tres Sintipos de la Serie Tipo de *Uruguay auroranormae* (Roselli, 1938) considerado erróneamente Paratipo en Roselli (1987) (N° 314a); B, Holotipo de *Uruguay rivasi* (Roselli, 1987) (N° 501). Escala en A-B: 1 cm.

TABLAS

Tabla 1. Medidas de *Uruguay auroranormae* y estadísticos básicos. Todas las medidas en mm. Referencias: D. Boca (Diámetro de boca); D.M.I. (Diámetro mayor interno); L. F-Op (Longitud fondo-opérculo); G. Op (Grosor del opérculo); L. Ac. (Longitud de la antecámara); P (Media); M (Valor máximo); m (valor mínimo); N (cantidad medidas); S.D. (Desviación estándar).

Nº Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.	Nº Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.
6422	9		11,5	6,7		6566		9,1			
6564	8,2					6597		9,6			
	7,6	9,4	12,4	5				9,5			
	8	9,5	12,3	3,6		6594				4,6	
6588				5,4		6574	8				
6502		9	11	5,6				9,1			
				5,6		6611	7				
		9,2					7,4				
		9		5,3				9,3			
6426	7,6							9,2			
6606	6,5					6609		10			
	7,4							10		6,4	
	7,2							9,3			
	7,3						8				
6482		9,3		5,4		6576	8,2				
6499		9,5					8,4				
	8						8,5				
	8						8,2				
6442	7,5	9,5				6494	8				
	7,6						8,3				
6444	7,1						8,2				
	7,5						8,1				
	7,6						8				
	8					6437				6	
	8							10,2			
	7,5							10,3			
6430	7,3	10,5		5,3		6440		9,9			
	7							9,2			
	6,4						7,2				
6611	7					6439		9,5		6	
	7,4						8				
		9,3				6573		9,3		4,3	
		9,2						10,2			
		10						10			
6431	7,6						8,2				
	7,5						8				
6485	7,2	9,2					8				
	7,3	9,1	14,1	5	6,3		8				
	7	10	13,5	5,2	8,4	6572	8				
	6,3	8,4		6,6	9,6			10,2			
	7,9	9,6				6410	7,6				
	8,2	9,2	10,2	6	8,6		7,7				
6597		9,6					8				
		9,5						9,2			
6566	8							10,1			
		9,1						9,3			
6594				4,6		6410		8,5			
6571		9						8,6	5		
		10				6409		9,3			
		10				6567	8,1				
		10,1					8				
6432	6,1	8,4	12,3	6				9		5,3	
	7,4	8,5	11	5,4				9,3			
6481	7,4	9,6	11	5		6595	7,5				

6568	7,5				6405	6,9	10.1		
6433	7,3	9					8,4		
	7,4					5			
6432	7,4	8,2	10,4	5,3	6578			7.5	
	7,2				6583			4.6	
	7,5				6591	8			
6574	8					8			
		9,1					9.1		
6609		10		6,4	6569		10.4	5.6	
		9,3				8			
	8				6607	7,9			
6593	8,1					8,2			
	7				6565		9.5	7	
		9					9.5	6.4	
6587	8,3						9	7.6	
		9,5			6612		9,8		
6593	8,1						10,1		
	7							5,3	
		9				7,1			
6587	8,3					7,2			
		9,5				6,3			
6568	7,5								
		9							

Estadísticos básicos:

	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
P	7.81	9.56	9.5	5.82	8.2
M	9	10.4	11	7.6	9.6
m	5	9	5	4.3	6.3
N	87	73	13	31	4
S.D.	0.656	0.511	0.25	-	-

Tabla 2. Medidas de *Uruguay rivasi* y estadísticos básicos. Todas las medidas en mm.

Referencias: igual que en Tabla 1.

Nº Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.	Nº Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.
6883		7.3				6852	8.2				
		7.6					7.4				
		8.5					8				
		7.4				6861	6.2	9	18.2		19.9
6886		7.5					5.5	9.3	17.2		20
		7				6862	7	11	15.4	4.4	12.1
6884		9.2					5.7	9	17.3		
		10				6870	7	10	20.1		
6889	5.4	8.2					7	10	17.4		
6890	5.4	8.3	13.4	3	8.1	6876	4	7.1	12.1		
6888	5.6	9	12.3	2.4	9.1		4.5	7.5	11.5		
6887	5	8.1	14				4	7.2	12.3		
6853	7	9.2				6894	6.9	10	15		
6850	5.2	8.1				6891	6.2	7	11.2	3	10
6875	5	8.3	12.4		19.4	6851	7.4	8.3			
6869	6	8.6	14	3	10.5		7.4	8.9			
6847		8				6843	7	8.2			
		7.5					7	7.4			
		8.1					6.4	8.6			
		8.2				6893		8.1			
		8					8				
							8				

Estadísticos básicos:

	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
P	6.2	8.36	14.61	3.16	13.63
M	8.2	11	20.1	4.4	230
m	4	7	11.5	2.4	8.1
N	27	40	16	5	8
S.D.	1.156	0.94	2.719	-	-

Tabla 3. Medidas de *Uruguay rivasi* (forma atípica) y estadísticos básicos. Todas las medidas en mm. Referencias: igual que en Tabla 1.

Nº Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
6882	5.4	8			
	5	8.5			
6874	5.4	9.3	15.6		27.4
6879	6.4	8	14.6	3	
	5.6	7.2	13.2	3	13.3
	4	7.2	12.5	2.3	11
	5	7			
6877	5	7.3	11.6	3	12.9
	4	8			
6878	5	8			
	5.1	7.9			
	5.2	7.5			
6880	5	7.3	11	3	9.5
	5	7.3			

Estadísticos básicos:

	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
P	5.08	7.78	13.08	2.86	14.82
M	6.4	9.3	15.6	3	27.4
m	4	7	11	2.3	9.5
N	14	14	6	5	5
S.D.	0.59508057	0.62480766	1.39134228		

Tabla 4. Medidas de *Uruguay n. isp.* y estadísticos básicos. Todas las medidas en mm.

Referencias: igual que en Tabla 1.

N° Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
DACA 2	5	9.2	16.4	3.5	22.9 22.5
6874	6	9			25
R 2 Km 220	5.5	10	19		
6796	6.5	10	15.4		

Estadísticos básicos:

	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
P	5.75	9.55	16.93	3.5	23.46
M	6.5	10	19	3.5	25
m	5	9	15.4	3.5	22.5
N	4	4	3	1	3
S.D.	0.645	0.525	1.858	-	-

Tabla 5. Medidas *Rosellichnus isp.* y parámetros estadísticos. Todas las medidas en mm. Referencias: igual que en Tabla 1.

N° Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.	N° Colección/ Localidad	D. Boca	D. M. I.	L. F- Op	G. Op	L. Ac.
6865	7	8.2				DACA	7				
6873	6.4	10	19	5	14		6.9	9.2			
					22.1		6.5				
6857		10.1				DACA	6.6	10			
		10					6.5	10			
		9.6				6859		9.5			
		10						9.8			
		10						10			
6860		9.1						9.3			
		8.2						9.6			
		8.4				6856		9.5			
6863		9.1						9.1			
		9.4						9.2			
		8.3						9.6			
		9.2						9.6			
		9						9.4			
			19.3			6854	5	7.4			
	7										
	7										

Estadísticos básicos:

	D. Boca	D. M. I.	L. F-Op	G. Op	L. Ac.
P	6.59	9.32	19.15	5	18.05
M	7	10.1	19.3	5	22.1
m	5	7.4	19	5	14
N	10	30	2	1	2
S.D.	0.61	0.665	0.212	-	-

Tabla 6. Principales diferencias morfológicas entre *U. auroranormae*, *U. rivasi*, *Uruguay* isp. Nov. y *Rosellichnus* isp.

	<i>U. auroranormae</i>	<i>U. rivasi</i>	<i>Uruguay</i> n. isp.	<i>Rosellichnus</i> isp.
Ejes de las celdillas	Divergentes		Altamente variable	Paralelos
Fondos (Visibilidad)	Visibles	No Visibles	Visibles (en general)	
Fondos celdillas	Mismo plano		Planos diferentes	Mismo plano
Antecámara	Presente (con excepciones en <i>U. auroranormae</i>)			
Contorno	Rectangular		Indeterminable	Cuadrado
Índice de Elongación	0.77	0,5-0,6		

Tabla 7. Cuadro comparativo de secciones petrográficas de *U. auroranormae*, *U. rivasi*, *Uruguay* n. isp., *Rosellichnus* isp. y *Palmiraichnus*.

	<i>U. auroranormae</i>	<i>U. rivasi</i>	<i>Uruguay</i> n. isp.	<i>Rosellichnus</i> isp.	<i>Palmiraichnus</i>
Grosor de la pared	2 mm.	2 mm.	2 a 3 mm.	2 mm.	2-2.5 mm
Composición	Granos de cuarzo fracturado y cemento ferruginoso	Granos de cuarzo y cuarzo fracturado y cemento ferruginoso	Granos de cuarzo y cemento ferruginoso	Granos de cuarzo y cemento ferruginoso	Granos de cuarzo fracturado y cemento ferruginoso
Tamaño de grano	Variable No supera los 0.5 mm de diámetro	Variable No supera los 0.5 mm de diámetro	Variable No supera los 0.5 mm de diámetro	Variable No supera los 0.5 mm de diámetro	Variable No supera los 0.5 mm de diámetro
Densidad de granos con respecto al paleosuelo	Mayor/similar	Mayor/similar	Menor	Menor	Menor
Observaciones	Clastos orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. Presencia de dos capas oscuras y desprovistas de grano grueso, intercaladas con capas que contienen granos gruesos alineados	Clastos orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. No se visualiza la presencia de capas.	No se observa una orientación de los ejes mayores de los clastos con respecto a la pared de la celdilla. No se visualiza la presencia de capas.	Clastos orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. No se visualiza la presencia de capas.	Clastos orientados con su eje mayor paralelo a la pared de la celdilla. Presencia de dos capas oscuras y desprovistas de grano grueso, intercaladas con capas que contienen granos gruesos alineados

FIGURAS

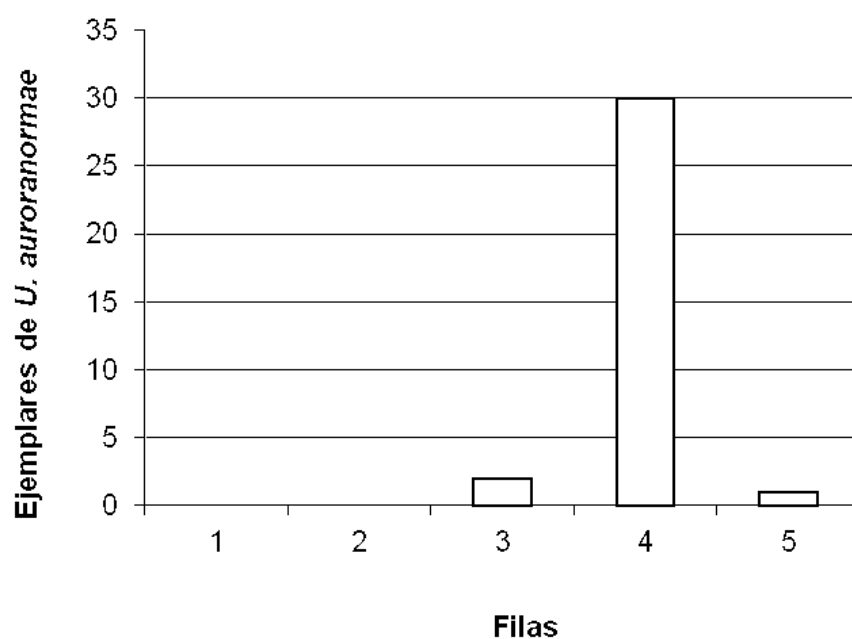


Figura 1. Histograma del número de filas y la cantidad de ejemplares de *Uruguay auroranormae*.

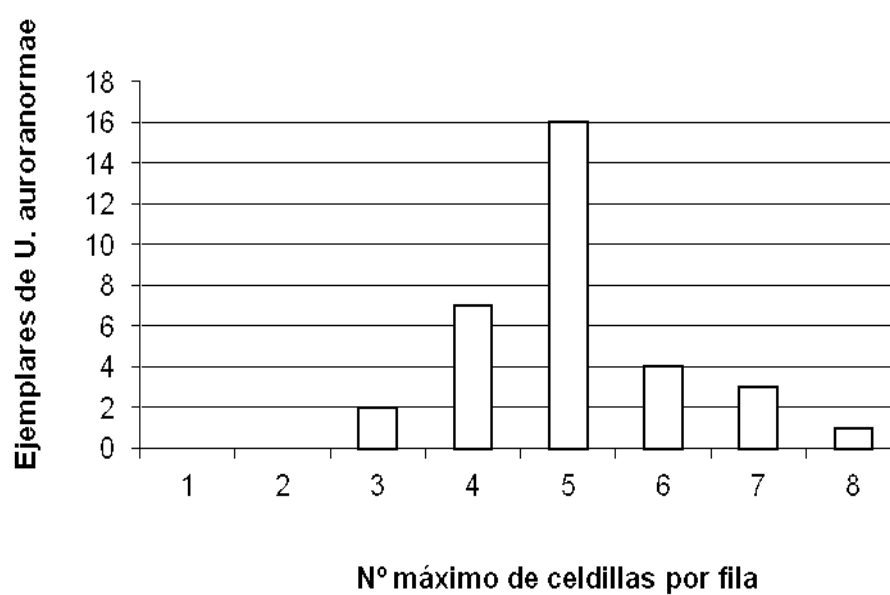


Figura 2. Histograma del número máximo de celdillas por fila y la cantidad de ejemplares de *Uruguay auroranormae*.

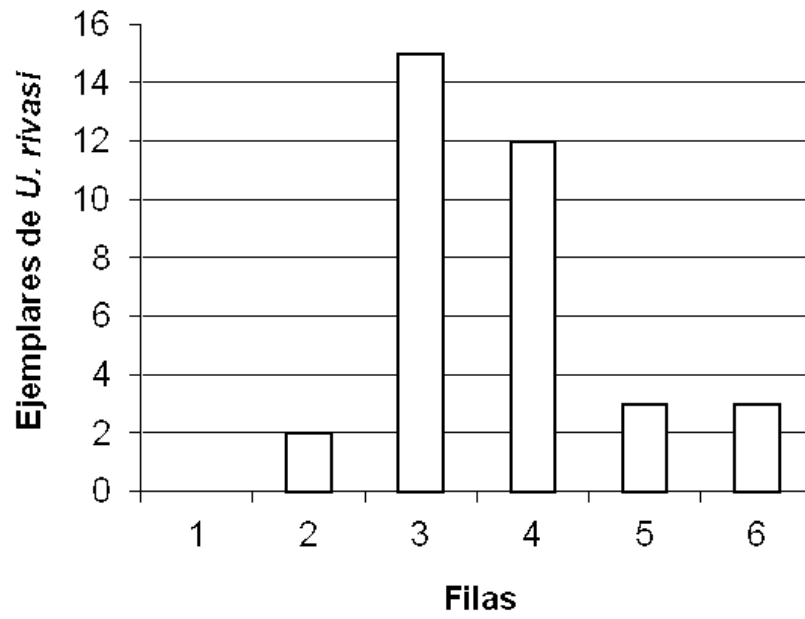


Figura 3. Histograma del número de filas y la cantidad de ejemplares de *Uruguay rivasi*.

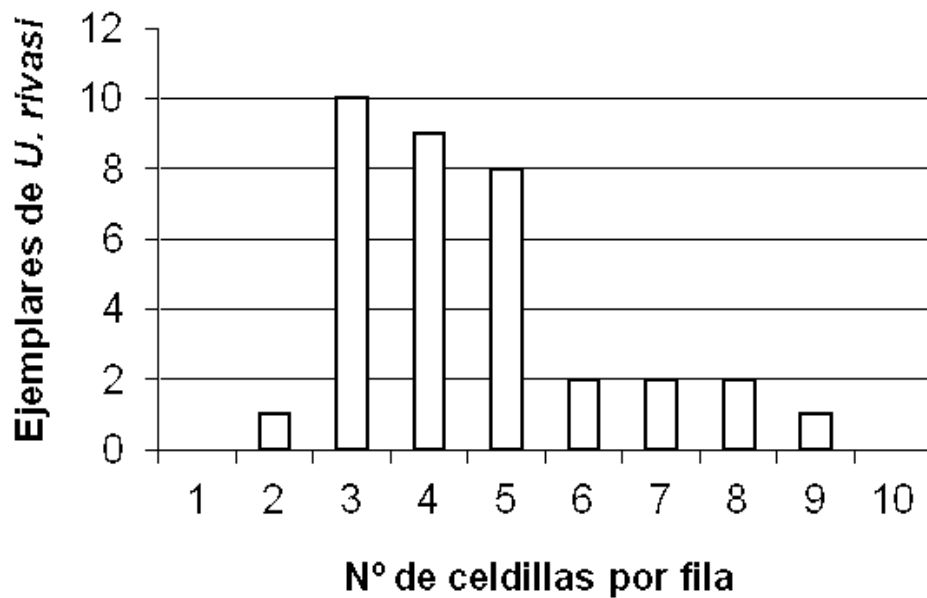


Figura 4. Histograma del número máximo de celdillas por fila y la cantidad de ejemplares de *Uruguay rivasi*.

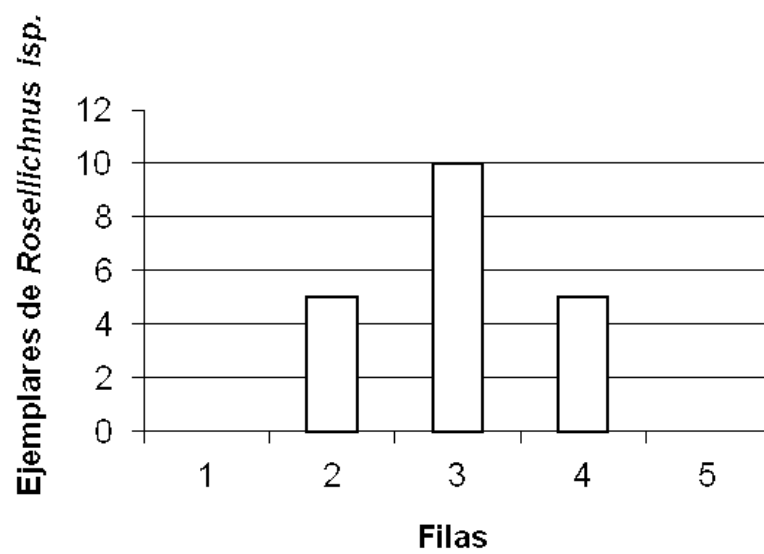


Figura 5. Histograma del número de filas y la cantidad de ejemplares de *Rosellichnus isp.*

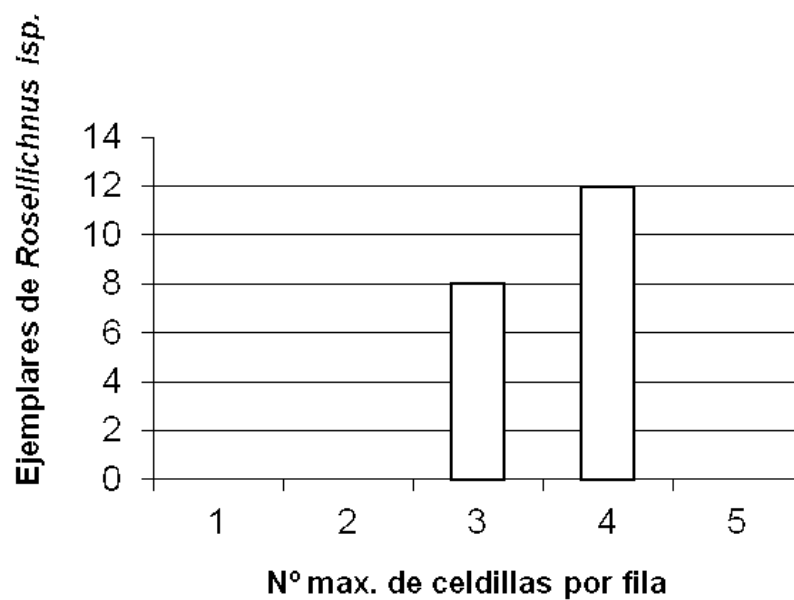


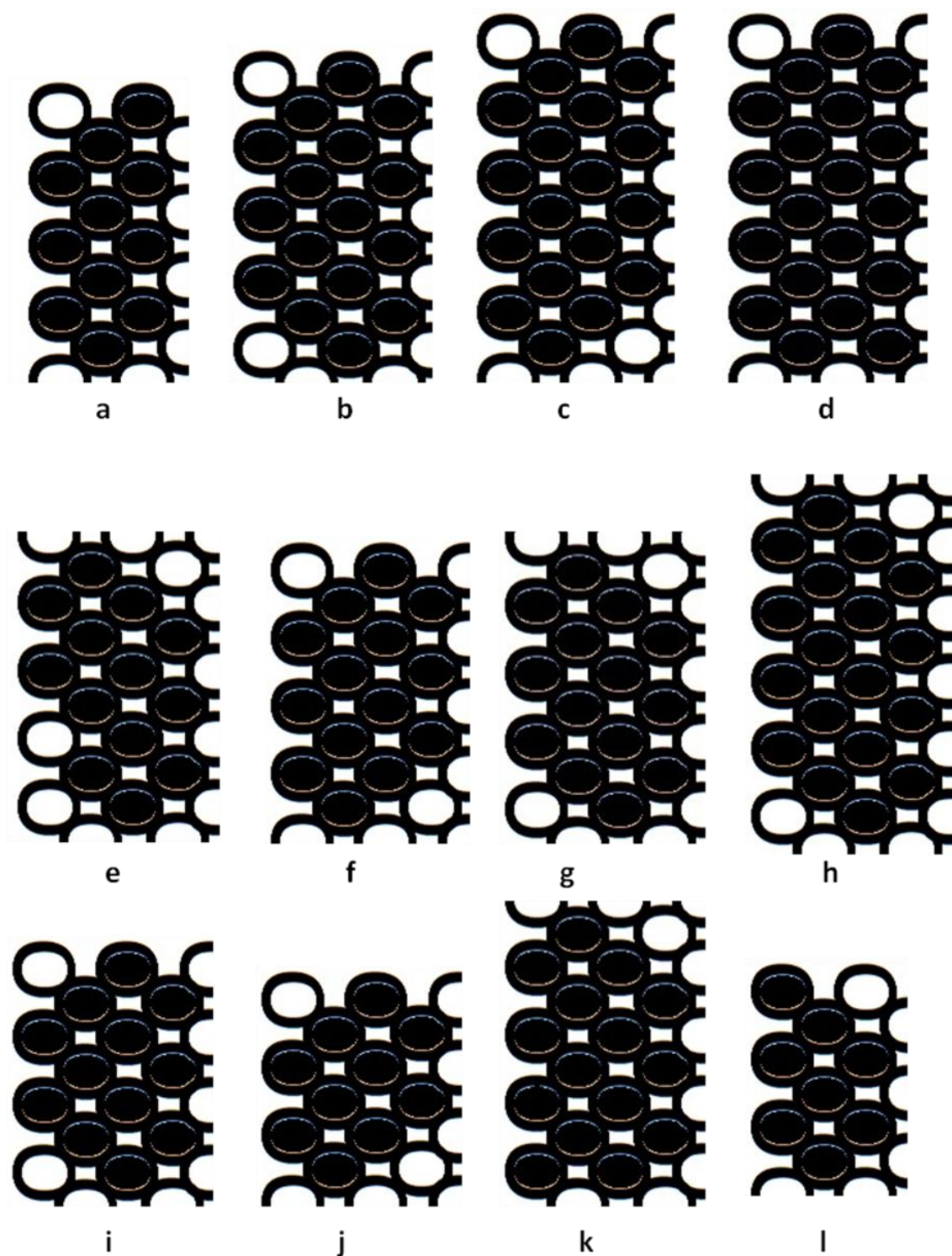
Figura 6. Histograma del número máximo de celdillas por fila y la cantidad de ejemplares de *Rosellichnus isp.*

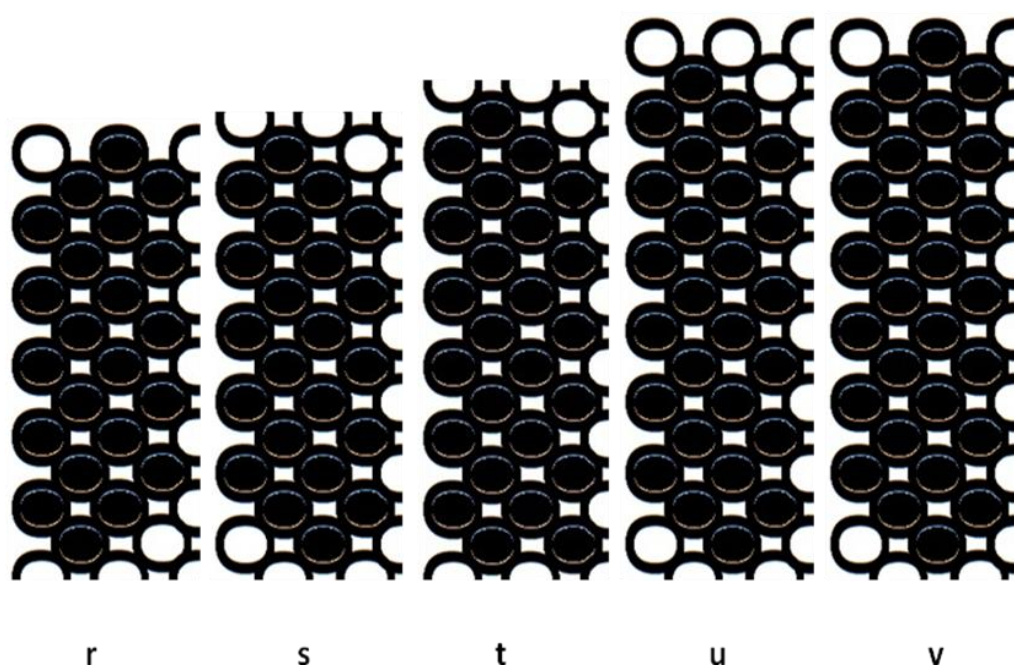
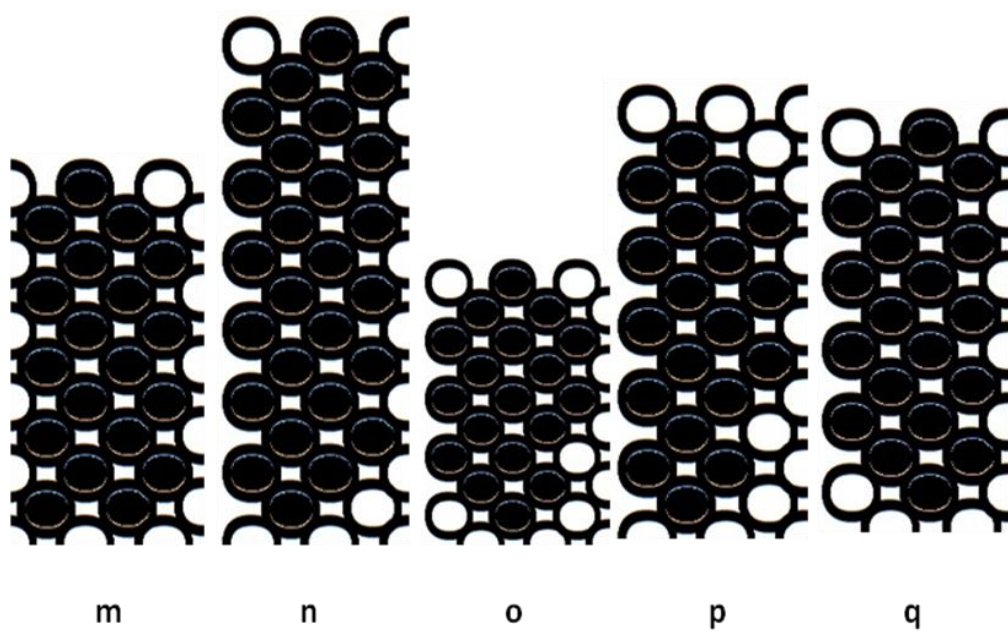
ANEXOS.

Anexo 1. Clave de identificación de Celliiformidae (Tomado de Genise 2000).

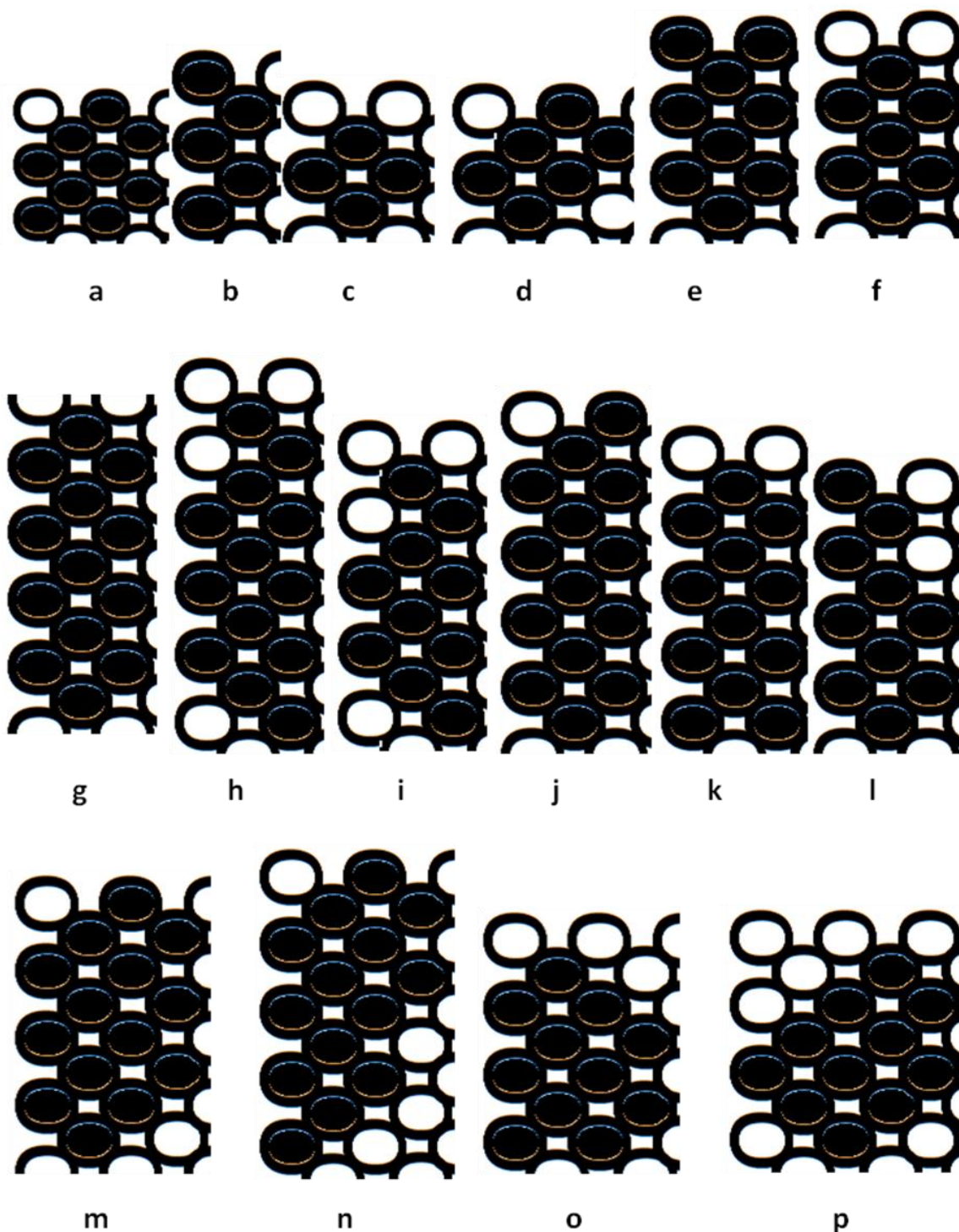
1.- Celdillas aisladas _____	2
Celdillas en clúster o unidas a túneles _____	3
2.- Celdillas con antecámara y pared discreta _____	<i>Palmiraichnus</i> Roselli
Celdillas preservadas como moldes o cámaras sin pared discreta ni antecámaras _____	<i>Celliforma</i> Brown
3.- Clúster compuesto por filas adyacentes de celdillas _____	4
Celdillas unidas a túneles _____	6
4.- Celdillas con pared discreta construida _____	5
Celdillas sin pared discreta, entrada de las celdillas en una superficie convexa _____	<i>Corimbatichnus</i> Genise & Verde
5.- Entrada de las celdillas en una superficie cóncava _____	<i>Uruguay</i> Roselli
Entrada de las celdillas en una superficie plana _____	<i>Rosellichnus</i> Genise & Bown
6.- Celdillas unidas a un túnel helicoidal _____	<i>Elipsoideichnus</i> Roselli
Celdillas unidas a túneles rectos o curvos _____	<i>Cellicalichnus</i> Genise

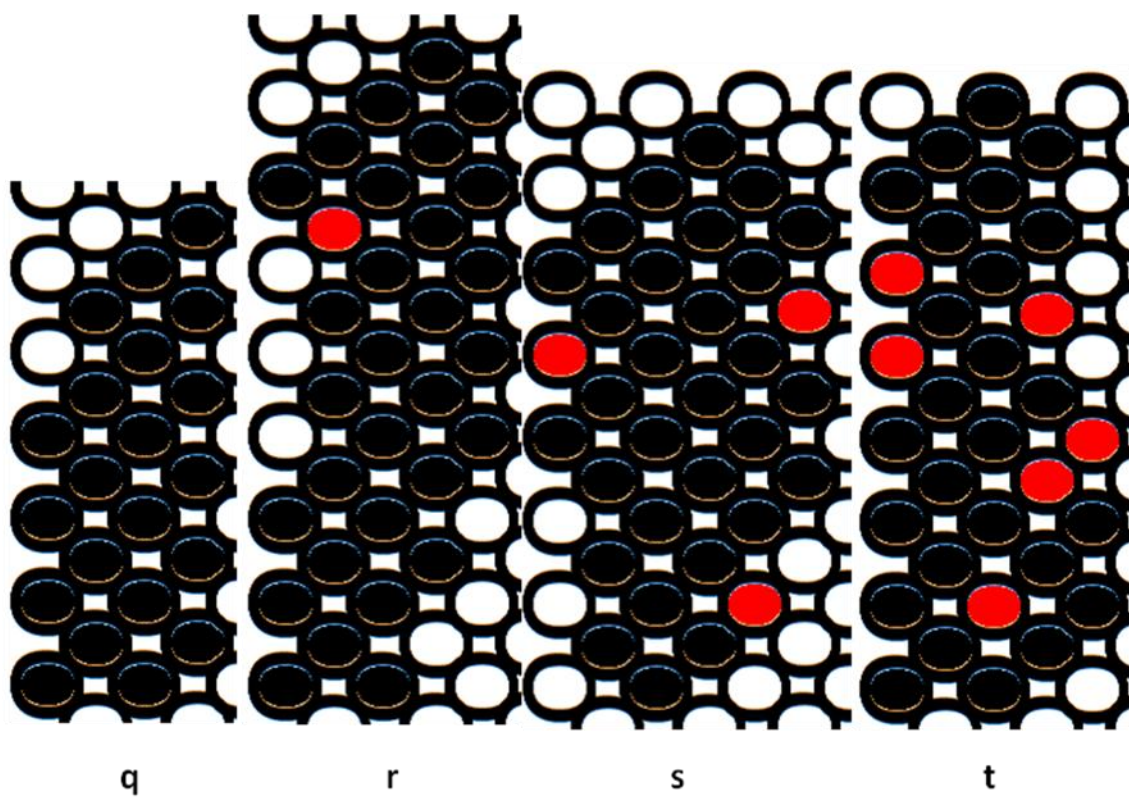
Anexo 2. Diagrama de contornos para *Uruguay auroranormae*. Referencias: a, FCDP 6494; b, FCDP 6598, 6604, 6425, 6415; c, FCDP 6576, 6599, 6480, 6492; d, FCDP 6593, 6607, 6434; e, FCDP 6490; f, FCDP 6500; g, FCDP 6412; h, FCDP 6568, 6424, 6405; i, FCDP 6575; j, FCDP 6497; k, FCDP 6596, 6429; l, FCDP 6420; m, FCDP 5097; n, FCDP 6416; o, FCDP 6582; p, FCDP 6485; q, FCDP 6407; r, FCDP 6590; s, FCDP 6577; t, FCDP 6501; u, FCDP 6444; v, FCDP 6483. Colores: negro, celdillas; rojo, porción de clúster sin celdillas.

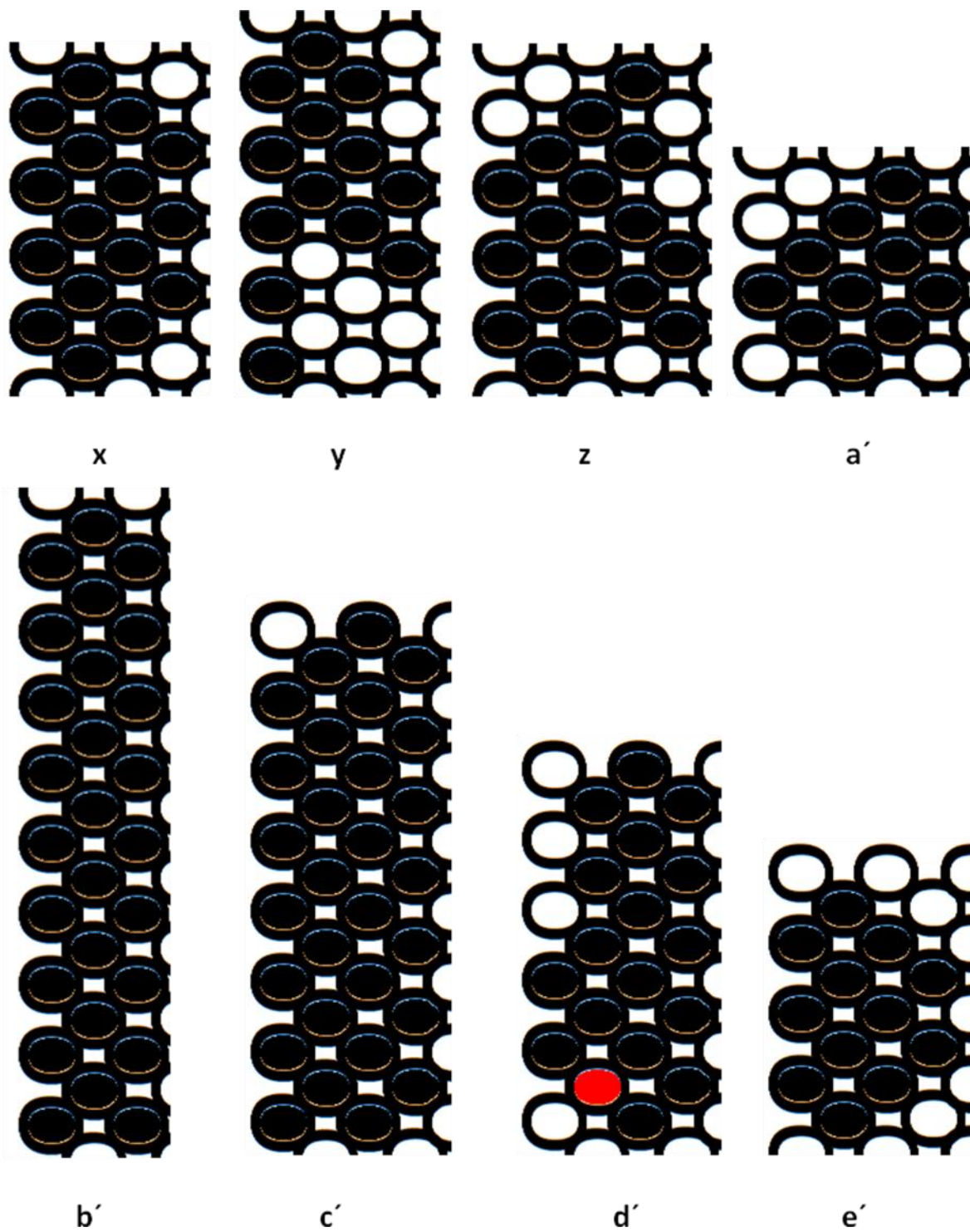




Anexo 3. Diagrama de contornos para *Uruguay rivasi*. Referencias: a, FCDP 6904; b, FCDP 6900; c, FCDP 6465; d, FCDP 6885; e, FCDP 6899, 6897; f, FCDP 6780, 6901; g, FCDP 6851; h, FCDP 6850; i, FCDP 6884; j, FCDP 6902; k, FCDP 6898; l, FCDP 6866; m, FCDP 6843; n, FCDP 6847; o, FCDP 6905; p, FCDP 6906; q, FCDP 6867; r, FCDP 6845; s, FCDP 6852; t, FCDP 6883; u, FCDP 6896; v, FCDP 6895; w, FCDP 6853; x, FCDP 6844; y, FCDP 6849; z, FCDP 6907; a', FCDP 6906; b', FCDP 6903; c', FCDP 6893; d', FCDP 6846; e', FCDP 6841. Colores: negro, celdillas; rojo, porción de clúster sin celdillas.







Anexo 4. Diagrama de contornos para *Rosellichnus isp.* Referencias: a, FCDP 6872 ; b, FCDP 6794, 6836; c, FCDP 6863; d, FCDP 6837; e, FCDP 6784; f, FCDP 6838; g, FCDP 6864; h, FCDP 6847; i, FCDP 6857; j, FCDP 6868; k, FCDP 6858; l, FCDP 6795; m, FCDP 6860; n, FCDP 6785, 6790; o, FCDP 6793; p, FCDP 6792. Colores: negro, celdillas; rojo, porción de clúster sin celdillas.

