

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS
ÁREA BIOLOGÍA, SUBÁREA ZOOLOGÍA
TESIS DE MAESTRÍA:

**ICNOLOGÍA DE LA
FORMACIÓN CAMACHO
(MIOCENO TARDÍO)
DEL URUGUAY**

MARIANO VERDE

2002

**ORIENTADOR: Dr. SERGIO MARTÍNEZ
COORIENTADOR: Dr. DANIEL PEREA**

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA, FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS
ÁREA BIOLOGÍA, SUBÁREA ZOOLOGÍA
TESIS DE MAESTRÍA:

ICNOLOGÍA DE LA FORMACIÓN CAMACHO
(MIOCENO TARDÍO) DEL URUGUAY

MARIANO VERDE

ORIENTADOR: Dr. SERGIO MARTÍNEZ

COORIENTADOR: Dr. DANIEL PEREA

TRIBUNAL: Dres. FERNANDO PÉREZ MILES, ROBERTO
SCASSO, MARTÍN UBILLA Y GABRIEL FRANCESCO LI

Junio 13, 2002

A Paula y Martina

ÍNDICE

PRÓLOGO.	5
AGRADECIMIENTOS.	6
ABSTRACT.	7
RESUMEN.	9
CAPÍTULO I. Introducción	11
CAPÍTULO II. Materiales y métodos	16
CAPÍTULO III. Geología del área de trabajo	20
CAPÍTULO IV. Sistemática	29
Icnofósiles de sustrato blando	30
<i>Arachnostega</i>	30
<i>Chondrites</i>	31
<i>Helicodromites</i>	32
<i>Maiakarichnus</i> igen. nov.	33
<i>Ophiomorpha</i>	36
<i>Psilonichnus</i>	37
<i>Rhizocorallium</i>	38
<i>Rosselia</i>	38
<i>Skolithos</i>	40
<i>Teichichnus</i>	41
<i>Thalassinoides</i>	41
<i>Tibikoia</i>	43
<i>Tomaculum</i>	43
Icnofósiles de sustrato duro de naturaleza lítica	44
<i>Caulostrepsis</i>	44
<i>Conchotrema</i>	46
<i>Dendrina</i>	46

<i>Entobia</i>	47
<i>Gastrochaenolites</i>	48
<i>Leptichnus</i>	51
<i>Maeandropolydora</i>	51
<i>Oichnus</i>	52
<i>Ostreoblabe</i>	53
<i>Pennatichnus</i>	54
<i>Pinaceocladichnus</i>	55
“Marcas de predación” sobre <i>Monophoraster</i>	55
Icnofósiles de sustrato leñoso	56
<i>Teredolites</i>	56
Icnotaxa de dudosa presencia en la Fm. Camacho	57
CAPÍTULO V. Asociaciones de icnofósiles e icnofacies	59
Asociaciones registradas	60
Análisis de agrupamiento	63
Icnofacies reconocidas	66
CAPÍTULO VI. Paleoecología y ambientes sedimentarios	69
Diversidad	71
Interacciones biológicas	73
Significado paleoecológico de las asociaciones	76
Icnofósiles vs. litología	79
CAPÍTULO VII. Consideraciones finales	81
CAPÍTULO VIII. Bibliografía citada	85
APÉNDICE 1. Tabla de icnotaxa de sustratos blandos	93
APÉNDICE 2. Tabla de icnotaxa de sustratos duros	94
ILUSTRACIONES.	95

PRÓLOGO

A pesar de que las investigaciones paleontológicas en la Formación Camacho datan de hace varias décadas y han acumulado un gran volumen de bibliografía sobre sus fósiles de cuerpo, llama la atención que hace tan sólo unos pocos años atrás se comenzó a hablar de icnología en esta unidad. Más aún cuando su riqueza icnológica es impresionante y un gran número de sus afloramientos poseen icnofósiles, siendo ellos muy conspicuos, y en algunos casos increíble que pasen inadvertidos dado su tamaño y sobre todo su abundancia.

Esta tesis recopila y sintetiza el estado actual del conocimiento icnológico de la Formación Camacho. Se pretende llamar aquí la atención a los paleontólogos quienes hallarán sin duda un complemento a su visión de diversidad taxonómica, icnotaxonómica y ecológica del registro fósil de esta unidad, y especialmente a nuestros colegas de las geociencias, los geólogos, quienes sabrán darle utilidad en su tarea, al encontrar aquí indicadores paleoambientales y paleoecológicos.

Mariano Verde

Junio de 2002

AGRADECIMIENTOS

A mi orientador, colega y amigo, Sergio Martínez (Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias), por su constante apoyo, aporte de ideas y colaboración en todas las tareas de campo que realicé, ya que su experiencia de trabajo en la Formación Camacho fue un apoyo invaluable. Además de estas líneas que habitualmente son de trámite, encontrarás en el capítulo Sistemática mi verdadero reconocimiento. A mis otros colegas y amigos del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Martín Ubilla, Daniel Perea (mi coorientador), Alejandra Rojas, Graciela Piñeiro y Nora Lorenzo quienes colaboraron en los trabajos de campo. Daniel Perea realizó además interesantes aportes sobre la nomenclatura de las unidades litoestratigráficas. A mis colegas icnólogos: Richard Bromley (Universidad de Copenhagen), Andrew Rindsberg (USGS, Alabama) quienes siempre me apoyaron brindando asesoramiento y bibliografía. María Gabriela Mángano, Luis Alberto Buatois, Renata G. Neto siempre estuvieron prestos a conseguirme bibliografía y a aclarar dudas. A Alfredo Figueiras, quien a pesar de no estar físicamente dejó muchos materiales colectados, los cuales fueron estudiados en este trabajo. A Ruben Martínez por gestionar la entrada al área de la Zona Franca de Nueva Palmira. Al Mayor José González, Tte. Cnel. Magnani y Capitán César Ifrán, encargados de la Estancia Presidencial Aarón Anchorena (Colonia), y al Gral. Ricardo González (Casa Militar) por facilitarnos las tareas de campo en dicho lugar. Al Tío Toto por hacerme saber que la cantera estudiada por Teisseire fue reabierta. A Rosina y Graciela por su invaluable ayuda al encontrar esa bibliografía difícil de conseguir. A los docentes del Depto. de Geografía de la Facultad de Ciencias, Cecilia Labrador y Yuri Resnichenko, por el préstamo de material cartográfico, siempre necesario. A Duncan McIlroy y Kevin Keogh (Universidad de Liverpool) por facilitarme un lugar y todo el apoyo esperable durante mi estadía en el Departamento de Ciencias de la Tierra, Univ. de Liverpool. Al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PE.DE.CI.BA.), que me otorgó la beca, alícuota para equipamiento y fondos para realizar una pasantía en la Universidad de Liverpool. A la Comisión Sectorial de Investigación Científica (C.S.I.C.) que también aportó fondos para dicha pasantía. A los miembros del tribunal: Dres. Roberto Scasso (Univ. de Buenos Aires), Fernando Pérez Miles, Martín Ubilla y Gabriel Francescoli (Fac. de Ciencias, Univ. de la República), por sus correcciones y sugerencias que mejoraron la versión final de este trabajo. A Paula y Martina, por sufrir mi ausencia durante los trabajos de campo, reuniones y pasantía. A mis padres, Francisco y Dinah, quienes me brindaron todo el apoyo afectivo y material para poder realizar mis estudios.

Créditos: El mapa de la figura 1 y los perfiles de las figuras 2, 3 y 4 B están modificados de MARTÍNEZ (1994a), la figura G de la Lámina III está modificada de HAKES (1976), la figura G de la Lámina IV fue cedida gentilmente por Sergio Martínez, y la figura 12 está modificada de VERDE (2001e) y VERDE (en prensa).

ABSTRACT

This work is the compilation of the current knowledge about the ichnology of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay, based mainly on data acquired by the author, and on the bibliographic antecedents. This was achieved doing a survey at every known outcrop of this unit, recording all of the ichnological evidences found. The materials were collected when possible, and now are deposited at the fossil invertebrate collection of the Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Universidad de la República) at Montevideo. They constitute the largest scientific collection of trace fossils from the Camacho Formation.

The study of these materials in the laboratory and in the field allowed to fulfil the aims of the initial project, to establish a solid basis about the systematic ichnology of the Camacho Formation and to obtain a better knowledge about its ichnodiversity. Thus in chapter IV the following soft substrate ichnogenera are described: *Arachnostega*, *Chondrites*, *Helicodromites*, *Maiakarichnus* igen. nov., *Ophiomorpha*, *Psilonichnus*, *Rhizocorallium*, *Rosselia*, *Skolithos*, *Taenidium*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Tibikoia* and *Tomaculum*. Several lithic hard substrate ichnogenera were also described, and they are as follows: *Caulostrepsis*, *Conchotrema*, *Dendrina*, *Entobia*, *Gastrochaenolites*, *Leptichnus*, *Maeandropolydora*, *Pennatichnus*, *Pinaceocladichnus*, *Vermiforichnus*, *Oichnus* and *Ostreoblabe*; and *Teredolites* from xylic substrate. Three new ichnospecies are described in this review: *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov., *Rosselia martinezi* isp. nov. and *Gastrochaenolites tuberculatus* isp. nov.

Chapter V comprises the description of the trace fossil assemblages found in the Camacho Formation, they are: the *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* Assemblage, the *Psilonichnus* Assemblage, the *Chondrites* – *Teichichnus* Assemblage, the *Gastrochaenolites* Assemblage, the *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* Assemblage and the *Teredolites* Assemblage. Cluster analysis were performed for the studied localities taking into account their ichnological attributes. The clusters obtained are considered to be congruent with data recorded in the field with regard to similarity between outcrops. A third cluster analysis was made for soft substrate ichnotaxa, which resulted coherent with the trace fossil assemblages based on field data. Another cluster analysis taking into account the ichnological attributes of lithologies, showed preferential distribution of some trace fossil assemblages in certain lithologies. In the

same chapter the *Skolithos*, *Cruziana*, *Psilonichnus* and *Trypanites* Ichnofacies are recognized in different ichnologic assemblages.

With regard to paleoecology (chapter VI), and particularly to diversity, it is remarkable the indirect record of several taxa with low fossilization potential (with a scarce or null record in the Camacho Formation) through the presence of their ichnofossils. These taxa comprise sponges, polychaetes, bryozoans, some molluscs and crustaceans.

The ichnological analysis also allowed to recognize some biological relationships like predation, parasitism and facilitation of habitat colonization.

The paleoecologic significance of the trace fossil assemblages are also described. The *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* Assemblage is interpreted as developed on subtidal substrates under well aerated agitated shallow waters. The *Psilonichnus* Assemblage marks the backshore (between the foreshore and the terrestrial realm), allowing to recognize one of the most important limits between paleoenvironments. The *Chondrites* – *Teichichnus* Assemblage, was developed on clayey substrates rich in nutrients, with low oxygen availability. The *Gastrochaenolites* Assemblage, found on consolidated mudstones, indicates low bathymetry, hard substrates (unknown for this unit, except for the oysters banks), and interruption in the sedimentation. It also indicates the presence of a rocky shore composed of consolidated mudstones. Finally, the *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* Assemblage suggests shallow water high energy environments, and good availability of nutrients suspended in the water column.

Another remarkable aspect is the pattern observed with regard to the dominance of trace fossils in the San Pedro Member, in contrast with their virtual absence in the Cerro Bautista Member. Their absence in the Cerro Bautista Member can be explained in terms of highly fluctuating environmental parameters like high energy events, high rate of terrigenous material influx and probably a changing salinity, typical of environments close to the coastline.

RESUMEN

Se recopila y sintetiza el conocimiento actual sobre la icnología de la Formación Camacho (Mioceno Tardío) de Uruguay, basado en los antecedentes y principalmente en los datos recabados para este trabajo.

Para ello se realizó la prospección de todos los afloramientos conocidos de esta unidad, registrando la totalidad de las evidencias icnológicas observadas. Siempre que fue posible se colectaron los materiales, los cuales constituyen el mayor repositorio de icnofósiles de la Formación Camacho. Ellos están depositados en la colección de invertebrados fósiles del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias (Universidad de la República) de Montevideo.

El estudio de estos materiales tanto en laboratorio como en el campo permitió cumplir los objetivos principales, poner a punto la sistemática icnológica de la Formación Camacho y obtener un mejor conocimiento de su icnodiversidad. Se describen los siguientes icnogéneros de sustrato blando: *Arachnostega*, *Chondrites*, *Helicodromites*, *Maiakarichnus* igen. nov., *Ophiomorpha*, *Psilonichnus*, *Rhizocorallium*, *Rosselia*, *Skolithos*, *Taenidium*, *Teichichnus*, *Thalassinoides*, *Tibikoia* y *Tomaculum*. También se describen los icnogéneros de sustrato duro lítico: *Caulostrepsis*, *Conchotrema*, *Dendrina*, *Entobia*, *Gastrochaenolites*, *Leptichnus*, *Maeandropolydora*, *Pennatichnus*, *Pinaceocladichnus*, *Vermiforichnus*, *Oichnus* y *Ostreoblabe*; y *Teredolites* de sustrato leñoso. En esta revisión se describen tres nuevas icnoespecies *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov., *Rosselia martinezi* isp. nov. y *Gastrochaenolites tuberculatus* isp. nov.

Se describen además las asociaciones de icnofósiles reconocidas para la Formación Camacho, ellas son: Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha*, Asociación de *Psilonichnus*, Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus*, Asociación de *Gastrochaenolites*, Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* y la Asociación de *Teredolites*. Se realizó además el análisis de agrupamiento de localidades según su contenido en icnotaxa de sustratos blandos por un lado y de sustratos duros por otro, los cuales resultaron congruentes con los datos de campo referentes a la similitud entre afloramientos. El análisis de agrupamiento de icnotaxa de sustratos blandos también resultó coherente con las asociaciones propuestas en base a las observaciones de campo. Otro análisis de agrupamiento realizado fue el de litologías según sus

icnofósiles de sustrato blando. Este análisis refleja la distribución preferencial de las asociaciones icnológicas en ciertas litologías.

Las Icnofacies de *Skolithos*, *Cruziana*, *Psilonichnus* y *Trypanites* se reconocieron en algunas de las asociaciones icnológicas establecidas.

En lo concerniente a paleoecología y en particular a la diversidad, se destaca el registro indirecto de varios taxa con bajo potencial de fosilización a través de sus icnofósiles. Estos taxa tenían un registro de fósiles de cuerpo escaso o nulo en la Formación Camacho. Entre ellos se cuentan poríferos, poliquetos, briozoarios, algunos moluscos y crustáceos. El estudio de los icnofósiles permitió además reconocer algunas interacciones biológicas tales como la predación, el parasitismo y el facilitamiento de colonización.

Se describe además el significado paleoecológico de las asociaciones icnológicas. La Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* desarrollada sobre sustratos permanentemente sumergidos (submareal), bajo condiciones de escasa profundidad, energía moderadamente alta y buena disponibilidad de oxígeno. La Asociación de *Psilonichnus* que es indicadora del *backshore* (entre el foreshore y el ambiente terrestre), con lo cual se reconoce uno de los límites más importantes en la división de paleoambientes. La Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus*, desarrollada sobre sustratos arcillosos ricos en nutrientes, pero con una disponibilidad de oxígeno disminuida. La Asociación de *Gastrochaenolites*, emplazada sobre limolitas consolidadas, indica situaciones de escasa profundidad, sustrato duro (los cuales son novedosos en la Fm. Camacho fuera de los bancos de *Ostrea*), y una interrupción importante en la sedimentación. También indica la presencia de una costa rocosa conformada por limolitas consolidadas. Por último, la Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* sugiere ambientes con energía alta, escasa profundidad y una buena disponibilidad de nutrientes en suspensión.

Otro aspecto a resaltar es el patrón observado en cuanto a la predominancia de icnofósiles en el Miembro San Pedro, mientras que en el Miembro Cerro Bautista su ausencia es casi total. Esta ausencia se explica por las condiciones ambientales estresantes que dominaron durante la depositación del Miembro Cerro Bautista, a saber, energía muy elevada, con la consecuente alta tasa de sedimentación de materiales terrígenos, y una salinidad muy fluctuante, propias de ambientes cercanos a la costa.

INTRODUCCIÓN

Fundamentos

La icnología de la Formación Camacho ha sido poco investigada hasta el momento, y dada su amplitud, no se agota en este trabajo. Como se verá en el apartado Antecedentes, las menciones de icnofósiles determinados a nivel por lo menos icnogenérico eran escasas, en tanto que los icnotaxa identificados a nivel icnoespecífico eran más inusuales aún en la literatura sobre la Formación Camacho. Era evidente que en principio se necesitaba poner a punto la sistemática icnológica en esta unidad. Algunos relevamientos piloto realizados indicaban que la diversidad icnológica real de la Formación Camacho no se correspondía con la documentada en la literatura. Concomitantemente, la falta de una revisión sistemática detallada de los icnofósiles de esta unidad discriminada por localidades, derivaba en la ausencia de un análisis de asociaciones de este tipo de fósiles y de sus implicancias paleoecológicas y paleoambientales. Otras de las razones por las cuales se consideró necesaria la realización de este trabajo fue la contribución que el análisis icnológico puede brindar para un mejor conocimiento de las diversidades taxonómicas, ecológicas y etológicas, lo cual se desarrolla en el capítulo Paleoecología.

Antecedentes

Antecedentes paleontológicos generales

El cúmulo de conocimiento paleontológico sobre la Formación Camacho es voluminoso en lo que respecta principalmente a invertebrados fósiles, y un tanto menor en lo referente a vertebrados fósiles (FIGUEIRAS & BROGGI, 1971, 1973, 1976, 1985, 1986; FIGUEIRAS & MARTÍNEZ 1995; MARTÍNEZ, 1994a; entre otros). Los fósiles de cuerpo de invertebrados más representativos de esta unidad corresponden a moluscos principalmente (bivalvos y gasterópodos), hallándose en forma menos frecuente equinodermos, braquiópodos, crustáceos decápodos y cirrípedos. Los microfósiles corresponden a foraminíferos y ostrácodos (SPRECHMANN, 1978). Los vertebrados más conocidos consisten en peces cartilagosos (tiburones y rayas), cetáceos odontocetos,

xenartros, notoungulados, litopternos y tortugas (PEREA *et al.*, 1994; 1996; VERDE & PEREA, 1992).

Antecedentes icnológicos en la Formación Camacho

En lo que respecta al tema de este trabajo (la icnología), los antecedentes son escasos y muy escuetos. Algunas de las citas referentes a icnofósiles son indirectas, por ejemplo “perforaciones” o “huellas”. Otras menciones sobre icnofósiles llegan por lo general solamente a nivel icnogenérico, haciéndose necesaria una revisión del material para afinar más la icnotaxonomía de las trazas de la Formación Camacho.

TEISSEIRE (1928) y ROSELLI (1939) realizaron las primeras citas sobre icnofósiles, siendo algunas de ellas muy fiables, mientras que otras no son muy claras. Dentro de estas referencias, se puede discriminar la alusión a icnofósiles de sustrato duro y sustrato blando. Para los sustratos duros TEISSEIRE (1928, p.24) menciona: “Muchas ostras – refiriéndose a varias especies, aunque probablemente se trate de *Ostrea patagonica* - están perforadas por moluscos litófagos, probablemente por *Lithophagus platensis* Phil. ... (sic)”. TEISSEIRE (1928, p. 16) cita también el “... trabajo de una especie de molusco litófago, probablemente el *Lithophagus platensis* (Philippi) o el *Lithophagus patagoniensis* (d’Orbigny)” (sic) en un gneiss infrapuesto a la Formación Camacho.

ROSELLI (1939, p. 39) menciona además “En estas robustas ostras – refiriéndose a *Ostrea patagonica* - se encuentran sus caparazones perforadas por lamelibranquios litódomos y encierran sus valvas moldes de otros pequeños moluscos” (sic). Este mismo autor, hablando de *Ostrea madryna* dice: “En una de estas ostras encontré varios moldes bien conservados de los dáctiles de mar, probablemente *Lithophagus platensis* Phil.” (sic).

En ambos casos puede pensarse casi con total certeza, que estos dos autores observaron ejemplares de *Gastrochaenolites* isp., - a pesar de que no utilizaron ese nombre que ya había sido introducido por LEYMERIE (1842) - los cuales son muy abundantes en los ostreidos de la Formación Camacho, y como se verá más adelante, en otros sustratos de esta unidad.

En cuanto a las menciones para sustratos blandos, ellas son menos confiables, pero merecen ser citadas: ROSELLI (1939, p. 39) observó además “huellas de gusanos en moldes externos de *Cardium robustum*, unos vivifurcados y otros arrollados en un extremo en forma de voluta...”. Es probable que se estuviera refiriendo a algún tipo de

“*nucleocavia*”. TEISSEIRE (1928, p. 31) cita también “infiltraciones verticales en forma de óxidos de hierro, de forma de raíces, con zonas concéntricas muy curiosas ...”; este autor podría haber estado en presencia de un icnotaxón de paredes multilaminadas, por ejemplo *Rosselia*. Desafortunadamente, no existen para estos materiales información sobre el repositorio, ni descripciones ni ilustraciones de los mismos.

Otros autores hacen mención sobre la presencia de trazas fósiles en la Formación Camacho, determinadas mayoritariamente a nivel icnogénico, ellos son:

- MARTÍNEZ 1994a: *Ophiomorpha nodosa* y “sus cámaras de cría”, *Thalassinoides* isp., *Chondrites* isp., *Teichichnus* isp., *Caulostrepsis* isp., *Skolithos* isp.?, “coprolitos, tubos de poliquetos y perforaciones”.
- SPRECHMANN *et al.* 1994 a: *Thalassinoides* isp., *Ophiomorpha nodosa* y “sus cámaras de incubación”, *Chondrites* isp., *Caulostrepsis* isp., *Cylindrichnus* isp., *Teichichnus* isp., *Rhizocorallium* isp., *Gyrolithes* isp. y *Muensteria* isp.
- SPRECHMANN *et al.* 1994 b: *idem.* SPRECHMANN *et al.* 1994 a.
- VERDE & PIÑEIRO 1994: *Conchotrema* isp., *Dendrina* isp., *Entobia* isp., *Maeandropolydora* isp., *Vermiforichnus* isp., Aff. *Spathipora* isp., “perforaciones de bivalvos, perforaciones de Thoracica”, “scratch marks” y “mud blisters”.
- SPRECHMANN *et al.* 1998: *Caulostrepsis* isp., *Entobia* isp., “scratch marks”, *Conchotrema* isp., “perforaciones de *Electra* sp.”, *Spathipora* isp., *Gastrochaenolites torpedo*, *Dendrina* isp., *Ostreoblabe* isp., *Ophiomorpha nodosa* *Thalassinoides* isp. y “cámaras de incubación”.
- SPRECHMANN *et al.* 2000: Es una recopilación de SPRECHMANN *et al.* (1994b; 1998).

Al igual que en los casos anteriores no existen descripciones ni ilustraciones y tampoco repositorio, en la mayoría de estas citas, excepto en el caso de MARTÍNEZ (1994a), quien proporciona algunas ilustraciones.

Recientemente, y habiendo tomado esta temática como una línea de investigación en sí misma, y no como algo colateral a otros temas, se pretendió sacar a la luz en forma más detallada el conocimiento de la icnología de la Formación Camacho bajo una óptica propia de la disciplina (VERDE, 2000; VERDE, 2001 a, b, c, d, e; VERDE & MARTÍNEZ, 2001, VERDE & MARTÍNEZ, en prensa; VERDE, en prensa).

En esta línea de trabajo se encuentran otras contribuciones en donde se realizaron inferencias paleoambientales basadas en los icnofósiles (VERDE, 2001a, e; VERDE en

prensa) y otras en donde se reportaron formas nuevas (VERDE, 2001b; VERDE & MARTÍNEZ, 2001, en prensa).

Otros antecedentes icnológicos de interés

La Formación Camacho tiene su correlato en Argentina en las formaciones Paraná y Puerto Madryn que afloran en las provincias de Entre Ríos y Chubut respectivamente. A pesar de su riqueza fosilífera y gran exposición (en el caso de la Formación Puerto Madryn), sólo se conocen escasos antecedentes icnológicos (ACEÑOLAZA & ACEÑOLAZA, 2000; LECH *et al.*, 2000). Para la Formación Paraná ACEÑOLAZA & ACEÑOLAZA (2000) describieron *Cylindrichnus concentricus* (*nomen dubium*, ver el capítulo de sistemática), *Ophiomorpha* cf. *O. irregulaire*, *Planolites* isp., *Polykladichnus irregularis*, *Skolithos linearis*, *Taenidium satanassi*, *Thalassinoides paradoxicus*, *T. suevicus* y *Trypanites* isp. LECH *et al.* (2000) describen para la Formación Puerto Madryn los siguientes icnotaxa: *Cylindrichnus concentricus* (*nomen dubium*), *Conostichus* isp., *Ophiomorpha nodosa*, *Planolites beverleyensis*, *Polykladichnus irregularis*, *Rosselia socialis*, *Skolithos linearis* y *Thalassinoides suevicus*. Como se verá en el capítulo Sistemática, algunas de estas formas son compartidas con la Formación Camacho, aunque un análisis más detallado de las formaciones Paraná y Puerto Madryn revelará sin duda una mayor icnodiversidad. Téngase en cuenta que los autores citados apenas mencionan la presencia de un icnogénero de sustrato duro, cuando su diversidad seguramente sea mucho mayor, especialmente en los bancos de ostreidos. Dada la falta de un estudio sistemático amplio de los icnofósiles en las unidades argentinas, se hace difícil realizar comparaciones de las asociaciones icnológicas uruguayas con las del vecino país en esta etapa del conocimiento.

Objetivos planteados

Generales

- Poner a punto la sistemática icnológica de la Formación Camacho.
- Obtener un mejor conocimiento acerca de la icnodiversidad de la Formación Camacho.
- Describir las diferentes asociaciones de icnofósiles de esta unidad.

- Acotar los parámetros ecológicos (físico-químicos y biológicos) de los paleoambientes de la Formación Camacho en base a su contenido icnológico, complementando en los casos que sea necesario con la información que brindan los fósiles de cuerpo (*sensu* GOLDRING, 1993).

Específicos

- Describir detalladamente cada uno de los icnotaxa de la Formación Camacho.
- Verificar si existen sustratos firmes o duros, dentro de lo que actualmente se conoce como facies de sustratos blandos.
- Realizar una caracterización de sustratos blandos, firmes y duros en base a sus icnocenosis.
- Prospeccionar en forma pormenorizada los sustratos leñosos (xylicos) para analizar sus icnocenosis, las cuales son para esta unidad totalmente desconocidas.
- Caracterizar las distintas icnocenosis observadas basándose en el concepto de icnogremios, de manera de poder realizar una aproximación al tipo de comunidad que las originó, y compararlas con las asociaciones fósiles de invertebrados ya conocidas para esta unidad.

Hipótesis de trabajo

- La icnodiversidad real de la Formación Camacho es considerablemente mayor a la que actualmente se conoce.
- Los afloramientos Chileno 1, Cantera Camacho, Cerro Bautista, Punta Gorda, Barranca de los Loros, El Manzano y Arroyo de las Limetas, carecen de icnofósiles.
- Las asociaciones icnológicas presentes en la Fm. Camacho son coherentes con los paleoambientes propuestos hasta el momento por otros autores, quienes se basaron en el estudio de fósiles de cuerpo de invertebrados y vertebrados.
- Las asociaciones icnológicas a estudiar son asimilables al concepto de icnofacies.
- Algunas interacciones paleoecológicas están registradas bajo la presencia de trazas de predación, coprolitos, estructuras de bioerosión y marcas de anclaje.
- Las “mega trazas” de Puerto Arazatí son de origen orgánico.
- Existen sustratos firmes y aún duros dentro de las facies de sustratos blandos los cuales pueden evidenciarse a través de la presencia de ciertos icnotaxa.

CAPÍTULO II

MATERIALES Y MÉTODOS

Materiales

Los materiales estudiados pertenecen a la colección del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias de Montevideo (Universidad de la República), y están indicados con la sigla FCDP, con su correspondiente número de catálogo a continuación. Estos materiales están descritos en el capítulo Sistemática, donde además de su descripción el lector encontrará las procedencias geográfica y estratigráfica, y en algunos casos comentarios pertinentes, además de la referencia a las láminas que complementan las descripciones.

Consisten en su mayoría en fósiles originales cuando fue posible coleccionarlos, pero en algunos casos fue necesario realizar un molde para su colecta o para el análisis en laboratorio.

Métodos

Técnicas de colecta

En general se coleccionaron los especímenes manualmente, con la ayuda de martillo y cincel cuando la roca era tenaz. Se utilizó también en alguna oportunidad una cortadora de roca, para rocas semi consolidadas.

Para aquellos icnofósiles emplazados en esqueletos de invertebrados, se realizaron colectas de un cierto número de esos tests, para ser luego analizados en el laboratorio. Cuando no fue posible coleccionar a causa del gran tamaño de los ejemplares o por la consistencia de la roca, se procedió a la documentación fotográfica.

Técnicas de preparación de fósiles

La preparación de los materiales puede dividirse en restauración y fortalecimiento de los mismos. Para la restauración se utilizaron adhesivos corrientes, cola vinílica para muestras de gran tamaño, y cianoacrilato para muestras más pequeñas, delicadas y poco porosas que requieren un adhesivo de baja viscosidad. Para el fortalecimiento de

muestras porosas de gran tamaño se utilizó laca nitrocelulósica diluida, y para muestras porosas de pequeño tamaño se utilizó cianoacrilato por goteo.

La realización de moldes resultó muy útil para reconstruir la estructura tridimensional de algunos icnofósiles, de los cuales sólo se veían sus aberturas. Esto permitió realizar una descripción más exacta que la que se puede hacer observando un corte solamente.

Un material muy barato y de fácil acceso es la parafina; con ella se realizaron moldes de *Gastrochaenolites* en rocas semiconsolidadas, disgregables en agua. Para ello se partieron las muestras paralelamente al eje longitudinal de las perforaciones con el fin de remover con una aguja los restos de relleno que pudiesen quedar. Seguidamente se unieron las mitades y fueron atadas firmemente con alambre. Hecho esto, se calentó la parafina hasta su punto de fusión y se vertió por la abertura. El paso final fue sumergir la muestra en agua fría para acelerar el proceso de endurecimiento de la parafina y disgregar la roca; con esto se obtuvieron moldes de buena calidad. La ventaja de esta técnica es su rapidez, y el bajo costo de la parafina; sus desventajas, que la parafina no es un material tan resistente como la resina epoxy, y no penetra en cavidades microscópicas como ésta última. Existen varias técnicas para realizar moldes de resina epoxy dado que hay muchas marcas comerciales que requieren una preparación particular. Richard Bromley (*in letteris*) cedió gentilmente una técnica que se describe a continuación. La resina utilizada fue Epoxit RE-9 y su correspondiente endurecedor. Para la confección de los moldes se procedió de la siguiente manera; se eligió la muestra (por ejemplo una conchilla con perforaciones), se la limpió con agua y se la dejó secar totalmente. Se introdujo la muestra con la superficie perforada hacia abajo – dicho de otra forma, se colocó la superficie del sustrato hacia abajo – en un recipiente de papel de aluminio para horno. Esto permitió obtener un molde de las perforaciones para ser visto desde “dentro del sustrato”. Luego se vertió la mezcla de resina epoxy en el recipiente de papel de aluminio con su endurecedor, hasta un nivel tal que aseguró la entrada a las perforaciones más profundas de la muestra, pero dejando al descubierto la parte superior de la misma. Se dejaron secar los vaciados por más de 24 horas para asegurar un fraguado total de la resina. Después de desmoldar los vaciados ya fraguados, se los invirtió, y colocó en un vaso de Bohemia con la parte descubierta de la muestra hacia abajo, hecho esto, se vertió ácido clorhídrico diluido al 10% para evitar que el burbujeo estropee las partes más delicadas del molde de resina. El hecho de ubicar la muestra invertida impidió que los detritos de conchilla producto de la acción del ácido, cayeran sobre el molde. Al cabo de dos o tres días, y luego de sucesivos

recambios del ácido, el sustrato carbonático se disolvió y se obtuvieron moldes de las perforaciones, observables desde el interior del sustrato.

La ventaja de esta técnica es que la resina epoxy es un material muy resistente y penetra en cavidades microscópicas, incluso sin aplicar vacío; sus desventajas, que la resina utilizada demora al menos 24 horas para su fraguado, tiene un tiempo de manejo de sólo 30 minutos, y su costo es varias veces mayor al de la parafina.

Observación y registro de datos

La observación de los materiales se realizó a ojo desnudo para ejemplares macroscópicos y bajo lupa binocular para los microscópicos. Para ello se utilizó una lupa binocular con cámara clara y cámara fotográfica, lo cual permitió realizar dibujos y tomar fotografías que complementan las descripciones del capítulo Icnología Sistemática. Para la obtención de imágenes de algunos ejemplares se utilizó la técnica del scanner (BROMLEY & RICHTER, 1999). Esta técnica consiste en escanear directamente el ejemplar. Para su realización se requiere un scanner, el utilizado fue uno marca Genius (Color Page Vivid III) con una resolución de 600 x 1200 dpi, el software empleado fue Adobe Photo Deluxe 2.0. Se necesita un computador con software para el procesamiento de imágenes. A estos efectos se usó Adobe Photoshop 5.0 y Corel Photo-Paint 8.0. La resolución de escaneado fue de 300 dpi, lo cual asegura una buena calidad de imagen e impresión, y evita crear archivos demasiado pesados. Para la impresión de estas imágenes se recomienda el uso de papel fotográfico, con lo cual se obtienen copias de calidad similar a las realizadas en papel fotográfico corriente.

Ventajas de esta técnica: si la imagen no es satisfactoria la técnica puede repetirse rápidamente y sus resultados se ven al cabo de unos minutos. También es de destacar el ahorro de tiempo y dinero en materiales y revelado fotográfico; además se pueden editar fácilmente las imágenes para resaltar algún atributo o tonalidades de color y se puede trabajar indistintamente en blanco y negro o color con un mismo archivo. Sus desventajas; sólo es aplicable en laboratorio, se requiere de una inversión inicial en hardware y software.

Análisis numéricos

Además del tratamiento sistemático e icnotaxonómico individual, se estudiaron los icnofósiles desde el punto de vista de las asociaciones. Para ello se realizaron análisis de agrupamiento de las diferentes localidades estudiadas (OTUs) con la ayuda del

programa NTSYSpc 2.10q, con el objetivo de establecer el grado de similitud relativa entre ellas, basándose en su composición icnotaxonómica a nivel icnogénico. También se realizaron análisis de agrupamiento de icnotaxa de fondos blandos para contrastar sus resultados con las asociaciones icnológicas propuestas empíricamente; y análisis de agrupamiento de litologías, para comparar con la distribución de los icnotaxa (y sus asociaciones) según el tipo de roca observado en el campo. La base de datos utilizada es original y consiste en una tabla que en forma binaria representa la presencia o ausencia de los icnogéneros en los afloramientos conocidos de la Formación Camacho (Apéndices 1 y 2). Para este análisis de agrupamiento se eligió el índice de similitud de DICE (1945), ya que no toma en cuenta las ausencias compartidas, sino que considera solamente las presencias compartidas o presencias parciales, es decir en una de las OTUs a comparar.

$$\text{Índice de similitud de Dice: } \frac{2a}{2a + b + c} \quad \begin{array}{l} 1 = \text{máxima similitud} \\ 0 = \text{mínima similitud} \end{array}$$

a= ocurrencia compartida por las dos localidades comparadas.

b= ocurrencia en una sola de las localidades comparadas.

c= ocurrencia en la otra localidad del par comparado.

La elección de este índice tuvo la finalidad de hacer pesar las ocurrencias compartidas (ALROY, 1992); otros índices funcionan de manera similar a estos efectos, tales como el de Jaccard u Ochiai. Cada uno de ellos distorsiona la información de algún modo y no existe la posibilidad de chequear sus resultados, dado que no brindan límites de confianza (HAY & SOUTHAM, 1978; RAUP & CRICK, 1979). El modo de ligamiento utilizado fue el de ligamiento promedio que utiliza la media aritmética no ponderada (UPGMA). Dado que la construcción de un fenograma adolece de ciertos defectos tales como la distorsión de la representación de la matriz de similitud original al ser representada en forma bidimensional (CRISCI & LÓPEZ ARMENGOL, 1983), se realizó en este estudio el cálculo del coeficiente de correlación cofenética (c.c.c.) de SOKAL & ROHLF (1962). Este índice varía entre cero y uno, siendo el cero el valor que se obtiene cuando la distorsión es total, y uno cuando ésta es nula.

GEOLOGÍA DEL ÁREA DE TRABAJO

Quien hace referencia por primera vez a la unidad conocida hoy como Formación Camacho es DARWIN (1839); quien visitó el Río de la Plata en el famoso viaje del H.M.S. Beagle. En esa oportunidad, además de realizar sus ya conocidas observaciones sobre fauna y flora, se ocupó de la geología de varias regiones del planeta, entre ellas Uruguay. La Formación Camacho fue estudiada por numerosos autores si se tienen en cuenta todos los trabajos publicados, la mayoría concernientes a paleontología, aunque existen trabajos paleontológicos de índole más global que abarcan aspectos geológicos (TEISSEIRE, 1928; ROSELLI, 1939; SPRECHMANN, 1978; MARTÍNEZ, 1994a; DEL RÍO & MARTÍNEZ, 1998 a y b; MARTÍNEZ *et al.*, 1998. MARTÍNEZ (1994a) realizó una detallada compilación de la historia acerca del conocimiento de esta unidad. CAORSI & GOÑI (1958) dieron a estos depósitos el nombre informal de “areniscas de Camacho”, luego FRANCIS & MONES (1965) llamaron Formación Kiyú a una parte de la Formación Camacho aflorante en el Departamento de San José, aclarando que no la correlacionaban con los depósitos del Departamento de Colonia, lo cual era incorrecto. El rango de Formación, tal cual se conoce hoy en día fue dado por GOSO & BOSSI (1966), y el nombre de Formación Camacho se ha impuesto con el uso, sobre el propuesto por Francis & Mones (1965). Esta unidad corresponde a una parte del registro de una importante transgresión que afectó a Uruguay, parte de Argentina y sur de Brasil (SPRECHMANN, 1978; MARTÍNEZ, 1994a).

Las litologías principales de esta unidad fueron estudiadas por SERRA (1943), quien reconoció dos grupos principales, a) bancos conchíferos y arenas finas blancas y b) depósitos areno-arcillosos gris-verdosos. MARTÍNEZ (1994a) también reconoce la existencia de estos dos grandes grupos de litologías en la unidad, proponiendo informalmente los Miembros “Cerro Bautista” para las primeras, y “San Pedro” para las segundas. A pesar de la informalidad de la propuesta (dado que no fue publicada), ella es operativa en la práctica y por ende útil.

Acerca de la edad de la Formación Camacho ha habido controversia, fluctuando las asignaciones más recientes entre el Mioceno Medio y Superior. SPRECHMANN (1978)

determinó una Edad Miocena, basándose en el estudio de microfósiles y datos paleoclimatológicos. MARTÍNEZ (1994a) le asignó una Edad Mioceno Medio-Tardío, basándose en las asociaciones de invertebrados fósiles presentes, que corresponden a este rango de tiempo, y en los mamíferos fósiles de la parte superior de la unidad, que corresponden al Mioceno Tardío (PEREA *et al.* 1994, 1996; VERDE & PEREA 1992). Actualmente, teniendo en cuenta la biocorrelación de la Formación Camacho con la Formación Puerto Madryn y las dataciones absolutas sobre esta última, que indican Mioceno Tardío (SCASSO *et al.*, 1999; SCASSO *et al.*, 2001), parece factible asignarle esa edad a su correlato en Uruguay.

Los paleoambientes en los que se depositaron los sedimentos correspondientes a la Formación Camacho corresponden a un mar somero, más cálido que el actual para la misma latitud (SPRECHMANN, 1978; MARTÍNEZ, 1994a, DEL RÍO & MARTÍNEZ, 1998a), lo cual está evidenciado por un gran porcentaje de malacofauna originaria del Caribe. La salinidad puede situarse entre la normal marina y la fluvia marina dependiendo de la localidad en cuestión (SPRECHMANN, 1978; MARTÍNEZ, 1994a). Acerca de la paleobatimetría, este último autor apunta además que es posible notar una leve profundización de la cuenca hacia el sur y este.

El presente trabajo se circunscribe al estudio de los icnofósiles hallados en afloramientos de la Formación Camacho, que se encuentran en las costas de los Departamentos de Colonia y San José (figura 1).

Este capítulo no pretende ser una descripción exhaustiva de la geología de la Formación Camacho, dado que existen descripciones detalladas de la mayoría de los perfiles aquí analizados en SERRA (1943) y especialmente en el trabajo de MARTÍNEZ (1994a), que consiste en la descripción disponible más reciente y detallada que trata con mayor profundidad la naturaleza de las litologías de esta unidad y su variación en numerosas localidades. A continuación se brinda la descripción de los afloramientos que resultaron fértiles. No se describen los perfiles para las localidades estériles. Se incluyen las columnas estratigráficas de cinco localidades que muestran la variabilidad icnológica dentro de la Formación Camacho (figuras 2 a 4).

Localidades relevadas

Como se verá a continuación, la mayoría de las localidades estudiadas corresponden al Departamento de Colonia, excepto tres, que se ubican en el

Departamento de San José. Todas las localidades fueron visitadas, salvo “Cercanías de San Pedro”, de la que sólo se disponía de muestras sin más datos. Junto a los nombres de las localidades aparece un número que corresponde a su ubicación en el mapa de la figura 1, y entre paréntesis figuran las coordenadas, que están dadas en el sistema U.T.M.

Departamento de Colonia

Nº1 BARRANCA DE LOS LOROS (X= 257,50; Y= 6247,00)

Esta localidad fue relevada y aunque hace muchos años atrás representaba una buena exposición, actualmente se encuentra cubierta casi por completo por vegetación, y parte de la sección es bastante inaccesible. A pesar de que se analizaron los niveles expuestos y los tests de los invertebrados presentes, no se hallaron icnofósiles aquí.

Nº2 PUNTA GORDA (X= 257,75; Y= 6245,25)

De esta localidad sólo se han rescatado unos pocos ejemplares de estructuras de bioerosión, *Gastrochaenolites* y *Oichnus* procedentes de los niveles medio y superior respectivamente, compuesto en alto porcentaje por tests de moluscos y arenisca. No se hallaron icnofósiles de sustrato blando ya que la sección de la columna expuesta aquí está compuesta casi por entero de conchillas muy fragmentadas o moldes; y la sección consistente en arcillas y limos está en la actualidad totalmente cubierta por una densa vegetación.

Nº3 CERRO BAUTISTA (X= 261,75; Y= 6241,80)

Este afloramiento resultó muy pobre en icnofósiles, habiéndose hallado solamente un ejemplar de *Thalassinoides* isp. en las areniscas consolidadas del tope y dos ejemplares de *Maeandropolydora* en moldes de bivalvos.

Nº4 CANTERA CAMACHO (X= 263,25; Y= 6243,00)

La Cantera Camacho, fue designada localidad tipo de la Formación Camacho por CAORSI & GOÑI (1958). MARTÍNEZ (1994a) señala lo inadecuado de esta elección, dado lo reducido de la exposición – sosteniendo la misma opinión que GOSO & BOSSI, (1966) y BOSSI & NAVARRO (1991) – y lo poco representativo de la variabilidad litológica de la unidad. En esta localidad no se hallaron icnofósiles.

Nº5 EL MANZANO (X= 277,25; Y= 6222,00)

Esta localidad, ubicada entre el Arroyo Santo Domingo y Punta Dorado, se presenta actualmente con una pobre exposición ya que está cubierta en la base por las arenas de la playa y en el tope por vegetación. En la parte visible más basal aflora una arcilla verde plástica que contiene moldes de bivalvos, los cuales portan moldes de *Maeandropolydora*. En la parte superior aflora una limolita arenosa de unos 3,5 m. de espesor con *Thalassinoides*, de los cuales sólo se observaron elementos verticales. Se registró *Conchotrema* y *Gastrochaenolites* en ejemplares de *Ostrea* rodados.

Nº6 ARROYO TIGRE GRANDE (X= 285,00; Y= 6219,30)

Es una localidad de exposición pobre, donde aflora una fangolita verde de espesor observable escaso, bioturbada casi en un 100%, donde no fue posible determinar icnotaxón alguno.

Nº7 ARROYO LIMETAS (X= 288,00; Y= 6218, 70)

Exposición pobre, donde aflora una fangolita verde bioturbada casi en un 100%, donde no fue posible determinar ningún icnotaxa de sustrato blando. Se hallaron ejemplares de *Ostrea* rodados con algunas estructuras de bioerosión: *Dendrina*, *Gastrochaenolites* y *Talpina*?

Nº8 SAN JUAN (X= 299,50; Y= 6204,75)

Esta localidad, situada en la Estancia Presidencial Parque Anchorena, posee una muy buena exposición tanto en la vertical como en la horizontal. Aquí la sección comienza con una alternancia de limolitas con areniscas ricas en moluscos, con un espesor aproximado de unos 80 cm. las primeras y de 15 cm. las segundas, ocupando en total unos 2,5 m. del perfil. Aparecen niveles esporádicos de arcillas. Por encima de bs 2,5 m. la litología pasa a ser francamente más arenosa, hasta el contacto con la unidad suprayacente. Los icnofósiles hallados (*Arachnostega* - en moldes de bivalvos - *Chondrites*, *Maiakarichnus*, *Ophiomorpha* y *Thalassinoides*) se hallan en mayor abundancia en los niveles limosos de la base, no obstante, se les puede observar – aunque son menos abundantes - en los niveles arenosos que se intercalan con las capas limolíticas, y también en las areniscas del tope, donde sólo ocurre *Maiakarichnus*.

Nº9 LA NEGRA 1 (X= 301,30; Y= 6203,00) (Figura 2)

La sección en esta localidad se compone de una alternancia de capas limolíticas de 15 a 60 cm. de espesor, con otras de arenisca que van de 15 a 30 cm. de espesor. Ocurren algunos niveles arcillosos de escasa potencia, 5 a 10 cm. La presencia de icnofósiles de sustrato blando es más evidente en las capas limolíticas, donde aparecen: *Arachnostega*, *Maiakarichnus*, *Ophiomorpha*, *Skolithos*, *Teichichnus* y *Thalassinoides*. *Chondrites* se presenta en forma más abundante en los niveles arcillosos.

En el nivel limolítico del tope de la unidad, se encontraron abundantes *Gastrochaenolites* ispp., los cuales indican un sustrato firme (*firmground*). Se halló un fragmento de madera *in situ* en la limolita verde basal, y otro rodado conteniendo abundantes *Teredolites*.

Nº10 LA NEGRA 2 (X= 301,75; Y= 6202,75)

Aquí la columna se presenta nuevamente como una alternancia de limolitas con areniscas, al igual que en las localidades precedentes. En esta localidad los icnofósiles son más frecuentes en los niveles limolíticos. Los icnotaxa hallados son: *Arachnostega*, *Chondrites*, *Maiakarichnus*, *Ophiomorpha*, *Skolithos* y *Thalassinoides*.

Nº11 SAN PEDRO (X= 305,50; Y= 6197, 25) (Figura 3 A)

La sección de San Pedro, propuesta por MARTÍNEZ (1994a) como hipoestratotipo de la Formación Camacho y como tipo del Miembro homónimo, consiste también en una intercalación de capas limolíticas y areniscosas, de unos 4 m. de potencia en total, siendo escasos los niveles arcillosos. Esta localidad es una de las más conocidas probablemente por presentar una muy buena exposición tanto en la horizontal como en la vertical (figura 5 A), y también por su extraordinaria riqueza fosilífera. Dominan la asociación de icnofósiles en las limolitas *Ophiomorpha* y *Thalassinoides* con abundantes *Maiakarichnus* y en uno de esos niveles ocurre también *Chondrites*, ocupando un porcentaje importante de la icnofábrica. *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* y *Maiakarichnus* predominan en las capas limolíticas, aunque puede hallárseles también en menor cantidad en los niveles areniscosos con moluscos. Aproximadamente a 1 m de la base se presenta un nivel arcilloso de unos 80 cm de potencia que contiene *Chondrites*, *Helicodromites* y *Teichichnus*. Son frecuentes algunos pequeños niveles

compuestos casi por entero de pellets, *Tibikoia*, y trazas rellenas con pellets, *Tomaculum*. *Skolithos* ocurre esporádicamente en las capas limolíticas.

Hacia el tope, en niveles limolíticos, aparecen algunos restos muy mal preservados de *Gastrochaenolites*. Sobre *Ostrea* en general rodadas, se registraron *Entobia*, *Gastrochaenolites* y *Maeandropolydora*; se hallaron además algunos ejemplares de este último icnogénero, sobre moldes de bivalvos, preservados también como moldes, en estratos de arenisca.

“CERCANÍAS DE SAN PEDRO” (Sin N° en el mapa)

El material estudiado de esta localidad consiste en varios ejemplares de *Ostrea* procedentes de un pozo, las cuales fueron colectadas por Alfredo Figueiras. La ubicación de la localidad es poco exacta, y no se conoce el perfil del pozo, pero los materiales observados en estos tests ameritaban su inclusión en este trabajo, dado que presentan una muy buena preservación. Los icnofósiles hallados corresponden a estructuras de bioerosión sobre *Ostrea*, identificadas como: *Conchotrema*, *Dendrina*, *Entobia*, *Gastrochaenolites*, *Maeandropolydora*, *Pennatichnus*, *Talpina*? y *Vermiforichnus*? La buena preservación de los materiales más delicados como *Dendrina*, sugiere que no sufrieron un transporte considerable.

N°12 CHILENO 1 (X= 306,10; Y= 6196,50) (Figura 3 B)

El perfil de esta localidad comienza con un depósito de limolitas de escasa potencia con una acumulación de *Ostrea* parautóctona, dada sus características tafonómicas. Sobre estos moluscos fue posible reconocer: *Entobia*, *Gastrochaenolites*, y *Maeandropolydora*.

Por sobre el nivel de limolitas con *Ostrea* aparece un nivel arcilloso que contiene: *Chondrites*, *Rhizocoralium* y *Teichichnus*. En los niveles limolíticos intermedios y hacia el tope ocurre *Thalassinoides*.

N°13 CHILENO 2 (X= 306,50; Y= 6195,75)

El perfil es similar al de la localidad anterior, pero la icnodiversidad es notoriamente más baja, dominando *Thalassinoides* en los estratos limolíticos.

Nº14 NORTE DEL ARROYO EL CAÑO (X= 307,00; Y= 6194,50)

La sección aquí se presenta muy cubierta en la base por las arenas de la playa, no obstante se registró en la parte más basal visible, una limolita muy bioturbada con 1,5 m. de potencia, donde solamente fue posible identificar *Thalassinoides*. El perfil continúa cubierto por un par de metros, y luego aparece un nivel limo-arcilloso que apenas es visible por unos 80 cm antes del contacto con una arenisca gruesa. En este nivel limolítico se hallaron numerosos ejemplares de *Gastrochaenolites*, los cuales indican un fondo duro (“*hardground*”). Se plantea aquí la correlación de este nivel con los de La Negra 1 y San Pedro, que también contienen estos icnofósiles originados por bivalvos perforadores.

Nº15 ARROYO EL CAÑO (X= 307,50; Y= 6192,75)

La mejor exposición en esta localidad no está en la costa del Río de la Plata como en la mayoría de los demás afloramientos, sino unos cientos de metros aguas arriba de la desembocadura del Arroyo El Caño, donde hay un salto de agua. En ese lugar se observa una limolita de casi dos metros de potencia que contiene *Ophiomorpha*, *Teichichnus* y *Thalassinoides*.

Nº16 BAHIA DE COLONIA (X= 311,00; Y= 6187,00)

El afloramiento de la Bahía de Colonia se ubica entre El Balneario Municipal y la Playa Oreja de Negro, sobre la rambla de la Ciudad de Colonia. La exposición es de reducida extensión y principalmente en planta sobre la plataforma de abrasión donde se observan arcillas plásticas. No obstante, una perforación realizada por el autor y otros colegas permitió saber que la sección posee al menos 3,5 m de arcilla por debajo del nivel de la playa. Por encima se registró un estrato de arenisca gruesa de unos 50 cm de espesor. A pesar de la escasa exposición se han registrado en las arcillas de la plataforma de abrasión ejemplares de *Thalassinoides* rellenos de conchillas de bivalvos (preservados como moldes) y también niveles compuestos casi enteramente por pellets, *Tibikoia*.

Nº17 CANTERA FERRANDO (X= 313,75; Y= 6184,25)

La localidad de Cantera Ferrando, ubicada muy cerca de la planta urbana de la Ciudad de Colonia no está actualmente expuesta, ya que la cantera se encuentra inundada hace varios años, no disponiéndose un perfil de la misma. Los materiales estudiados consisten en estructuras de bioerosión sobre varios ejemplares de *Ostrea* colectados

hace muchos años atrás por Alfredo Figueiras, los cuales poseen un excelente estado de preservación, lo que ameritaba su inclusión en este trabajo. No se logró ver exposición alguna, pero sí restos muy abradidos de *Ostrea* diseminados desde la cantera hacia la costa del Río de la Plata. Los materiales hallados aquí son: *Conchotrema*, *Dendrina*, *Gastrochaenolites*, *Maeandropolydora*, *Pennatichnus* y *Ostreoblabe*.

Nº18 CANTERA GEYMONAT (X= 315,75; Y= 6190,75) (Figura 4 A)

Los fósiles de esta localidad fueron descritos originalmente por TEISSEIRE en su trabajo de 1928, no encontrándose citas posteriores de este afloramiento en la literatura, salvo SERRA (1943) quien menciona una cantera en la misma área, la cual por sus características podría ser la misma. El redescubrimiento de esta localidad ha resultado interesante, ya que se hallaron numerosos fósiles de cuerpo e icnofósiles de sustrato duro, que Teisseire no mencionó en su trabajo. Este autor describió una calera que contenía abundantes ejemplares de *Ostrea*, de los cuales provenía la cal. La calera original está hoy rellena, pero a escasos 150 metros de ésta se ha abierto una nueva con similares características litológicas y fosilíferas. La exposición areal de este afloramiento no es muy extensa pero su riqueza fosilífera es elevada. La sección visible comienza con aproximadamente dos metros de gneiss, sobre el cual se apoya un conglomerado con bloques de hasta 60 cm de diámetro que poseen restos de organismos cementantes. Por encima de éste, aparece una ¿ceniza? que pasa gradualmente a una acumulación de *Ostrea* de unos 80 cm. de espesor en una matriz de arena fina y limo friable. Por su gran abundancia, los ejemplares de *Ostrea* dominan la asociación, pero se encuentran además dos formas de braquiópodos nuevas para esta unidad, pectínidos, *Pododesmus*, gasterópodos carnívoros del género *Trophon* y balánidos indeterminados. La fauna fósil indica una asociación de fondos duros, probablemente una costa rocosa antigua o paleorupicosta (JOHNSON, 1988), ya que las especies halladas corresponden a aguas muy someras. Esta inferencia cobra más fuerza al haberse registrado algunos restos esqueléticos indeterminados de bivalvos, y otros probablemente pertenecientes a balanos, cementados directamente sobre los bloques del conglomerado. La asociación de icnofósiles también es en su totalidad de fondos duros, y consiste en *Entobia*, *Gastrochaenolites*, *Leptichnus*, *Maeandropolydora*, *Oichnus* y *Pennatichnus*. Los ejemplares que la componen son muy abundantes encontrándose principalmente sobre *Ostrea*, y en menor cantidad sobre *Pododesmus*, los braquiópodos y balanos.

Nº19 BALNEARIO ARTILLEROS (sin coordenadas exactas)

No se dispone de un perfil para esta localidad, dado que los fósiles colectados (por Alfredo Figueiras) en este lugar son todos rodados y probablemente provengan de un afloramiento ubicado bajo las aguas del Río de la Plata. La localidad fue visitada recientemente, no hallándose afloramiento alguno. No obstante, estos fósiles que consisten en moldes internos de moluscos (principalmente bivalvos) o en concreciones que albergan moldes de estos organismos, contienen en muchos casos icnofósiles de sustrato blando (“*nucleocavia*”).

Departamento de San José

Nº20 ARAZATI 1 (X= 388,75; Y= 6176,25)

Localidad situada sobre ambos márgenes de la desembocadura del Arroyo Sauce. Aquí aparecen acumulaciones de *Ostrea* en los niveles limolíticos, que contienen: *Conchotrema*, *Dendrina*, *Entobia*, *Gastrochaenolites* y *Maeandropolydora*.

Nº21 ARAZATI 2 (X= 391,00; Y= 6175,00) (Figura 4 B)

Esta localidad se sitúa al este del Arroyo Sauce y la exposición allí es relativamente buena. La sección visible comienza con una limolita verde en donde se registraron, *Maiakarichnus*, *Ophiomorpha*, *Rosselia*, *Thalassinoides* y niveles de pellets asignables a *Tibikoia*. Por encima de esta limolita basal se halla un banco de *Ostrea* de escaso espesor, pero que contiene numerosos ejemplares con valvas conjugadas y en posición de vida, lo cual indica que es una bioacumulación y que las conchillas no han sido removilizadas (figura 5 B). En estas ostras se halló *Maeandropolydora*. Por encima aparece una capa de limolita que contiene numerosos ejemplares de *Psilonichnus*, éstos pueden ser trazados en la horizontal por cientos de metros hacia el este hasta la localidad de Rancho Quemado. La asociación de *Psilonichnus* indica la presencia del *backshore*.

Nº22 RANCHO QUEMADO (X= 394,00; Y= 6172,00)

Corresponde a la continuación de los afloramientos de Arazatí hacia el este, donde la exposición se reduce. Aparecen aquí, aunque menos visibles, restos de *Psilonichnus* observables en corte transversal, es decir en planta en niveles limolíticos.

SISTEMÁTICA

Uno de los objetivos principales de este trabajo es poner a punto la sistemática icnológica de la Formación Camacho. Este capítulo sintetiza el estado actual del conocimiento acerca de la clasificación y nomenclatura de los icnofósiles pertenecientes a esta unidad.

Dado que en la mayoría de los casos no existen antecedentes con descripciones ni ilustraciones de los materiales, la sinonimia que se brinda no es estricta, sino que se menciona la fuente donde los icnotaxa fueron listados. En el caso de nuevos icnotaxa se brinda una sinonimia estricta si existieren antecedentes. A modo de resumen de este capítulo se incluyen los apéndices 1 y 2 que consisten en tablas de presencia/ausencia de los icnogéneros de sustrato blando y duro respectivamente, hallados en las localidades estudiadas. Dichas tablas contienen además algunos datos paleoecológicos.

Los materiales estudiados han sido agrupados supraicnogenéricamente en:

- Icnofósiles de sustrato blando
- Icnofósiles de sustrato duro de naturaleza lítica, inorgánica u orgánica
- Icnofósiles de sustrato leñoso (xylico)

El repositorio principal de los materiales descritos aquí es la Colección del Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, cuya sigla es: FCDP. Otros materiales pertenecen a la colección del Museo del Parque Presidencial Anchorena del Departamento de Colonia, cuya sigla es MPA.

Otras siglas utilizadas:

(M): designación por monotipia.

(DO): designación original.

(DS): designación subsecuente.

igen.: icnogénero.

isp.: icnoespecie.

sp.: especie.

nov.: nuevo/a.

Icnología sistemática

Icnofósiles de sustrato blando

Arachnostega BERTLING, 1992.

ICNOESPECIE TIPO: *Arachnostega gastrochaenae* BERTLING, 1992 (DO).

Diagnosis: Excavaciones elongadas, irregulares en forma de red en el sedimento de moldes internos de conchillas de invertebrados, visibles sólo en su superficie. El tamaño de la “malla” puede variar desde micras a centímetros dependiendo de la conchilla del hospedero y el comportamiento de la fauna cavadora involucrada.

Arachnostega gastrochaenae BERTLING, 1992.

Lámina I, figura A.

Descripción: Excavaciones visibles en la superficie de moldes internos de bivalvos, las cuales se ramifican, formando así una red irregular. Diámetro de las excavaciones < 1 mm.

Comentarios: En 1930, RICHTER & RICHTER introdujeron el término informal “*nucleocavia*” para galerías excavadas en el relleno sedimentario de conchillas. A pesar de que HÄNTZSCHEL (1962) consideró este nombre como “*doubtfully distinguished trace fossils*” en la primera edición del Treatise, luego en la segunda edición (1975) aceptó este término como un nombre no icnogénico general para excavaciones dentro de moldes internos de conchillas. ‘*Nucleocavia*’ es usado de esta forma en este trabajo, siguiendo a HÄNTZSCHEL (1975). Este tipo de icnofósiles no es muy bien conocido en el registro fósil, y la literatura específica sobre ellos es escasa.

Los organismos que se plantean como posibles responsables de este icnofósil son poliquetos (*Nereis* y *Heteromastus*) y probablemente algunos crustáceos (REINECK, 1980).

Ocurrencia: Cañada La Negra.

Material: FCDP N° 3431, 3433, 3434, 3436, 3437.

Chondrites VON STERNBERG, 1833.

Iconoespecie tipo: *Fucoides lycopodioides* BRÓNGNIART, 1828, (DS) ANDREWS, 1955.

Diagnosis: Sistema de galerías ramificadas de orientación mas o menos horizontal, que siguen un patrón de ramificación dendrítico dicotómico, el cual está comunicado a la interfase agua sedimento por una o a lo sumo unas pocas chimeneas. Los túneles individuales (al menos los de un mismo ejemplar) no se cortan unos a otros. La ramificación puede ser regular o irregular, y su ángulo varía entre 25° y 40° aproximadamente, pudiendo estar las ramas dispuestas en un arreglo pinnado o radial. Diámetro de los túneles: 0,5 a 5 mm. aproximadamente.

Chondrites isp. A.

Lámina I, figura B.

Descripción: *Chondrites* con patrón de ramificación pinnada (al menos en su porción visible), con un diámetro máximo de las ramas de 4 mm, siendo estas levemente onduladas, lo que le da a la estructura un aspecto de flamas.

Comentarios: Este icnogénero probablemente esté sobredimensionado en número de iconoespecies, ya que se han descrito más de 130 (CHAMBERLAIN, 1971), muchas de las cuales son extremadamente difíciles de distinguir, pudiendo ser incluso variantes ecológicas o etológicas. Por estos motivos se optó aquí por no realizar determinaciones a nivel iconoespecífico, aunque si es posible distinguir tres formas en base a sus caracteres bien marcados. *Chondrites* fue citado por MARTÍNEZ (1994a) y SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b; 1998), aunque esta forma es muy rara y probablemente estos autores se refieren a otra, véase más adelante.

Ocurrencia: La Negra 1.

Material: No colectado.

Chondrites isp. B.

Lámina I, figuras C y D.

Descripción: *Chondrites* con ramas muy finas (1 mm de diámetro) y rectas de patrón no distinguible claramente (Lám. I, fig. C), aunque algunos podrían ser de tipo radial

(Lám. I, fig. D), hallados sobre moldes de gasterópodos los primeros, y en arcilitas los segundos.

Comentarios: Los ejemplares hallados en moldes de moluscos corresponden a la actividad de la criptofauna depositívora que explotaba el relleno sedimentario blando de las conchillas. *Chondrites* fue citado por MARTÍNEZ (1994a) y SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b; 1998), y probablemente esta forma que es la más abundante, es a la que se refieren estos autores.

Ocurrencia: San Juan, La Negra 1 y San Pedro.

Material: MPA N° 24, sobre molde de gasterópodo, FCDP N° 3440 y 3441, en arcilita.

Chondrites isp. C.

Lámina I figura E.

Descripción: *Chondrites* con patrón de ramificación pinnado, con un diámetro máximo de las ramas de 4 mm, siendo estas levemente onduladas, y muy espaciadas entre sí.

Comentarios: Emplazados en arenisca. *Chondrites* fue citado por MARTÍNEZ (1994a) y SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b; 1998), no obstante, esta forma es poco común y por ende probablemente no sea a la que se refieren estos autores.

Ocurrencia: San Juan.

Material: FCDP N° 3409 al 3411.

Helicodromites BERGER, 1957.

Iconoespecie tipo: *Helicodromites mobilis* (M).

Diagnosis: Excavaciones de paredes lisas de sección cilíndrica, con estructura helicoidal, con su eje longitudinal de orientación predominantemente horizontal pudiendo ser muy inclinado, casi vertical en algunos casos. Diámetro de los túneles 0,5 cm, diámetro de la hélice 2 cm.

Se diferencia de *Helicolithus* en que éste posee su eje longitudinal dispuesto en forma de meandros. Se diferencia de *Helicorhaphe* en que éste posee vueltas muy apretadas y eje longitudinal casi recto.

Comentarios: Es la primera cita de este icnotaxa para la Formación Camacho. Muy probablemente el organismo causante sea un poliqueto de la Familia Capitellidae (POWELL, 1977).

Helicodromites isp.

Lámina I, figuras F y G .

Gyrolithes (*partim*): SPRECHMANN *et al.*, 1994 a y b.

Descripción: Galerías helicoidales regulares de paredes lisas, de sección transversal circular a sub-circular, orientadas principalmente de manera horizontal, aunque pueden llegar a estar inclinadas o casi en posición vertical. Diámetro de la galería entre 4 y 8 mm, diámetro de la hélice 2 a 3 cm. Se han observado ejemplares de hasta 60 cm. de longitud. Promedio de vueltas por decímetro: 5.

Comentarios: Asumiendo que se está en presencia de una “población” de trazas, y observando que la disposición predominante es la horizontal, se justifica la asignación de estos materiales a *Helicodromites* y no a *Gyrolithes*, en los casos subverticales. *Helicodromites* se atribuye aquí a la actividad de poliquetos de la familia Capitellidae por ejemplo *Notomastus* sp. los cuales habitan frecuentemente fondos anóxicos. Esta asignación se realiza en base a las descripciones de las galerías de capitélidos hecha por POWELL (1977), quien las comparó con *Gyrolithes*, aunque señala que pueden ser también horizontales.

Ocurrencia: Barrancas de San Pedro (Colonia).

Material: No colectable.

Maiakarichnus VERDE & MARTÍNEZ, en prensa igen. nov.

ICNOESPECIE TIPO: *Maiakarichnus currani* VERDE & MARTÍNEZ, en prensa.

Diagnosis: Excavaciones de forma esférica a subsférica, de paredes lisas, que en algunos casos posee un revestimiento arcilloso, presentando finos túneles que irradian hacia arriba y los costados de la cámara esférica, desde su parte superior y los lados.

Etimología: Del griego *maia*, buena madre, *karis*, crustáceo e *ichnos*, huella o rastro.

Maiakarichnus currani VERDE & MARTÍNEZ, en prensa isp. nov.

Lámina I, figuras H-L; Lámina II, figuras A-C.

“*brood structures*”: CURRAN, 1976, p. 250, fig.3, lám. 1, figs. 1-5, lám.2, figs. 1-3.

“*probable callianassid brood structures*”: CURRAN & FREY, 1977, p. 154, lám. 3, figs. d, f.

“Cámaras de incubación de *Ophiomorpha*”: MARTÍNEZ, 1994a.

“Cámaras de incubación de *Ophiomorpha*”: SPRECHMANN *et al.*, 1994 a, p. 70; b, p. 21; 1998, p. 208.

“*Crustacean trace fossil*”: VERDE & MARTÍNEZ, 2001.

Maiakarichnus currani: VERDE & MARTÍNEZ, en prensa.

Diagnosis: La misma que para el icnogénero.

Descripción: El holotipo FCDP N° 3638 (Lám. I, fig. H), es una cámara subsférica, expuesta en corte vertical, que posee una pared arcillosa, donde se observan 11 túneles finos que irradian hacia arriba desde su parte superior. Diámetro externo de la cámara: 45 mm. Largo máximo de los túneles: 23 mm. Diámetro de los túneles 1 mm. La tabla 1 muestra las dimensiones del holotipo y otros ejemplares colectados, y el número de túneles de cada uno. El análisis de otros ejemplares *in situ* permitió determinar que el rango del diámetro de la cámara varía al menos entre 16 y 59 mm. El número de túneles varía entre un mínimo de 6 (vistos en corte vertical) y un máximo de 68 (vistos en corte horizontal). El conteo óptimo es el realizado en corte horizontal, ya que la sección abarca a todos los túneles, mientras que el vertical sólo pasa por un plano de la nube de túneles, obteniéndose de esa forma un número mínimo.

Etimología: En honor al Dr. H. Allen Curran, quien describió por primera vez icnofósiles similares provenientes de la parte superior de la Unidad Morfoestratigráfica Pamlico (Pleistoceno) Texas Gulf Mine, North Carolina.

Comentarios: El único caso documentado de estas estructuras corresponde a ejemplares procedentes de depósitos de Edad Pleistocena (Unidad Morfoestratigráfica Pamlico) de Carolina del Norte (CURRAN, 1976). Este autor no dio nombre a las trazas, llamándolas simplemente estructuras de reproducción (“*brood structures*”). Una descripción detallada e interpretación de estos materiales se encuentra aún en prensa (VERDE & MARTÍNEZ), por lo cual se presenta aquí como nueva icnoespecie. Los materiales descritos por CURRAN (1976) invariablemente presentaban una pared revestida, lo cual

no ocurre con los materiales de Uruguay. A pesar de las diferencias mencionadas, los ejemplares estudiados por CURRAN (1976) deberían ser incluidos en *Maiakarichnus*. CURRAN (1976) interpretó estas cámaras como producidas por crustáceos thalassínidos adultos para alojar la puesta y juveniles. Este autor halló las trazas asociadas a *Ophiomorpha*, aunque destacó que nunca observó ejemplares unidos directamente. En el presente trabajo se reportan ejemplares de *M. currani* unidos a *Thalassinoides* (Lám. II, figs. A y B) y *Ophiomorpha* (Lám II, fig. C), lo cual fortalece la hipótesis de CURRAN (1976) acerca de la identidad del organismo productor.

Localidad típica y ocurrencia: La localidad típica es Barrancas de San Pedro, ocurriendo además en las siguientes localidades: San Juan, La Negra 1, La Negra 2, Arroyo el Caño y Arazatí 2.

Material: FCDP N° 3569 al 3576, y 3638 que es el holotipo.

Ejemplar FCDP N°	Diámetro de la Cámara	N° de túneles	Corte
3569	3,13	27	V
3570	4,26	43	H
3571	3,06	20	V
3572	2,10	17	V
3573	2,88	22	V
3574	-	6	V
3575	1,61	13	V
3576	-	23	V
3638 (H)	4,5	11	V

Tabla 1: Dimensiones de *Maiakarichnus currani* (en cm). V: vertical, H: horizontal, (H): holotipo.

***Ophiomorpha* LUNDGREN, 1891.**

Iconoespecie tipo: ***Ophiomorpha nodosa* LUNDGREN, 1891 (M).**

Diagnosis: Sistema de galerías ramificadas, de sección transversal sub-circular a oval, caracterizadas por una gruesa pared construida con pellets de sedimento, la cual es lisa por dentro y rugosa por fuera. Los pellets, que dan el aspecto rugoso en el exterior, pueden ser discoidales, ovoides, mameliformes, bilobados o irregulares. Las ramificaciones pueden ser en forma de “T” o en forma de “Y”, aunque según EKDALE (1992) las bifurcaciones en forma de “T” son más frecuentes. Pueden existir ensanchamientos en las zonas de ramificación o entre éstas. El sistema de galerías se integra por túneles horizontales y “chimeneas”. Dichas estructuras pueden tener límites mas o menos finitos o extenderse de forma continua en un estrato por decenas o centenas de metros en la horizontal. El relleno es masivo la mayoría de las veces, aunque puede ser meniscado, e inclusive tener pellets fecales y detritos varios (FREY *et al.*, 1978). Se diferencia de *Thalassinoides* en que este último carece de pellets en la pared.

***Ophiomorpha nodosa* LUNDGREN, 1891.**

Lámina II, figuras C-H.

***Ophiomorpha nodosa*: MARTÍNEZ, 1994a.**

***Ophiomorpha nodosa*: SPRECHMANN *et al.*, 1994 a y b; 1998.**

Descripción: Sistema de galerías horizontales, con elementos verticales que conectan con la superficie. Los elementos horizontales se ramifican frecuentemente en forma de “T”. Las paredes de las galerías están revestidas de pellets que dan un aspecto rugoso al exterior de los túneles. Diámetro interno: 8 a 50 mm. Tamaño de los pellets: entre 3 y 15 mm.

Comentarios: El organismo responsable de estructuras similares en la actualidad es un crustáceo thalassínido, *Callianassa major* (FREY *et al.*, 1978).

Ocurrencia: San Juan, La Negra 1, La negra 2, Barrancas de San Pedro, El Caño, y Arazatí 2.

Material: FCDP N° 3577, en su mayoría no colectable por el gran tamaño.

***Psilonichnus* FÜRSICH, 1981.**

Iconoespecie tipo: ***Psilonichnus tubiformis*** FÜRSICH, 1981 (M).

Diagnosis: Excavaciones predominantemente verticales, sin pared distinguible, de sección transversal mas o menos circular, que pueden presentarse como chimeneas irregulares o en forma de “J”, en forma de “Y” o en forma de “U”. Las ramificaciones laterales, si existen, no necesariamente tienen el mismo diámetro que el tronco principal y tienden a formar *culs-de-sac*.

***Psilonichnus upsilon* FREY ET AL., 1984.**

Lámina III, figuras A-C.

***Psilonichnus*: SPRECHMANN et al., 1998.**

Descripción: Excavaciones en forma de “Y” de gran tamaño, alcanzando unos 2 m. de alto y 15 cm. de diámetro (Lám III, fig. A). Frecuentemente se observaron costras en los límites de las excavaciones (Lám III, fig. B)

Comentarios: En algunos casos se observó la estructura completa en corte vertical, pero es más frecuente reconocerla en planta, sobre todo cuando se dispone de un corte a nivel de la bifurcación que presenta una figura en forma de “8” (Lám III, fig. B). En la literatura icnológica se identifica a los organismos responsables de este tipo de trazas como *Ocypode quadrata*, *O. cordimanus*, *O. ceratophthalma* (CURRAN, 1994), a pesar de ello, dado el gran tamaño de las estructuras aquí estudiadas, parece plausible que el organismo arquitecto sea una especie desconocida de cangrejo de mayores dimensiones.

Ocurrencia: Arazatí 2 (San José).

Material: No colectable por su tamaño.

***Rhizocorallium* ZENKER, 1836.**

Iconoespecie tipo: ***Rhizocorallium jenense*** (GEINITZ, 1846) (M).

Diagnosis: Excavaciones de sección circular en forma de “U” con “*spreite*” protrusiva en medio de las ramas de la U.

***Rhizocorallium* isp.**

Lámina III, figura D.

***Rhizocorallium*:** SPRECHMANN *et al.*, 1994 a y b.

Descripción: Excavación de sección circular, de unos 8 mm de diámetro que posee una “*spreite*” vertical del tipo protrusivo de unos 10 mm. de ancho, con un recorrido aproximado de unos 10 cm.

Comentarios: Sólo se observan cortes verticales con una “*spreite*” protrusiva, lo cual permite descartar a *Teichichnus*, que posee una del tipo retrusivo.

Ocurrencia: Capa de arcilla basal en la localidad de Chileno 1.

Material: No colectable por la consistencia del sustrato.

***Rosselia* DAHMER, 1937.**

Iconoespecie tipo: ***Rosselia socialis***, DAHMER, 1937 (M).

Diagnosis: Excavación vertical de sección cilíndrica con paredes multilaminadas muy gruesas que en su parte superior puede ensancharse en forma de bulbo, afinándose hacia su parte inferior.

***Rosselia martinezi* isp. nov.**

Lámina III, figuras E, F y H; Lámina IV, figura A-A’.

Diagnosis: Excavación vertical de sección invariablemente oval en forma de almendra, con paredes multilaminadas muy gruesas, la cuales se afinan hacia abajo. La sección transversal de la excavación en forma de almendra con un único plano de simetría

permite diferenciar a *R. martinezi* isp. nov. de *Lingulichnus* HAKES, 1976 (Lám III, fig. G), que posee una estructura similar de pared multilaminada, con una sección de la excavación biconvexa con dos planos de simetría.

Descripción: El holotipo FCDP N° 3603 (Lám. IV, fig. A), es una excavación vertical de sección suboval, en forma de almendra, es decir con un solo plano de simetría. La misma posee paredes multilaminadas muy gruesas que mantiene el contorno suboval. La sección de la excavación posee las siguientes dimensiones: eje mayor 3,16 cm, eje menor 1,80. Las dimensiones externas (incluyendo la pared multilaminada) son: eje mayor: 5,20 cm, eje menor 4,68 cm. Altura máxima observada 7,81 cm, el ejemplar está incompleto en su parte basal. La tabla 2 muestra las dimensiones del holotipo y otros ejemplares colectados.

Etimología: Dedicada al Dr. Sergio Martínez, paleontólogo abocado al estudio de los invertebrados de la Formación Camacho desde hace más de 15 años.

Comentarios: Los ejemplares observados y colectados en Puerto Arazatí presentan una morfología de tipo embudo (“*funnel-type*”). Según NARA (1995) estas formas corresponderían a ejemplares con morfología original de tipo ahusado (“*spindle-type*”) que sufrieron truncamiento de su parte superior redondeada por procesos erosivos. De hecho se han observado en Puerto Arazatí ejemplares truncados en su parte superior (Lám III, fig. H). NARA (1995) atribuyó este icnotaxa a la actividad depositívora de poliquetos terebélidos. Es la primera mención de este icnogénero para el país.

Localidad típica y ocurrencia: Arazatí 2 (San José).

Material: Holotipo: FCDP N° 3603; otros ejemplares FCDP N° 3600 al 3602 y 3604.

Ejemplar FCDP N°	DIMENSIONES				
	A	B	C	D	E
3600	3,10	3,26	2,29	1,47	5,39*
3601	4,06	3,93	1,94*	1,29	6,38*
3602	5,96	7,10	2,87	1,62	10,45*
3603 (H)	5,20*	4,68	3,16	1,80	7,81*
3604	5,83	5,99	2,03	1,24	6,93*

Tabla 2. Dimensiones (en cm) de *Rosselia martinezi* isp. nov. A: Eje mayor externo, B: eje menor externo, C: eje mayor interno, D: eje menor interno, E: altura. (*): medidas tomadas sobre partes incompletas; (H): holotipo.

Skolithos HALDEMAN, 1840.

Iconoespecie tipo: *Fucoides? linearis*, HALDEMAN, 1840 (M).

Diagnosis: Excavaciones verticales simples, rectilíneas a ligeramente curvadas, con o sin revestimiento.

Skolithos linearis

Lámina IV, figuras B y C.

Skolithos MARTÍNEZ, 1994a.

Skolithos SPRECHMANN *et al.*, 1994 a y b.

Descripción: Excavaciones verticales cilíndricas, de 3 mm. de diámetro y hasta 20 cm. de largo, sin revestimiento, emplazados principalmente en limolitas.

Comentarios: La traza en cuestión es una estructura muy simple, representando un comportamiento básico, y por ende generalizada en ambientes muy dispares, desde el normal marino al terrestre, pasando por el fluvial y otros. Los organismos causantes de este icnotaxón son también variados, aunque en el ambiente marino generalmente se le

atribuye a la actividad de poliquetos y pequeños crustáceos anfípodos. En este ambiente, es indicativa de energía relativamente elevada y sustratos móviles.

Ocurrencia: San Juan, La Negra1, La Negra 2, San Pedro.

Material: No colectable, dado lo friable de la roca en que se hallaron.

Teichichnus SEILACHER, 1955.

Iconoespecie tipo: *Teichichnus rectus* SEILACHER, 1955 (M).

Diagnosis: Galerías subhorizontales de sección subcircular que poseen “*spreite*” retrusiva de recorrido rectilíneo o sinuoso.

Teichichnus rectus SEILACHER, 1955.

Lámina IV, figura D.

Teichichnus: MARTÍNEZ, 1994a.

Teichichnus: SPRECHMANN *et al.*, 1994 a y b.

Descripción: Excavación subhorizontal de sección circular, de unos 8 mm de diámetro, que posee una “*spreite*” retrusiva, con un recorrido de 3 a 5 cm. No se registraron los largos máximos de la excavación, ya que siempre se le observó en cortes verticales.

Comentarios: Corresponde a la actividad de un depositívoro.

Ocurrencia: La Negra 1, San Pedro, El Caño.

Material: No colectable.

Thalassinoides EHRENBERG, 1944.

Iconoespecie tipo: *Thalassinoides callianassae* EHRENBERG, 1944 (DO).

Diagnosis: Sistema de galerías de sección transversal sub-circular a oval, de paredes lisas, que integran estructuras tridimensionales ramificadas en forma de “T” o en forma de “Y”, consistentes en redes horizontales (“laberintos”), comunicados con la superficie

por “chimeneas”, muy similares en apariencia a los de *Ophiomorpha*. Pueden haber ensanchamientos en las zonas de bifurcación o entre ellas.

El relleno por lo general es masivo, pudiendo en algunos casos ser meniscado. Se diferencia de *Ophiomorpha* en que carece de pared construida con pellets.

Thalassinoides aff. *T. suevicus* (RIETH, 1932).

Lámina IV, figuras E-G; Lámina V, figuras A-B.

Thalassinoides: MARTÍNEZ, 1994a.

Thalassinoides: SPRECHMANN *et al.*, 1994a, b; 1998.

Descripción: Sistema de galerías predominantemente horizontales, de paredes lisas, de sección transversal circular a oval, ramificadas principalmente en forma de “Y”, en sus tramos horizontales, donde forman una red visible principalmente en planta. Poseen además tramos verticales (chimeneas), las cuales son visibles en planta como círculos, y en corte vertical como tubos lisos.

Comentarios: También es posible hallar en su interior, además del relleno sedimentario típico, pellets fecales, conchillas, escamas o huesos de peces (BROMLEY, 1996 y referencias allí citadas), e incluso restos de sus constructores. En el caso de los ejemplares de la Formación Camacho se hallaron restos de bivalvos (Lám. IV, fig. G; Lám V, fig. A). y equinodermos (Lám V, fig. B), con una preservación de regular a mala en los primeros y de excelente a mala en los segundos. También son frecuentes los elementos verticales de *Thalassinoides* rellenos de pellets (*Tibikoia*) (Lám. V, fig. D).

Ocurrencia: El Manzano, San Juan, La Negra 1, La Negra 2, Barrancas de San Pedro, Chileno 2, El Caño, Bahía de Colonia.

Material: No colectable por su tamaño.

Tibikoia HATAI, KOTAKA & NODA, 1970.

Iconoespecie tipo: *Tibikoia fudoensis* HATAI, KOTAKA & NODA, 1970 (M).

Diagnosis: Pellets oblongos, cilíndricos, algunas veces ovoides con forma de bastoncillos de puntas redondeadas. Superficie lisa, sección transversal circular. Longitud: 1 mm., diámetro: 0,5 mm. aproximadamente.

Tibikoia fudoensis HATAI, KOTAKA & NODA, 1970.

Lámina V, figuras C y D.

Descripción: Pellets alargados a ovoides de superficie lisa y extremos redondeados. Longitud 1-4 mm, diámetro 0,5-1 mm.

Comentarios: Es la primera mención de este icnotaxón para Uruguay. Ocurre formando en algunos casos delgadas capas de unos 2 a 3 cm. de espesor (Lám V, fig. C), y en algunos casos rellenando los elementos verticales de *Thalassinoides* (Lám V, fig. D).

Ocurrencia: Barrancas de San Pedro, Bahía de Colonia.

Material: FCDP N° 3382.

Tomaculum GROOM, 1902.

Iconoespecie tipo: *Tomaculum problematicum* GROOM, 1902 (M).

Diagnosis: Banda (tira) de pellets fecales elipsoidales, de hasta 10 cm. de longitud y 2 cm. de ancho, paralelas a las superficies de estratificación. Dentro de las bandas los pellets comúnmente se encuentran arreglados en grupos (clusters). Largo de los pellets: 1 a 5 mm., diámetro: 0,5 a 1,5 mm.

Tomaculum problematicum GROOM, 1902.

Lámina V, figuras E-F.

Descripción: Excavaciones horizontales, rectilíneas en los tramos observados, de sección subcircular, rellenas de pellets ovoides de <1-2 mm de longitud y 0,5-1 mm de

diámetro. Se registraron dos ejemplares de dimensiones muy dispares, aunque morfológicamente indiferenciables. Las dimensiones de estos ejemplares se brindan en la tabla 3.

Ejemplar	Largo máximo observado	Diámetro máximo observado
FCDP N° 3383	14,9	1,99
FCDP N° 3439	160	13,7

Tabla 3. Dimensiones de *Tomaculum problematicum* (en mm).

Comentarios: Es la primera mención de este icnotaxón para Uruguay.

Ocurrencia: Barrancas de San Pedro, Arazatí 2.

Material: FCDP N° 3383 y 3439.

Iconofósiles de sustratos duros de naturaleza lítica, orgánica o inorgánica

Los sustratos duros son aquellos en los que la excavación se hace imposible, y por ende, los organismos que intenten penetrarlos deberán hacerlo perforando, ya sea por medios químicos, mecánicos o una combinación de ambos.

Caulostrepsis CLARKE, 1908.

Iconoespecie tipo: *Caulostrepsis taeniola* CLARKE, 1908 (M).

Diagnosis: Perforaciones o estructuras de “empotramiento” o bioinmuración (“*embedding structures*”) con una única abertura, con forma de bolsillo producto de la forma en “U” de la perforación. Las ramas pueden ser claramente visibles en toda su longitud y estar conectadas por una laminilla (“*vane*”), o estar fusionadas formando un bolsillo oval o achatado sin laminilla intermedia. En el extremo distal el ancho es al menos el doble que el espesor, la sección transversal en esta zona varía desde elíptica, achatada-oval, a halteriforme. En el extremo apertural el ancho es notoriamente menor que en el distal, pero la sección transversal puede ser aproximadamente la misma o subcircular. Difiere de *Maeandropolydora* en la falta de galerías cilíndricas bien

desarrolladas. BROMLEY & D'ALESSANDRO (1983) incluyen en *Caulostrepsis* tanto verdaderas perforaciones como estructuras de “empotramiento” o bioinmuración.

Caulostrepsis contorta BROMLEY & D'ALESSANDRO, 1983.

Lámina VI, figura A.

Descripción: Perforación en forma de “U” compleja, que consta de una galería cilíndrica de diámetro constante menor a 1 mm, la cual se pliega sobre sí misma. El material analizado se halló sobre un ejemplar pequeño de *Gastrochaenolites lapidicus*.

Comentarios: *Caulostrepsis* fue citado por MARTÍNEZ, (1994a) y SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b; 1998), aunque dado que no existen descripciones, ilustraciones ni repositorio, no es posible señalar si los materiales que estudiaron estos autores corresponden a esta icnoespecie.

Ocurrencia: San Juan.

Material: FCDP N° 3430, sobre un ejemplar de *Gastrochaenolites lapidicus*, situación comparable a la mencionada por BROMLEY & D'ALESSANDRO (1983), quienes figuran un ejemplar de esta icnoespecie sobre *Trypanites*.

Caulostrepsis taeniola CLARKE, 1908.

Lámina VI, figura B.

Descripción: Galería cilíndrica plegada en forma de “U”, que adquiere una forma linguoide, la estructura presenta una sección transversal halteriforme. Las ramas de la U se disponen más próximas entre sí hacia la abertura.

Comentarios: *Caulostrepsis* fue citado por MARTÍNEZ, (1994a) y SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b; 1998), aunque dado que no existen descripciones, ilustraciones ni repositorio, no es posible señalar si los materiales que estudiaron estos autores corresponden a esta icnoespecie.

Ocurrencia: La Negra 1.

Material: FCDP N° 3705, 3706.

Conchotrema TEICHERT, 1945.

Iconoespecie tipo: *Conchotrema tubulosa* TEICHERT, 1945 (DO).

Diagnosis: Red de perforaciones tubulares ramificadas, rectas a suavemente curvadas, halladas sobre conchillas, comunicándose con la superficie a través de orificios, diámetro cercano a 0,2 mm.

Conchotrema tubulosa TEICHERT, 1945.

Lámina VI, figura C.

Conchotrema: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

Conchotrema: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: Sistema de perforaciones conformado por una red de galerías cilíndricas predominantemente rectas, que se ramifican principalmente en forma de “Y”. Diámetro de las galerías 0,3 mm aproximadamente.

Comentarios: TEICHERT (1945) asignó *Conchotrema* a la actividad de “gusanos parásitos”.

Ocurrencia: sobre *Ostrea* en Cantera Ferrando, Cercanías de San Pedro, El Manzano y Arazatí 1.

Material: FCDP N° 3339, 3340, 3342 al 3345 (Cantera Ferrando); FCDP N° 3347 al 3349, 3351 al 3355, 3357 al 3362, 3364, 3365 (Cercanías de San Pedro); FCDP N° 3368, 3370, 3373, 3375 (El Manzano).

Dendrina QUENSTEDT, 1848.

Iconoespecie tipo: *Talpina dendrina* MORRIS, 1851 (= *Dendrina belemniticola*, DS, HÄNTZSCHEL, 1965).

Diagnosis: Perforaciones sub-superficiales dendriformes ramificadas en forma intensa e irregular, en forma de roseta de 1,5 a 6 mm. de diámetro, sobre conchillas de

braquiópodos, bivalvos y rostros de belemnites. Diámetro de las perforaciones: 0,05 mm aproximadamente.

Dendrina isp.

Lámina VI, figura D.

Dendrina: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

Dendrina: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: Perforaciones microscópicas con estructura dendriforme, en las cuales las ramas irradian de un centro y se ramifican dicotómicamente en forma centrífuga. Diámetro promedial de las rosetas: 1mm.

Comentarios: Asignada por algunos autores a algas perforantes (RADWANSKI, 1972).

Ocurrencia: Arroyo Limetas, Cantera Ferrando, Cercanías de San Pedro y Arazatí 1 con dudas.

Material: FCDP N° 3333 (Arroyo Limetas); FCDP N° 3339, 3340, 3344 (Cantera Ferrando); FCDP N° 3346, 3350, 3354 (Cercanías de San Pedro).

Entobia BRONN, 1838.

Iconoespecie tipo: *Entobia cretacea* PORTLOCK, 1843, (DS) HÄNTZSCHEL, 1962.

Diagnosis: Perforaciones consistentes en una red de cámaras de diferentes formas que van desde globosas hasta cilíndricas, conectadas por canalículos de menor diámetro. Las paredes de las cámaras pueden ser lisas o tener algún tipo de bioglifo, o presentar poros que comunican con canales ciegos, cuando la preservación es en forma de molde, éstos últimos aparecen como espinas.

Entobia isp.

Lámina VI, figuras E-F.

Entobia: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

Entobia: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: Perforaciones en forma de red muy densa, que consiste en una serie de cámaras subesféricas intercomunicadas por pequeños canalículos. Diámetro de las cámaras: 2 a 7 mm.

Comentarios: Producidos por esponjas de la Familia Clionidae.

Ocurrencia: San Pedro, Cercanías de San Pedro, Chileno 1, Cantera Geymonat, Arazatí 1.

Material: FCDP N° 3346, 3350, 3356, 3363.

Gastrochaenolites LEYMERIE, 1842.

Iconoespecie tipo: *Gastrochaenolites lapidicus* KELLY & BROMLEY, 1984 (DO).

Diagnos: Perforaciones en forma de clava (“*clavate borings*” o “*flask shaped borings*”) sobre sustratos líticos. La región apertural de la perforación es más estrecha que la cámara principal y puede ser circular, oval o halteriforme (“*dumb-bell shaped*”). La apertura puede estar separada de la cámara principal por un cuello, el cual puede tener sección longitudinal cónica. La cámara principal varía en forma desde sub-esférica a elongada, pudiendo tener una base de perfil parabólico a truncado redondeado, y una sección transversal desde circular a oval, modificada en algunos casos por surcos o crestas longitudinales que resultan en una forma de almendra o corazón.

Gastrochaenolites lapidicus KELLY & BROMLEY, 1984.

Lámina VI, figura G.

Descripción: *Gastrochaenolites* en forma de clava, con la región del cuello bien diferenciable, sección transversal circular en todo su recorrido. Base de perfil parabólico. Largo máximo observado: 9 cm; diámetro máximo observado: 1,7 cm.

Comentarios: KELLY & BROMLEY (1984) mencionan que actualmente *Lithophaga* y *Hiatella* realizan perforaciones con esta morfología.

Ocurrencia: Tope de la sección en la localidad de La Negra 1.

Material: FCDP N° 3657, molde artificial de parafina (La Negra 1); FCDP N° 3430, preservados como moldes internos sobre el molde de un pequeño bivalvo (San Pedro).

Gastrochaenolites ornatus KELLY & BROMLEY, 1984.

Lámina VI, figura H.

Descripción: *Gastrochaenolites* de sección transversal circular a lo largo de todo su eje, con un diámetro de 1-1,8 cm. Internamente, la base presenta un bioglifo circular de estrías concéntricas.

Comentarios: Es la primera mención de este icnotaxón para el país. La presencia de bioglifo es congruente con una modalidad perforadora de tipo mecánico. KELLY & BROMLEY (1984) encontraron restos de *Zirfaea crispata* en el interior del holotipo de esta icnoespecie.

Ocurrencia: La Negra 1.

Material: FCDP N° 3400, 3401, 3402, 3403 y 3424.

Gastrochaenolites torpedo KELLY & BROMLEY, 1984.

Lámina VI, figura J.

Gastrochaenolites torpedo: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: *Gastrochaenolites* elongado, con su diámetro mayor ubicado en la parte media, con base parabólica aguda. Algunos ejemplares sobre *Ostrea* tenían revestimiento calcáreo.

Comentarios: KELLY & BROMLEY (1984) resaltan que muy frecuentemente esta icnoespecie posee revestimiento calcáreo, y que actualmente los bivalvos de los géneros *Gastrochaena* y *Lithophaga* realizan perforaciones asignables a ella.

Ocurrencia: Arroyo Limetas, Cercanías de San Pedro, Cantera Ferrando, Cantera Geymonat y Punta Gorda con dudas.

Material: FCDP N° 3333 al 3336 (Arroyo Limetas); FCDP N° 3338, 3340, 3342 al 3345 (Cantera Ferrando); FCDP N° 3346 al 3355, 3357 al 3359, 3362 al 3364 (Cercanías de San Pedro); FCDP N° 3368, 3370, 3371, 3373, 3374 (El Manzano).

Gastrochaenolites tuberculatus isp. nov.

Lámina VI, figuras K-L.

Gastrochaenolites: VERDE, 2001b.

Diagnosís: *Gastrochaenolites* con base de perfil parabólico suave, con una pequeña elevación en su centro.

Descripción: El holotipo (FCDP N° 3699), consiste en la perforación original, emplazada en una limolita consolidada. El mismo está incompleto, faltando la parte del cuello y abertura, aunque conserva la parte central y basal. Esta última es de perfil parabólico suave y en su interior se observan relictos de un bioglifo concéntrico de gruesas estrías, similar al de *G. ornatus*. En la zona central del bioglifo posee un pequeño tubérculo cónico de 3 mm de altura y 4 mm de diámetro en su base. Este carácter es diagnóstico y por él se distingue a esta icnoespecie de las demás. Diámetro máximo registrado: 2,9 cm. El largo total no se conoce ya que el ejemplar está incompleto en su parte superior, aunque se estima que pudo alcanzar los 9 cm.

Etimología: Del latín *tuberculum*, que significa protuberancia, aludiendo a la presencia del tubérculo en la parte central del interior de la base.

Comentarios: De ser hallada bajo la forma de molde interno, esta icnoespecie podría ser reconocida por una pequeña depresión en la parte central de su base. La presencia de bioglifo y el tubérculo en la parte central es congruente con una modalidad perforadora de tipo mecánico.

Localidad típica y ocurrencia: Parte superior de la Fm. Camacho en la localidad de La Negra1, Estancia Anchorena (Depto. de Colonia). Se le halló asociado a *G. torpedo*, *G. turbinatus*, *G. ornatus* y *G. lapidicus*.

Material: Holotipo: FCDP N° 3699 (La Negra 1).

Gastrochaenolites turbinatus KELLY & BROMLEY, 1984.

Lámina VI, figura M.

Descripción: *Gastrochaenolites* de perfil cónico, donde no se distingue bien la zona del cuello, que pasa gradualmente a la cámara principal. Largo máximo observado: 5 cm; diámetro máximo observado: 1,2 cm, muy próximo a la base.

Ocurrencia: Tope de la sección en la localidad de La Negra 1.

Material: FCDP N° 3658, molde artificial de parafina (La Negra 1).

Leptichnus TAYLOR ET AL., 1999.

Iconoespecie tipo: *Leptichnus peristroma* TAYLOR ET AL., 1999 (DO).

Diagnosis: Grupos de depresiones excavadas en sustratos calcáreos, cada una de las cuales posee una abertura de forma circular, elíptica o piriforme, y es más ancha que su profundidad. Todas las depresiones están excavadas aproximadamente a la misma profundidad y cortan el sustrato perpendicularmente. Estas pueden ser de lados verticales y bases chatas, o de lados inclinados y con base redondeada.

Leptichnus dromeus TAYLOR ET AL., 1999.

Lámina VII, figura A.

Descripción: *Leptichnus* con depresiones piriformes arregladas de forma uniserial, con su eje mayor paralelo a la dirección de la serie. La serie se ramifica para dar nuevas ramas uniserials con ángulos de 36° a 61°. Dimensiones mínimas y máximas de las depresiones: eje mayor 0,31-0,42 mm; eje menor 0,11-0,14 mm. Largo máximo de la colonia 3,28 mm.

Comentarios: Es la primera mención de este icnotaxón para el país. Corresponden a marcas de corrosión de briozoarios cheilostomados.

Ocurrencia: Cantera Geymonat, sobre *Ostrea* sp.

Material: FCDP N° 3684.

Maeandropolydora VOIGT, 1965.

Iconoespecie tipo: *Maeandropolydora decipiens* VOIGT, 1965 (DO).

Diagnosis: Galerías cilíndricas alargadas con dos o más aberturas, corriendo a través del sustrato en forma sinuosa o contorsionada. Las galerías pueden presentarse paralelas en contacto con otras formando pares, fusionándose o no. Con o sin desarrollo de asas

(“loops”), cuyas ramas pueden estar conectadas por una laminilla (“vane”) o formar una cavidad en forma de bolsillo.

***Maeandropolydora* isp.**

Lámina VII, figura B.

Maeandropolydora: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

Descripción: Perforaciones consistentes en galerías cilíndricas en forma de “U”, con dos aberturas, cuyas ramas corren de manera paralela. Diámetro de las galerías: 0,5 mm aproximadamente. Longitud muy variable.

Comentarios: Corresponde a la actividad de poliquetos.

Ocurrencia: Cerro Bautista, sobre moldes de bivalvos; El Manzano, sobre *Ostrea*; San Pedro, también sobre moldes de bivalvos; Cercanías de San Pedro, sobre *Ostrea*; Chileno 1 (con dudas), sobre *Ostrea*; Canteras Geymonat y Ferrando, sobre ejemplares de *Ostrea*; Arazatí 1 y 2, sobre *Ostrea* y Rancho Quemado, sobre *Ostrea*.

Material: FCDP N° 3428, 3429 (Cerro Bautista); FCDP N° 3338 al 3345 (Cantera Ferrando); FCDP N° 3347, 3348, 3350, 3352 al 3354, 3357 al 3359, 3361, 3362, 3364 al 3367 (Cercanías de San Pedro); 3370, 3371 (El Manzano).

***Oichnus* BROMLEY, 1981.**

Iconoespecie tipo: ***Oichnus simplex*** BROMLEY, 1981 (DO).

Diagnosis: Orificios circulares a subcirculares de origen biogénico que perforan materiales esqueléticos de un lado a otro, y que tienen un perfil subcilíndrico a subcónico. En caso de no atravesar el sustrato, poseen un perfil parabólico a subcilíndrico

Oichnus simplex BROMLEY, 1981.

Lámina VII, figuras C-F.

Descripción: Perforaciones de contorno circular de bordes biselados, que generalmente atraviesan los esqueletos calcáreos de bivalvos, aunque también se le halló sobre balanos y braquiópodos. Diámetro externo de 1-2,5 mm, y diámetro interno de 0,5-1,5 mm.

Comentarios: Los ejemplares estudiados se atribuyen a la actividad predadora de *Trophon* (Gasteropoda), ya que es el único taxón de afinidad probable que se halló asociado a estos icnofósiles.

Ocurrencia: Cantera Geymonat, principalmente sobre *Pododesmus papyraceus* y *Ostrea* y esporádicamente sobre balanos y braquiópodos; Punta Gorda, sobre *Crassostrea* (material dudoso).

Material: FCDP lote N° 3708 (86 valvas y fragmentos de *Pododesmus*), FCDP N° 3660 al 3685 (sobre *Ostrea*), FCDP N° 3659 (sobre balano), FCDP N° 3707 (tres ejemplares sobre un braquiópodo) y FCDP N° 3381, sobre *Crassostrea* sp.

Ostreoblabe VOIGT, 1965.

ICnoespecie tipo: *Ostreoblabe perforans* VOIGT, 1965 (DO).

Diagnosis: Cavidades de forma sub-cilíndrica en la cara interna de valvas de ostras, rectas a suavemente curvadas, orientadas de forma centrípeta hacia la cicatriz muscular del hospedero, comenzando en una perforación que las comunica con el exterior. Su recorrido puede ser trazado, ya que se observa un abultamiento de la conchilla. Recuerdan a los “*mud blisters*” de las ostras actuales.

Ostreoblabe isp.

Lámina VII, figura G.

“*Mud blisters* de poliquetos”: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

“*Mud blisters*”: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: Deformidad alargada de sección sub-cilíndrica, en la cara interna de una valva de *Ostrea patagonica*, evidenciada por un abultamiento. Orientación paralela al borde de la valva, a diferencia de los ejemplares descritos por VOIGT (1965), los cuales se disponen paralelamente al borde de la valva del hospedero. Longitud 5,7 cm. Diámetro 4,2 mm.

Comentarios: Según HÄNTZSCHEL (1975), estas estructuras fueron realizadas por poliquetos parásitos y representan deformaciones de la conchilla del hospedero en vida.

Ocurrencia: Cantera Ferrando, sobre *Ostrea*.

Material: FCDP N° 3339, un ejemplar sobre "*Ostrea patagonica*" (Cantera Ferrando).

Pennatichnus MAYORAL, 1988.

Iconoespecie tipo: *Pennatichnus moguerenica* MAYORAL, 1988 (DO).

Diagnosis: Conjunto de túneles finos y alargados a cuyos lados se disponen de forma alternante una serie de aberturas primarias redondeadas o en forma de gota, que se unen a los primeros mediante conductos subordinados de primer orden, cortos, bien visibles y ligeramente incurvados. El sistema completo de perforación adquiere así un aspecto de pluma (MAYORAL, 1988).

Pennatichnus moguerenica MAYORAL, 1988.

Lámina VII, figura H.

Spathipora: VERDE & PIÑEIRO, 1994.

Spathipora: SPRECHMANN *et al.*, 1998.

Descripción: *Pennatichnus* con aberturas primarias en forma de gota, unidas al túnel principal mediante conductos subordinados de primer orden casi rectos.

Comentarios: Corresponde a la actividad de briozoarios ctenostomados.

Ocurrencia: Cantera Ferrando y Cercanías de San Pedro; Cantera Geymonat, con dudas.

Material: FCDP N° 3340, 3341 (Cantera Ferrando); 3346, 3347, 3350, 3354 (Cercanías de San Pedro).

Pinaceocladichnus MAYORAL, 1988.

Iconoespecie tipo: *Pinaceocladichnus onubensis* MAYORAL, 1988 (M).

Diagnosis: Sistema de perforaciones formado por túneles finos suavemente arqueados, que se bifurcan de forma verticelada en sentidos opuestos.

Pinaceocladichnus aff. *P. onubensis* MAYORAL, 1988.

Lámina VII, figura J.

Descripción: Sistema de perforaciones con túneles principales rectos a suavemente arqueados, con ramificación verticelada, aunque también con ramificación al azar. Cavidades alargadas, con sus aberturas cercanas a los puntos de ramificación de los túneles.

Comentarios: Asignado a la actividad de briozoarios ctenostomados (MAYORAL, 1988).

Ocurrencia: Cercanías de San Pedro, a 10 km de la costa del Río de la Plata.

Material: FCDP N° 3363 A (molde de resina de un ejemplar sobre *Ostrea* sp.).

“Marcas de predación” sobre *Monophoraster duboisi*

“roturas del test cicatrizadas”: MARTÍNEZ, 1994a, p. 320, fig. VII-5.

“rupturas marginales de los test”: MARTÍNEZ, 1994 b, p. 25.

“repaired damage on the margin of the test”, “marginal chunks”: MARTÍNEZ, 2001, p. 102.

Descripción: Rupturas marginales en los bordes de *Monophoraster duboisi*, las cuales tienen forma de pequeñas escotaduras. En dichas escotaduras se observa que la zona de quiebre del test ha cicatrizado.

Comentarios: MARTÍNEZ (2001) indica que la herida no fue letal, y sostiene además que los patrones de ruptura en *Monophoraster duboisi* no son los esperados si fuesen producidos por agentes físicos (MARTÍNEZ, 2001). Este mismo autor atribuye las marcas de predación a crustáceos decápodos, los cuales se han hallado en niveles equivalentes a aquellos en donde se encuentra *Monophoraster duboisi*. Por otra parte, ZINSMEISTER

(1980), reporta patrones de ruptura similares en *Monophoraster darwini* del Mioceno Superior (Formación Entreríos) de la Patagonia argentina. Este autor expone la posibilidad de que algunos peces sean los predadores de estos equinoideos fósiles.

Ocurrencia: Barrancas de San Pedro (Colonia).

Material: 2 ejemplares, Lote FCDP 2262.

Iconofósiles de sustratos leñosos

Este apartado abarca estructuras biogénicas realizadas sobre sustrato leñoso (xylico). Esta es la primera mención para Uruguay de trazas fósiles sobre sustrato leñoso en ambientes marinos; para ambientes continentales ya se conocen antecedentes (VERDE, 1994).

Teredolites LEYMERIE, 1842.

Iconoespecie tipo: *Teredolites clavatus* LEYMERIE, 1842 (DO).

Diagnosis: Perforaciones en forma de clava elongadas a cortas, en sustratos leñosos, de perfil turbinado, ensanchándose en forma continua desde la apertura hacia la base de la cámara principal. No se distingue límite entre la región del cuello y la cámara principal. Sección transversal más o menos circular en toda su longitud.

Teredolites longissimus KELLY & BROMLEY, 1984.

Lámina VIII, figuras A y B.

“trazas sobre sustratos leñosos”: VERDE, 2000.

Descripción: *Teredolites* en forma de clava, con sección transversal circular, de recorrido algo sinuoso y paralelo al grano de la madera. Largo máximo observado: 7 cm. Diámetro variable entre 3,4 mm y 8,7 mm. Razón largo/diámetro mayor a 5.

Comentarios: Esta es la primera mención del icnotaxa para Uruguay. KELLY & BROMLEY (1984) mencionan el gran parecido entre las perforaciones de *Teredo* sp. adultos y *Teredolites longissimus*, pero que las perforaciones de los juveniles pasan por

una fase en la que su morfología es afín a *Teredolites clavatus*. Los materiales hallados en la Fm. Camacho son escasos.

Ocurrencia: La Negra 1 (Colonia).

Material: FCDP N° 3568: Fragmento de tronco de unos 6,5 cm de diámetro y originalmente de 20 cm de longitud (la mitad de este ejemplar se encuentra en el Museo del Parque Presidencial Anchorena, MPA N° 25), El material está totalmente perforado por *Teredolites* e incrustado por numerosos balanos. FCDP N° 3656: Fragmento de madera rodado con varias perforaciones, del cual se realizaron dos láminas delgadas.

Iconotaxa de dudosa presencia en la Fm. Camacho

Durante la realización de la revisión bibliográfica se encontraron algunos trabajos que citaban ciertos iconotaxa como presentes en la Fm. Camacho, los cuales omitían repositorio e ilustraciones de los mismos. Dado que en el transcurso de este trabajo no se hallaron esos iconotaxa en la Fm. Camacho y debido a la falta de esta información en la literatura consultada, no se puede corroborar la existencia de estos icnofósiles en la unidad en cuestión, y no sería correcto incluirlos en el apartado sistemática. También se observó en algunos de esos trabajos nombres que actualmente están en desuso. Así mismo, algunos de los materiales estudiados presentaban una preservación muy deficiente, por lo cual la asignación a nivel icnogénérico se realiza con dudas. Por estos motivos se presenta a continuación una lista de iconotaxa de presencia dudosa en la Formación Camacho, con sus respectivas referencias bibliográficas cuando corresponde.

Cochlichnus HITCHCOCK, 1858. Se registró un único ejemplar mal preservado, la asignación se realiza con dudas (Lámina VIII, figura C).

Cylindrichnus TOOTS in HOWARD, 1966. Citado por SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b), y Sprechmann *et al.* (2000), aunque no fue descrito ni figurado, y no hay material con repositorio conocido. *Cylindrichnus* fue considerado *nomen dubium* por GOLDRING (1996). Probablemente se refieran a alguna forma de pared multilaminada como *Rosselia*.

Gyrolithes DE SAPORTA, 1884. Citado por SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b), y SPRECHMANN *et al.* (2000), aunque no fue descrito ni figurado, y no hay material con repositorio conocido. Probablemente se refieran a algún ejemplar de *Helicodromites* de inclinación muy marcada, próximo a la vertical.

Muensteria VON STERNBERG, 1833. Citado por SPRECHMANN *et al.* (1994 a y b), y SPRECHMANN *et al.* (2000), aunque no fue descrito ni figurado, y no hay material en repositorio conocido. *Muensteria* VON STERNBERG fue considerado un icnotaxón heterogéneo por MIKULÁŠ & UCHMANN (1996), ya que *M. vermicularis* corresponde a una planta fósil, *M. lacunosa* es un molde de coprolitos, el lectotipo de *M. hoessii* (que está extraviado) probablemente sea una planta fósil y el paralectotipo de esta misma icnoespecie puede ser asignado con reservas a *Keckia* GLOCKER *sensu* FU (1991). Otros especímenes de esta icnoespecie serían en realidad *Chondrites* VON STERNBERG e *Hydrancylus* FISCHER-OSTER. Otros ejemplares no son identificables como icnofósiles, y *M. flagellaris* es *Chondrites* VON STERNBERG. *M. genicularis* es el tipo de *Hydrancylus* FISCHER-OSTER. Por estas razones MIKULÁŠ & UCHMANN (1996), recomiendan no usar *Muensteria* como un icnotaxón.

Taenidium HEER, 1877. Se registró un único ejemplar mal preservado, la asignación se realiza con dudas (Lámina VIII, figura D).

“Huellas de gusanos en moldes externos de *Cardium robustum*, unos vivifurcados y otros arrollados, en un extremo en forma de voluta ...”: ROSELLI, (1939). Probablemente se refiere a algún tipo de “*nucleocavia*”.

Vermiforichnus? CAMERON, 1969. Se registró un único ejemplar mal preservado, la asignación se realiza con dudas.

CAPÍTULO V

ASOCIACIONES DE ICNOFÓSILES E ICNOFACIES

Invariablemente y al igual que los fósiles de cuerpo, los icnofósiles ocurren naturalmente en el registro geológico en asociaciones monotípicas o politípicas, independientemente de las posibles diferencias temporales relativas en lo que a su emplazamiento concierne. El uso de “asociación de icnofósiles” no implica la existencia de una comunidad original única, lo mismo sucede cuando se hace referencia a una asociación de fósiles de cuerpo. Una asociación de icnofósiles podrá representar entonces la actividad de un grupo de organismos ecológicamente relacionados o bien el registro de actividad de dos o más comunidades que se sucedieron temporalmente.

En este capítulo trataré acerca de las asociaciones de icnofósiles reconocidas en la Formación Camacho, abordando un enfoque sistemático y ecológico, valiéndome para esto último del concepto de icnogremios (BROMLEY, 1990; 1996). Este concepto, es una extrapolación de los gremios tradicionales utilizados en ecología hacia la icnología. El establecimiento de los icnogremios se basa en tres factores: (1) el “*bauplan*”: estructuras biogénicas producidas por fauna móvil o inmóvil, (2) modalidad alimentaria del organismo productor: depositívoro, suspensívoro, etc. y (3) uso del espacio: profundidad de las estructuras en el sustrato. Un enfoque paleoambiental global que va más allá de las localidades tratadas individualmente es abordado a través del concepto de icnofacies (SEILACHER, 1964; 1967).

Se plantean además en este capítulo análisis de agrupamiento de las asociaciones de icnofósiles presentes en esta unidad, con el fin de comparar entre sí la similitud de composición icnotaxonómica entre las localidades (tratándose por separado los sustratos blandos de los duros). También se realiza un análisis de agrupamiento de icnotaxa de sustratos blandos a los efectos de comparar sus resultados con las asociaciones propuestas en base a las observaciones de campo (los sustratos duros no se trataron de esta forma dado que las asociaciones propuestas se separan por el tipo de sustrato); finalmente se realiza este mismo tipo de análisis para litologías según su contenido icnológico, para contrastar si existe preferencia por ciertas litologías por parte de algunas de las asociaciones descriptas.

Asociaciones registradas

El estudio de asociaciones se enfoca aquí tratando por separado a los icnofósiles según el sustrato en el que se hallan emplazados, a saber: sustratos blandos (que se dividen en areniscas, limolitas y arcilitas) y sustratos duros (“*hardgrounds*” de limolitas y limolitas arcillosas consolidadas y bancos de *Ostrea* que abarca otros esqueletos también, además de maderas). El establecimiento de las asociaciones se efectuó adoptando los patrones de ocurrencia conjunta más evidentes, no teniendo en cuenta las pequeñas variaciones locales, a los efectos de evitar describir rasgos accidentales antes que patrones operacionales (cf. SCHÄFER, 1972, p. 483). Las asociaciones reciben el o los nombres de los icnotaxa más comunes y se describen a continuación.

- *Asociación de Thalassinoides – Ophiomorpha* (Fig. 6 A).

Componen mayormente esta asociación *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* y *Maiakarichnus*, encontrándose *Chondrites* de diámetro relativamente grande en algunos casos en forma abundante, y esporádicamente *Skolithos*.

Se presenta más frecuentemente en las capas limolíticas del Miembro San Pedro; no obstante suele también encontrársele en las de arenisca que se intercalan con las primeras, aunque allí la abundancia de los icnotaxa disminuye. Se observa en algunos casos que los icnofósiles presentes en las limolitas son truncados por las capas más areniscosas con coquinas, y luego esas capas han sido recolonizadas por los organismos responsables de la misma asociación icnológica, ya que los icnofósiles son los mismos. Este hecho ya fue documentado por MARTÍNEZ (1994a). En general, los integrantes de esta asociación son de gran tamaño, si se tiene en cuenta su diámetro, lo cual indica un ambiente con buena disponibilidad de oxígeno y el establecimiento de una comunidad madura. En algunos puntos se observó la presencia abundante de *Tibikoia fudoensis*, que consiste en pellets ovoides de pequeño tamaño, que conforman capas centimétricas o componen el relleno de *Thalassinoides*. En los casos de gran abundancia de estos pellets se infiere un aumento de la tasa de sedimentación causada por la actividad de organismos filtradores que pelletizan materiales finos y aceleran su depositación. HAVEN & MORALES-ALAMO (1966) describen la pelletización producida por ostras actuales, destacando su variación estacional, donde alcanzan su pico máximo durante los meses de mayor temperatura.

- *Asociación de **Psilonichnus** (Fig. 6 B).*

En la localidad de Arazatí 2, por encima del banco de *Ostrea* y emplazada en un estrato limolítico, se registró una asociación de estructuras biogénicas de tamaño inusualmente grande, pero asignables al icnogénero *Psilonichnus*. Los icnofósiles son muy numerosos en este estrato y pueden ser trazados en la horizontal por varios cientos de metros, ya que hacia el este de la localidad de Arazatí 2, en Rancho Quemado, también aparece *Psilonichnus* en grandes cantidades. La presencia abundante de *Psilonichnus* es indicativa de la zona del *backshore*, entre el *foreshore* y el ambiente terrestre. Desde un punto de vista ecológico, estos icnofósiles se identifican con el icnogremio de depositívoros semivágiles profundos.

- *Asociación de **Chondrites** – **Teichichnus** (Fig. 6 C).*

Esta asociación se compone de *Chondrites*, *Teichichnus*, *Helicodromites* y *Rhizocorallium*, y ocurre en estratos muy arcillosos del Miembro San Pedro. Sus icnotaxa se identifican con el icnogremio de los depositívoros inmóviles profundos y representan la actividad de depositívoros en un fondo muy rico en nutrientes. Corresponden en su mayoría a estructuras de pequeño tamaño, si se toma en cuenta su diámetro que no sobrepasan los 10 mm., no habiéndose encontrado ejemplares de mayores dimensiones. Se infiere que la comunidad que originó esta asociación icnológica era madura, dado el emplazamiento de estructuras profundas, favorecida muy probablemente por una baja tasa de sedimentación. La predominancia de icnotaxa asignados a organismos depositívoros en esta asociación sugiere un ambiente rico en nutrientes y probablemente con un bajo tenor de oxígeno, la zona disaeróbica de SAVRDA *et al.* (1991). La alta disponibilidad de nutrientes indicada por la presencia de depositívoros, y el bajo tenor de oxígeno que señala el tamaño de los icnofósiles son congruentes, ya que cuando se sepulta una gran cantidad de materia orgánica, la oxidación de ésta produce una disminución en la concentración de oxígeno por debajo de la interfase agua-sedimento (BAIRD *et al.*, 1986).

- *Asociación de **Gastrochaenolites** (Fig. 7 A).*

Esta asociación monoicnogénica se compone de varias icnoespecies de *Gastrochaenolites* emplazadas en capas limolíticas o limo-arcillosas, correspondientes a “*hardgrounds*” que se ubican en tope de la Formación Camacho (VERDE, 2001 a; e; en

prensa). Ocurre de manera evidente, es decir, con una alta densidad de ejemplares por unidad de área, en las localidades de La Negra 1, y al norte del Arroyo El Caño, mientras que en Barrancas de San Pedro se hallaron escasos restos mal preservados. Dado que esta última localidad se encuentra entre las dos primeras es muy probable que la correlación de ese nivel sea correcta. Desde el punto de vista paleoecológico, la asociación se identifica con el icnogremio de fondos duros IG-V (BROMLEY & ASGAARD, 1993), establecido por estos autores para bivalvos suspensívoros perforadores. La ocurrencia de *Gastrochaenolites* en alta densidad es indicadora de ambientes de muy escasa profundidad, y alta energía, con una tasa de sedimentación muy disminuida o nula, y una buena disponibilidad de nutrientes en suspensión. En una superficie tan grande llama la atención la ausencia total de *Entobia*, lo cual podría deberse a la falta de cemento carbonático (BROMLEY, com. pers.).

- Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* (Fig. 7 B).

La asociación en cuestión se integra principalmente por *Gastrochaenolites* y *Maeandropolydora* y secundariamente por otros icnotaxa tales como *Entobia*, *Conchotrema*, *Pennatichnus*, *Pinaceocladichnus* y *Oichnus* entre otros, variando según la localidad. Su ocurrencia se registra casi exclusivamente en las bioacumulaciones de *Ostrea* (bancos) y acumulaciones físicas de este bivalvo en el Miembro San Pedro. Se le halló además en una acumulación de *Ostrea* en la localidad de Cantera Geymonat, la cual es asignada al Miembro Cerro Bautista. Dada la abundancia de este molusco en algunos casos, y las características de gran tamaño y grosor de sus valvas, proveyó de un sustrato adecuado para numerosos colonizadores de fondos duros. La asociación se compone de varios icnogremios dispares de fondos duros, ya que probablemente existió una estratificación dentro de la comunidad original, u ocurrió una estratificación en la colonización del sustrato por parte de las diferentes olas de colonización que integraron una sucesión de comunidades. Se reconocen los siguientes icnogremios de fondos duros según BROMLEY & ASGAARD (1993): IG-V III, establecido para perforaciones de esponjas (*Entobia*); el IG-IV, establecido para perforaciones de “gusanos” (*Maeandropolydora* entre otros); el IG-V, que se compone de perforaciones de bivalvos (*Gastrochaenolites*); y el IG-VI, correspondiente a trazas de predadores (*Oichnus*).

- Asociación de *Teredolites* (Fig. 7 C).

Si bien esta asociación se registró en base a escasos materiales en fragmentos relativamente pequeños de madera, se logró identificar en ellos al icnogénero *Teredolites*, y registra la actividad de una comunidad de bivalvos suspensívoros perforadores de madera. La asociación ocurre en la localidad de La Negra 1, aunque potencialmente, podría hallársele en otras localidades donde han aparecido abundantes restos de troncos fósiles, tal es el caso de la Bahía de Colonia.

Análisis de agrupamiento

En este estudio se realizaron cuatro análisis de agrupamiento: (1) agrupamiento de localidades según sus icnofósiles de sustrato blando, (2) agrupamiento de localidades según sus icnofósiles de sustrato duro, (3) agrupamiento de icnotaxa de sustrato blando y (4) agrupamiento de litologías según sus icnofósiles de sustrato blando.

La finalidad de los análisis (1) y (2) fue observar la similitud entre localidades tomando en cuenta la composición icnotaxonómica de sus asociaciones icnológicas. Se trataron por separado los icnotaxa de sustrato blando y duro, ya que generalmente no ocurren juntos en un mismo sustrato y no están ligados genéticamente, y cuando ocurren juntos obviamente hay una condensación temporal de por medio. El análisis (3) se realizó para comparar sus resultados con las asociaciones establecidas empíricamente mediante las observaciones de campo, descriptas anteriormente. Finalmente el análisis (4) se realizó con el propósito similar al (3), tratando de corroborar la ocurrencia de ciertas asociaciones en determinadas litologías, tal como se establece en el apartado Asociaciones. Los resultados de estos análisis se detallan a continuación.

Análisis (1). Agrupamiento de localidades según sus icnofósiles de sustrato blando.

Expresado en el fenograma de la figura 8 .

Se obtuvieron 3 grupos, integrados de la siguiente manera: grupo 1: Cerro Bautista, El Manzano y Bahía de Colonia; grupo 2: San Juan, La Negra 1, La Negra 2, San Pedro y Arazatí 2; y grupo 3: A° Chileno y A° El Caño.

El grupo 1 reúne localidades de baja icnodiversidad en cuanto a icnofósiles de sustrato blando, siendo que dos de ellas presentan únicamente *Thalassinoides*, mientras que en la tercera (Bahía de Colonia) se halló además de *Thalassinoides* solamente un icnogénero. A pesar del común denominador, *Thalassinoides*, la baja icnodiversidad de

estas localidades sugiere que el grupo no es muy representativo de la realidad. Esta suposición se basa en que las localidades del grupo poseen litologías muy dispares (según lo observado en el campo), a pesar de que la litología no fue una variable considerada aquí.

El grupo 2 nuclea las localidades más representativas del Miembro San Pedro, en las cuales predomina la Asociación de *Thalassinoides* - *Ophiomorpha*. Este grupo es coherente con lo observado en el campo dada su cercanía geográfica.

El grupo 3 abarca dos localidades de baja icnodiversidad que tienen como común denominador a *Teichichnus* y *Thalassinoides*, no obstante, la unión de estas dos localidades parece razonable por su similitud litológica y cercanía geográfica.

Análisis (2). Agrupamiento de localidades según sus icnofósiles de sustrato duro.

Expresado en el fenograma de la figura 9 .

Se obtuvieron aquí tres grupos integrados de la siguiente manera: grupo 1: Punta Gorda; grupo 2: La Negra 1 y Norte de A° El Caño; grupo 3: Cercanías de San Pedro, Arazatí 1, Cantera Ferrando, San Pedro y Cantera Geymonat.

El grupo 1 contiene una localidad de muy baja icnodiversidad, y por lo tanto es explicable su notoria segregación.

El grupo 2 representa la unión de localidades con icnofósiles de sustrato duro emplazados en limos en donde ocurre la Asociación de *Gastrochaenolites*.

El grupo 3 abarca las localidades con acumulaciones importantes de *Ostrea* donde ocurre la Asociación de *Gastrochaenolites* - *Maeandropolydora*.

Análisis (3). Agrupamiento de icnotaxa de sustrato blando.

Expresado en el fenograma de la figura 10 .

Se obtuvieron en este análisis seis grupos conformados de la siguiente forma: grupo 1: *Arachnostega*, *Maiakarichnus*, *Ophiomorpha*, *Thalassinoides* y *Skolithos*; grupo 2: *Chondrites* y *Teichichnus*; grupo 3: *Tibikoia*; grupo 4: *Psilonichnus*, *Rosselia* y *Tomaculum*; grupo 5: *Helicodromites*; y grupo 6: *Rhizocorallium*.

El grupo 1 reúne los icnotaxa correspondientes a la Asociación de *Thalassinoides* - *Ophiomorpha*.

El grupo 2 integra a *Chondrites* y *Teichichnus*, integrantes de la Asociación de *Chondrites* - *Teichichnus*.

El grupo 3 incluye solamente a *Tibikoia*, que ocurre solamente en dos localidades, lo cual explicaría su segregación en un grupo propio.

El grupo 4 abarca a tres icnogéneros que ocurren en las limolitas de la localidad de Arazatí 2, aunque no todos en el mismo nivel, *Rosselia* y *Tomaculum* en uno, mientras que *Psilonichnus* en otro suprayacente.

Los grupos 5 y 6 incluyen a *Helicodromites* y *Rhizocorallium* respectivamente. Estos icnogéneros ocurren solamente en una localidad cada uno, lo que puede explicar su separación en grupos propios.

Análisis (4). Agrupamiento de litologías según sus icnofósiles de sustrato blando.

Expresado en el fenograma de la figura 11 .

Este análisis arrojó tres grupos integrados de la siguiente forma: grupo 1: areniscas de Cerro Bautista y La Negra 2, limos de El Manzano, Chileno 1 y Chileno 2, y arcillas de la Bahía de Colonia; grupo 2: areniscas de San Juan, La Negra 1 y San Pedro, limos de San Juan, La Negra 1, La Negra 2, San Pedro, Arazatí 2 y A° El Caño; y grupo 3: arcillas de San Juan, La Negra 1, San Pedro y Chileno 1.

El grupo 1 incluye las limolitas de tres localidades, las areniscas de dos localidades y las arcillas de una localidad, abarcando afloramientos con baja icnodiversidad (Cerro Bautista, El Manzano, Chileno 2 y Bahía de Colonia). El agrupamiento de los limos responde a la presencia común de *Thalassinoides* en esas litologías, sumado al hecho de que dos de esas localidades presentan baja icnodiversidad. La inclusión de areniscas en este grupo responde también a la baja icnodiversidad que ellas presentan en esas localidades y su común denominador: *Thalassinoides*, así como la presencia de arcillas, donde la situación se repite. La necesidad de la subdivisión de icnotaxa por litologías en todas localidades tiende a reducir la icnodiversidad, ya que no todos los icnotaxa de una localidad ocurren en todas sus litologías. Este efecto cobra mayor magnitud en las localidades que originalmente presentaban baja icnodiversidad. Este grupo se interpreta como integrado por localidades de baja icnodiversidad.

El grupo 2 contiene las limolitas de seis localidades y las areniscas de tres localidades. La unión de limos y arcillas de localidades del Miembro San Pedro responde a la Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha*, la cual ocurre tanto en una litología como en la otra.

El grupo 3 está integrado en su totalidad por arcillas. Esto se interpreta como producto de la robustez de la Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus* propuesta para arcillas.

Los análisis de similitud de localidades según su contenido icnológico resultaron coherentes en cuanto a la formación de grupos con localidades donde predomina la misma asociación icnológica. Ejemplo de esto es el grupo 2 del análisis (1) y los grupos 2 y 3 del análisis (2).

El análisis de agrupamiento (3), realizado para icnofósiles de sustrato blando, apoya la propuesta de dos de las asociaciones de este tipo de fondos, lo cual se observa en los grupos (1) y (2).

Finalmente, se observa que los grupos 2 y 3 del análisis (4) acompañan la propuesta de emplazamiento preferencial en ciertas litologías para algunas asociaciones, así la Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* se encuentra principalmente en limolitas y secundariamente en areniscas, mientras que la Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus* se halla en arcilitas.

Icnofacies reconocidas

Las icnofacies según fueron establecidas por SEILACHER (1964) han resultado una herramienta importante en la interpretación de paleoambientes, sobre todo en ambientes marinos. Ellas constituyen una esquematización o concepción ideal de cómo debería de ser una determinada asociación de icnofósiles en un determinado ambiente, o dicho de otra forma, cual sería la asociación de icnofósiles esperada en un cierto ambiente. Esta asociación “esperada” sería recurrente en espacio y tiempo en una escala global, si las mismas condiciones ambientales se mantienen. A pesar de ello, el término icnofacies ha sufrido a menudo un mal uso, asignándose una asociación de distribución local, mal preservada o disminuida en diversidad por estrés ecológico a una icnofacies en particular. Algunos autores han pretendido forzar una asociación de icnofósiles cualquiera en una icnofacies, lo cual no es siempre posible (Goldring, 1993), dado que a menudo la alta variabilidad de las asociaciones que el investigador encuentra en el campo no se identifica claramente con una asociación esperada, la icnofacies. Este problema es frecuente en ambientes inestables donde la colonización se ve fuertemente afectada por el estrés que producen los cambios bruscos en los parámetros ecológicos. Si se procede de esta manera, forzando la asignación de una asociación a una icnofacies determinada, las inferencias paleoambientales que se extraigan pueden no ser del todo fiables. A este respecto GOLDRING (1993), señala que es más deseable integrar a los datos icnológicos cualquier otra información disponible, ya sea paleontológica o

sedimentológica, a fin de salvar las limitaciones que devienen al trabajar sólo en el marco de las icnofacies.

Los antecedentes de un enfoque icnofacial para la Formación Camacho, son escasos y escuetos (SPRECHMANN *et al.*, 1994a; b; SPRECHMANN & ACEÑOLAZA, 1999). Si bien la mención de las icnofacies de *Skolithos* y *Cruziana* por parte de estos autores representan los únicos antecedentes, no brindan detalles acerca de cómo se conforman las asociaciones icnológicas, información crucial para el reconocimiento de una icnofacies. A continuación se enumeran las icnofacies reconocidas en este trabajo en la Formación Camacho.

- *Icnofacies de Skolithos*

Esta icnofacies se reconoce en las asociaciones de *Ophiomorpha - Thalassinoides*, siendo indicadora de ambientes con una energía moderada a relativamente alta originada por corrientes u olas. Representa el litoral inferior a infralitoral, donde se depositan sedimentos limosos a limpios, bien seleccionados, propensos a erosión y depositación abrupta (FREY & PEMBERTON, 1984).

- *Icnofacies de Cruziana*

Las facies arcillosas con *Chondrites*, *Teichichnus*, *Rhizocorallium* y *Helicodromites* son asignables a la Icnofacies de *Cruziana*. La Asociación de *Chondrites - Teichichnus* registrada en las arcilitas de la Formación Camacho representa un ambiente en donde la energía era baja, y en consecuencia también lo era la tasa de sedimentación. Esto permitió el emplazamiento de estructuras profundas producidas por depositívoros que explotaron áreas del fondo donde predominaba la acumulación de materia orgánica.

- *Icnofacies de Psilonichnus*

La icnofacies de *Psilonichnus* se reconoce en la asociación de *Psilonichnus* de las localidades de Arazatí 2 y Rancho Quemado. A pesar de ser una asociación monotípica, este icnogénero es indicador fiable del backshore, entre el foreshore superior y el ambiente terrestre (FREY *et al.*, 1984).

- *Iconofacies de Trypanites*

La Iconofacies de *Trypanites* fue propuesta originalmente por FREY & SEILACHER (1980) para asociaciones de icnofósiles de sustratos duros (perforaciones). Ella fue subdividida luego por BROMLEY & ASGAARD (1993) en las Iconofacies de *Gnatichnus* y *Entobia*, estando caracterizada la primera por estructuras de bioerosión superficiales, mientras que la segunda se reconoce por la mayor profundidad de las perforaciones.

Esta iconofacies se registró en dos tipos de sustrato diferentes, bancos y acumulaciones de *Ostrea*, y en los limos consolidados del tope de la Formación Camacho. En ambos casos la profundidad de las perforaciones admite una asignación a la subdivisión “Iconofacies de *Entobia*” de BROMLEY & ASGAARD (1993). En las localidades con abundantes *Ostrea* se observa una alta icnodiversidad, representada por la Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora*, mientras que en los limos consolidados la icnodiversidad es relativamente más baja, ya que se hallaron sólo cinco icnoespecies de *Gastrochaenolites*, lo que se denomina en este trabajo Asociación de *Gastrochaenolites*. En ambos casos la asociación icnológica representa una superficie de omisión (FREY & PEMBERTON, 1984) en tiempo ecológico, no geológico. La modalidad alimentaria de los perforadores que generaron estas asociaciones es en su mayoría filtradora, lo cual implica un período de escasa depositación o depositación nula que permita el establecimiento de la comunidad de filtradores. En términos de batimetría esta iconofacies se sitúa en ambientes de aguas someras, y en lo concerniente a energía ella es característica de zonas de energía moderada a alta, lo que mantiene el sustrato limpio y una buena disponibilidad de nutrientes en suspensión.

- *Otros casos*

Si bien existen icnofósiles de sustrato leñoso (xylico) en la unidad analizada, los restos de maderas hallados no son lo suficientemente numerosos ni constituyen un sustrato trazable por una distancia considerable en la horizontal. Por este motivo no sería correcto referirse a la Iconofacies de *Teredolites*, ya que tal como fue definida originalmente (BROMLEY *et al.*, 1984), sería necesario que los icnofósiles se encuentren emplazados en un sustrato leñoso con una extensión areal relativamente grande en la horizontal (“*log grounds*”).

PALEOECOLOGÍA Y AMBIENTES SEDIMENTARIOS

La paleoecología como disciplina es la contraparte de la ecología, teniendo la paleoecología como objeto de estudio a las biotas que habitaron nuestro planeta en tiempos geológicos pasados. En esta escala temporal, el análisis paleoecológico se ve afectado muy frecuentemente por diversos factores que oscurecen el cristal de la ventana por la cual miramos hacia el pasado. Quizás el problema más conocido sea la no representación de ciertos grupos en el registro fósil, esto es el filtro tafonómico que los factores físico-químicos y biológicos (de límites a veces difusos) ejercen sobre los restos de los seres de una comunidad. Otras dificultades que enfrenta el investigador son las mezclas espacial y temporal de los integrantes de diferentes comunidades originales. La primera es producto del transporte que los restos orgánicos sufren, pudiendo reconocerse en algunos casos por la incompatibilidad de la asociación de fósiles con otras evidencias indicadoras de paleoambientes o por sus rasgos tafonómicos. La segunda, producto del retrabajo físico, biológico o de una situación de omisión en la sedimentación, conlleva a la mezcla de restos originados en tiempos (ecológicos o geológicos) diferentes en ambientes similares o distintos. Esta última puede reconocerse por la presencia conjunta de fósiles guía de diferente edad, o de organismos ecológicamente incompatibles.

Esta realidad que enfrenta el paleoecólogo deriva además en una nomenclatura diferente a la que utiliza el ecólogo. En ecología se utiliza el término comunidad para designar a un grupo de organismos que viven en una determinada área en un mismo momento, y que entablan relaciones de diversos tipos. El paleoecólogo sin embargo maneja el término asociación, ya que es muy difícil establecer si un cierto grupo de fósiles hallado en un estrato corresponde a una o más comunidades que se sucedieron en una misma área.

El actualismo es una herramienta importante del análisis paleoecológico, que consiste en un acercamiento al conocimiento de las asociaciones de fósiles mediante la comparación con sus análogos vivientes. Fue la escuela alemana de la *Actuopaläontologie* de donde se nutrió principalmente el actualismo (*e.g.* SCHÄFER,

1972) donde se enfatizaba el estudio tafonómico, las relaciones entabladas entre organismos actuales y su sustrato, con el fin de compararlos con sus contrapartes fósiles.

La icnología es una disciplina importante en el análisis paleoecológico, ya que mantiene cierta independencia de los problemas expuestos anteriormente. Al ser estructuras sedimentarias, los icnofósiles no son afectados por los procesos de transporte y degradación que sufren los restos orgánicos (excepto la diagénesis), y a menudo ocurren en rocas totalmente desprovistas de fósiles de cuerpo. Es muy raro que un icnofósil emplazado en un sustrato sedimentario sea transportado y ese hecho no sea evidente, a menos que se transporte un gran bloque, o que el sustrato sea lo suficientemente pequeño tal como una conchilla. Obviamente existen excepciones tales como los coprolitos, que constituyen un caso puntual. Por otra parte, si bien los icnofósiles no escapan al problema de la condensación temporal, es posible en ciertos casos reconocer este fenómeno por sus relaciones de corte entre sí, y por la identificación del estrato en el cual se originaron.

En el caso de la icnología, si bien el actualismo es una herramienta importante, el proceso ha sido un tanto a la inversa (FREY & SEILACHER, 1980), ya que se conocieron primero las relaciones icnofósiles-paleoambiente, antes que las de trazas actuales y sus ambientes, las que aún hoy en día son poco conocidas, un ejemplo de ello son las trazas actuales de aguas profundas. De todas formas, el conocimiento paleoicnológico es lo suficientemente robusto y coherente como para sobrellevar esa situación.

La diversidad es un parámetro en el cual los biólogos se han mostrado muy interesados, ya que frecuentemente refleja la evolución de una sucesión de comunidades, o cómo son éstas afectadas por los parámetros ecológicos. Ahora bien, el término icnodiversidad no es totalmente comparable al término diversidad, ya que los icnofósiles reflejan principalmente un comportamiento - podría hablarse de una diversidad etológica - y no siempre es fácil atribuirlos a un cierto taxón. No obstante, algunos icnofósiles poseen las "huellas dactilares" de los organismos causantes, es en estos casos que la icnología puede contribuir a un mejor conocimiento de la diversidad de una asociación de fósiles.

Es en esta línea de razonamiento, y basándose en datos actualísticos, que se ha podido registrar la presencia de varios taxa poco frecuentes o desconocidos en la Formación Camacho.

Diversidad

El estudio de algunos icnotaxa de esta unidad permitió la identificación precisa de la actividad de taxa con bajo potencial de fosilización - como es el caso de varios organismos de cuerpo blando - o de taxa con esqueletos duros, pero con una pobre representación debido a factores tafonómicos (VERDE, 2001d).

La relación entre icnotaxa y taxa desconocidos o poco frecuentes en la Formación Camacho se presenta en las tablas 4 y 5. En ellas se muestran además referencias de otros autores quienes asignaron estos icnotaxa a los mismos taxa a los efectos de comparación, y la calidad de registro de éstos últimos en la unidad citada.

Icnotaxa de fondos blandos	Organismo causante (este trabajo)	Asignación a este taxón por otros autores	Registro del taxón en la Formación Camacho
<i>Helicodromites</i> (R)	Poliqueto capitélido	POWELL (1977)	Nulo
<i>Ophiomorpha</i> (A)	Crustáceo thalassinídeo	FREY <i>et al.</i> (1978)	Muy escaso
<i>Psilonichnus</i> (C)	Crustáceo	FREY <i>et al.</i> (1984)	Nulo
<i>Thalassinoides</i> (A)	Crustáceo thalassinídeo	BROMLEY (1990)	Muy escaso
<i>Rosselia</i> (R)	Poliqueto terebéldo	NARA (1995)	Nulo

Tabla 4. Icnotaxa de sustratos blandos de la Fm. Camacho, para los cuales fue posible asignar un taxón productor de la traza. A: abundante, C: común, R: raro.

En la tabla 4 se observa que el registro de fósiles de cuerpo de los taxa productores es en general nulo o muy escaso, lo cual responde a un esqueleto débilmente mineralizado (*e.g.* crustáceos thalassinídeos), o a la ausencia total de esqueleto (*e.g.* poliquetos).

Iconotaxa de fondos duros	Organismo causante (este trabajo)	Asignación a este taxón por otros autores	Registro del taxón en la Formación Camacho
<i>Entobia</i> (A)	Esponjas cliónidas	BROMLEY (1970)	Nulo
<i>Gastrochaenolites</i> (A)	Bivalvos foládidos	KELLY & BROMLEY (1984)	Muy escaso
<i>Leptichnus</i> (R)	Briozoarios cheilostomados	TAYLOR <i>et al.</i> (1999)	Nulo
<i>Maeandropolydora</i> (A)	Poliquetos	BROMLEY (1994)	Nulo
<i>Oichnus</i> (C)	Gasterópodos murícidos o natícidos	BROMLEY (1981)	Escaso
<i>Pennatichnus</i> (C)	Briozoarios ctenostomados	MAYORAL (1988)	Nulo
<i>Pinaceocladichnus</i> (R)	Briozoarios ctenostomados	MAYORAL (1988)	Nulo
<i>Teredolites</i> (R)	Bivalvos teredínidos	KELLY & BROMLEY (1984)	Nulo

Tabla 5. Iconotaxa de sustratos duros de la Fm. Camacho, para los cuales fue posible asignar un taxón productor de la traza. A: abundante, C: común, R: raro.

La tabla 5 muestra que la mayoría de los taxa productores tienen un registro como fósiles de cuerpo nulo, esto es válido para aquellos con cuerpos totalmente blando (e.g. esponjas, poliquetos y briozoarios perforadores), o con esqueleto debilmente mineralizado (e.g. bivalvos teredínidos). En cambio los taxa con esqueletos fuertemente mineralizados muestran un registro escaso a muy escaso, dependiendo del grado de mineralización.

Al comparar la abundancia de ciertos iconotaxa ya sea de sustrato blando o duro, con la de sus taxa productores en la misma unidad, es notoria la importancia de tener en cuenta los primeros si se quiere realizar una estimación de la diversidad taxonómica.

Interacciones biológicas

Los icnofósiles registran diversa información: un determinado comportamiento, la presencia de un cierto taxón, parámetros ambientales y también en ciertos casos interacciones biológicas.

El estudio de los icnofósiles de la Formación Camacho permitió reconocer algunas interacciones entre los organismos del bentos del “Mar Entrerriense” que se describen a continuación.

Relaciones de predación

La predación es una interacción muy común en el registro fósil, este tipo de relación había sido documentada ya en esta unidad por marcas de predación sobre equinodermos (MARTÍNEZ, 1994a, b, 2001), las cuales se tratarán más adelante. Aquí se adicionan otros registros de este tipo de interacción biológica.

- Gasterópodos vs. bivalvos, balanos y braquiópodos

En la localidad de Cantera Geymonat se documentó una asociación de organismos de fondos duros, instalada directamente sobre el basamento cristalino. Dicha asociación está integrada por *Ostrea*, *Pododesmus*, pectínidos indet., *Trophon*, braquiópodos indet. y balanos indet. En ella se pudo observar *Oichnus* sobre los bivalvos *Ostrea* y *Pododesmus*, además de estar presente sobre balanos y braquiópodos indeterminados (VERDE, 2001c).

El mayor número de ejemplares de *Oichnus* (Lám. VII C-F) fue hallado sobre *Pododesmus* de todos los tamaños, siguiéndole en abundancia los emplazados sobre juveniles de *Ostrea*. Los restos de balanos predados hallados hasta el momento contabilizan solamente un ejemplar, al igual que los de braquiópodos. En estos casos, es probable que el bajo número de *Oichnus* encontrados se deba a que los balanos están mal preservados (en su mayoría totalmente desarticulados), y los restos de braquiópodos son muy escasos en relación al resto de la malacofauna. Por el momento, la asignación a *Trophon* de los ejemplares de *Oichnus* hallados en esta asociación es la hipótesis más fuerte, ya que no se han encontrado restos de otros potenciales predadores en esta asociación.

Si bien había una buena disponibilidad de presas en la comunidad original – teniendo en cuenta el alto número de tests de *Ostrea* – se observó una marcada preferencia de predación sobre *Pododesmus*, seguida por los ejemplares juveniles de *Ostrea*.

El hecho de que sólo los ejemplares juveniles de *Ostrea* sean portadores de *Oichnus* se explica fácilmente por el gran tamaño que alcanzan estos bivalvos, y el considerable grosor de sus valvas, que en algunos casos supera los 3 cm. La preferencia de predación sobre *Pododesmus*, radica en lo delgado de sus valvas, aún en ejemplares de mayores dimensiones que *Ostrea*.

La presencia de ejemplares de *Oichnus* sobre estos organismos permitió reconstruir, al menos en parte, la cadena trófica de una antigua comunidad de sustratos duros en la Formación Camacho. Además se pudo apreciar lo subestimado del registro de fósiles de cuerpo del predador (*Trophon*), los cuales en el afloramiento estudiado eran muy escasos (un ejemplar y fragmentos), si se compara con la abundancia de *Oichnus*. Esta comparación entre la abundancia de *Trophon* y *Oichnus* no debe tomarse linealmente, dado que un único individuo (el predador) realiza numerosos ataques a lo largo de toda su vida.

El registro conocido de *Oichnus* corresponde en general a ocurrencias sobre bivalvos y gasterópodos. El hecho de haber hallado una valva de braquiópodo portadora de este icnogénero es algo inusual si se tiene en cuenta que estos animales resultan repelentes a los predadores (THAYER, 1985). De la misma manera, la presencia de *Oichnus* sobre un ejemplar de balano parece algo accidental si se tiene en cuenta el tamaño de la presa, la cual no habría sido muy redituable en términos energéticos para el predador.

- Crustáceos vs. equinodermos?

MARTÍNEZ (1994a, b, 2001) describió ejemplares de *Monophoraster duboisi* procedentes de la Formación Camacho, los cuales presentaban rupturas cicatrizadas en los márgenes del test, indicando que el daño había sido reparado por los equinoideos. Este mismo autor infirió que las rupturas en los test de *Monophoraster duboisi* podrían deberse al ataque fallido por parte de cangrejos, basándose en la presencia de éstos en la misma localidad y facies que *Monophoraster*, y en los datos de DODD *et al.* (1985) quienes mencionan a estos crustáceos como predadores de los equinoideos. Muy probablemente, estas rupturas cicatrizadas correspondan al ataque fallido de algún predador, ya que como señala MARTÍNEZ (1994b), no presentan el patrón esperado que tendrían si hubiesen sido producidas por agentes físicos. Ahora bien, estas marcas de

predación no poseen estructura característica de tipo “huella dactilar” (e.g. *Oichnus*), que permitan asignarlas a cangrejos, por lo cual se plantea aquí la duda, quedando abierta la posibilidad de confirmar o no esta hipótesis con un análisis más detallado de nuevos materiales fósiles, pero sobre todo con estudios actualísticos en acuarios y tafonomía experimental en el campo.

Parasitismo

La relación de parasitismo está registrada en la Formación Camacho a través de los icnotaxa *Ostreoblabe* (Lám. VII G) y posiblemente *Conchotrema* (Lám. VI C) emplazados sobre *Ostrea*. El primero tiene una contraparte actual bien conocida, los “*mud blisters*”, que corresponden a la invasión de la cavidad del manto de algunas ostras por parte de poliquetos (VOIGT, 1965). *Ostreoblabe* no es una perforación verdadera, sino una deformidad causada al hospedero en vida, el que segrega capas de su conchilla tratando de envolver y aislar un cuerpo extraño, en este caso un poliqueto. La interpretación de que los “*mud blisters*” fósiles son respuesta a la presencia de un poliqueto se basa en la forma cilíndrica alargada de las deformidades.

El caso de *Conchotrema* que es una perforación verdadera, es más problemático, sin embargo, en su descripción original, TEICHERT (1945) asigna este icnogénero a la actividad de “gusanos” parásitos sobre invertebrados. Es sobre esta base que se infiere la relación de parasitismo, aunque un análisis más profundo de su distribución sobre las valvas de *Ostrea* de la Formación Camacho podrá arrojar un resultado más confiable.

Comensalismo

Maeandropolydora (Lám. VII B) es una estructura de bioerosión muy común en las valvas de *Ostrea* de la Formación Camacho. Ocurre en forma numerosa y con dos tipos básicos de orientación sobre este bivalvo, al azar u ordenados de forma preferentemente perpendicular a la comisura del bivalvo, y con sus aberturas sobre los bordes de la valva. La orientación al azar indicaría una colonización de las valvas luego de la muerte del bivalvo, en donde los poliquetos no habrían buscado el beneficio de las corrientes de agua entrantes y salientes del hospedero. En el caso de la ocurrencia en forma ordenada, perpendicular a la comisura y con las aberturas sobre los bordes de las valvas, es claro que los poliquetos perforadores responsables de *Maeandropolydora* se establecieron buscando la mejor ubicación para aprovechar las corrientes de agua que producía el bivalvo hospedero (PICKERILL, 1976).

Facilitamiento de colonización

Este tipo de interacción entre organismos es indirecta, ya que a diferencia de la predación o el parasitismo no hay un contacto físico. No obstante, son frecuentes en el registro fósil los casos de facilitación de colonización, donde la presencia previa de una especie o comunidad favorecen el establecimiento de otras en esa misma área. Estos casos están registrados generalmente en base a fósiles de cuerpo. En este trabajo se pudo documentar el facilitamiento de colonización en dos casos a través del estudio de los icnofósiles.

El primer caso lo constituyen los bancos de *Ostrea*, emplazados sobre un sustrato originalmente blando compuesto de limos. La presencia de estos bancos con abundantes valvas de tamaño y grosor considerable, y con una extensión importante en la horizontal, permitió la subsecuente colonización de esas áreas por parte de habitantes de fondos duros, los cuales habrían estado imposibilitados de vivir allí con el sustrato original. Estos habitantes de fondos duros están registrados por la Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* en varias localidades.

El otro caso de facilitamiento de colonización se observó en asociaciones de icnofósiles de fondos blandos en las facies limolíticas de la localidad de San Pedro. En la parte basal del afloramiento de esa localidad se halló el icnogénero *Chondrites*, que en algunas zonas aparece restringido al relleno de *Thalassinoides*, donde es muy abundante. Este tipo de distribución de *Chondrites* sugiere una modificación diferencial del sustrato por parte de la actividad depositívora de los crustáceos que generaron *Thalassinoides*, tal vez un enriquecimiento en materia orgánica por los restos de excreción o partículas rechazadas por los crustáceos. De esta forma, los organismos causantes de *Chondrites* tuvieron una selección preferencial por la explotación del relleno de *Thalassinoides*, facilitando la colonización de un estrato en zonas enriquecidas en nutrientes por la actividad de los habitantes anteriores de ese fondo.

Significado paleoecológico y paleoambiental de las asociaciones icnológicas

Asociación de Thalassinoides – Ophiomorpha

Desde un punto de vista ecológico esta asociación se interpreta como originada en un sustrato permanentemente sumergido, bajo condiciones de energía moderadamente alta,

dada la baja profundidad, lo cual permitió el establecimiento de filtradores y depositívoros en el mismo hábitat. La presencia de ejemplares de gran tamaño sugiere una buena disponibilidad de oxígeno y nutrientes tanto en suspensión como en depósito. En lo que a salinidad se refiere, la asociación icnológica no es indicativa de un rango preciso, aunque tomando en cuenta la fauna asociada (siguiendo a GOLDRING, 1993), la Asociación de *Chionopsis* – *Mactra* (*sensu* MARTÍNEZ, 1994a), es factible inferir un marcado predominio de condiciones de salinidad marina normal, a diferencia de lo planteado por SPRECHMANN *et al.* (2000; 2001) y SPRECHMANN & ACEÑOLAZA (1999), quienes determinaron salinidades desde oligohalinas a polihalinas. Se registraron en algunos casos niveles centimétricos y rellenos de *Thalassinoides* conformados por *Tibikoia fudoensis*. La presencia abundante de estos pellets señala eventos de biodepositación en donde los organismos filtradores pueden acelerar hasta ocho veces la tasa de sedimentación de materiales finos (HAVEN & MORALES-ALAMO, 1966). Estos eventos puntuales de biodepositación son más marcados en organismos actuales en los meses de temperaturas altas (HAVEN & MORALES-ALAMO, 1966). Por ende sería factible pensar que los depósitos centimétricos de *Tibikoia* en la Formación Camacho podrían deberse a las diferencias estacionales de temperatura, y corresponder a los meses de verano.

Asociación de Pilonichnus

Esta asociación es de gran importancia en la interpretación paleoambiental, ya que es indicadora del *backshore*, entre el *foreshore* superior y el ambiente terrestre (FREY *et al.*, 1984). Por ello, permite reconocer uno de los límites más importantes en la división de paleoambientes, la transición entre el dominio marino y el continental. Estas inferencias son congruentes con las de UBILLA *et al.* (1990), quienes en base a la presencia de restos de flamencos y otros vertebrados interpretaron los niveles inmediatos subyacentes como depositados en cuerpos de agua someros (lagunas y lagos), salinos o alcalinos, o riberas de playas de aguas salobres. No se hallaron fósiles de cuerpo de organismos marinos en los niveles donde aparece esta asociación icnológica. En esta situación no es posible realizar inferencias respecto a la salinidad, aunque dada la situación marginal de la asociación, y la presencia de restos de vertebrados terrestres, es probable que la salinidad haya sido muy fluctuante, no alcanzando a ser normal marina.

Asociación de Chondrites – Teichichnus

El predominio de icnotaxa que etológicamente son asignables a depositívoros inmóviles profundos permite inferir que esta asociación se instaló en un fondo muy rico en nutrientes. El pequeño tamaño de los icnofósiles sugiere una disponibilidad de oxígeno disminuida (SAVRDA *et al.*, 1984; SAVRDA & BOTTJER, 1986), probablemente a causa de la gran cantidad de materia orgánica soterrada. Es posible además que este bentos se desarrollara bajo un régimen de baja tasa de sedimentación, ya que todos los icnofósiles explotan capas profundas. No obstante, en algunas zonas la asociación se vuelve monotípica, dominada totalmente por *Chondrites*, lo cual es comparable a los ejemplos de VOSSLER & PEMBERTON (1988), quienes interpretaron las ocurrencias monotípicas masivas de *Chondrites* como una respuesta al enterramiento de materia orgánica por eventos de depositación súbita. Una característica constante de los niveles arcillosos donde ocurre esta asociación es la ausencia casi total de fósiles de cuerpo. No obstante, su intercalación con la Asociación de *Thalassinoides* - *Ophiomorpha* (acompañada de la Asociación de *Chionopsis* – *Mactra*), y su condición de batimetría relativamente mayor hacen pensar que la salinidad sería la misma, marina normal.

Asociación de Gastrochaenolites

Esta asociación icnológica se sitúa en un subambiente puntual fácil de identificar (BROMLEY, 1994), la zona submareal inmediata costera (*foreshore* superior), con muy escasa profundidad. Allí predominan los organismos filtradores, dada la alta energía que se alcanza en ese hábitat por la acción del oleaje. Los icnotaxa hallados corresponden en su totalidad a bivalvos perforadores suspensívoros, asignables al icnogremio de fondos duros IG-V de BROMLEY & ASGAARD (1993), lo cual es congruente con el paleoambiente aquí propuesto. Así mismo, asociaciones de icnofósiles muy similares a ésta (LEWY, 1985; BROMLEY, 1994) han sido interpretadas como pertenecientes a este mismo tipo de ambientes. El desarrollo de esta asociación icnológica encierra además connotaciones sedimentológicas. Por un lado se destaca el reconocimiento de “*hardgrounds*” en el registro local, en las facies limolíticas, lo cual era desconocido hasta el momento, y en segundo lugar el desarrollo de una superficie de omisión (al menos en tiempo ecológico) en las limolitas consolidadas, condición necesaria para el establecimiento y desarrollo de una comunidad madura de filtradores. Una interpretación de la sucesión de procesos que dieron lugar al “*hardground*” con *Gastrochaenolites* se explica en la figura 12. Paleogeográficamente, la Asociación de

Gastrochaenolites distribuida en una amplia zona (al menos unos 11,5 km), sugiere el desarrollo de una costa rocosa constituida por limolitas consolidadas entre las localidades de La Negra 1 y norte del Arroyo El Caño (fig. 13).

Asociación de Gastrochaenolites – Maeandropolydora

Es notorio el dominio de icnofósiles asignables a organismos filtradores en esta asociación, que es bastante diversa, y posee una alta abundancia de ejemplares de la mayoría de los icnotaxa que la componen. Esto sugiere una disponibilidad de nutrientes en suspensión elevada. Se infiere en este caso un ambiente poco profundo y de energía elevada, lo cual garantizó la existencia de nutrientes en suspensión durante un tiempo considerable, permitiendo la maduración de una comunidad primordialmente suspensívora. Tanto los organismos responsables de algunos de los icnofósiles (*Entobia*, *Pennatichnus*, *Pinaceocladichnus*, *Leptichnus*, *Oichnus*) y los fósiles de cuerpo asociados en este caso (braquiópodos, pectínidos y gasterópodos), especialmente en el caso de Cantera Geymonat, son indicadores de una salinidad marina normal para los ambientes en donde se presenta esta asociación. No se descarta la posibilidad de una salinidad menor para los bancos de ostreidos de Arazatí, dado que allí la icnodiversidad es muy baja y no se hallaron fósiles indicadores de una salinidad marina normal en esa localidad.

Asociación de Teredolites

La asociación en cuestión se documentó en base a escasos fragmentos de maderas con *Teredolites*. Estas maderas no están relacionadas a un ambiente en particular, sino que estuvieron a la deriva durante un tiempo prolongado, tal cual lo evidencian los numerosos ejemplares de *Teredolites* que poseen. Dado lo escaso del material hallado, y por la naturaleza errática de este tipo de sustrato (independiente de los sedimentos del fondo), sería muy aventurado plantear alguna inferencia paleoambiental en base a esta asociación icnológica.

ICNOFÓSILES VS. LITOLOGÍA

Estudios previos (SERRA, 1943), establecieron una división a gran escala de litologías en la Formación Camacho, a saber: a) bancos conchíferos y arenas finas blancas y b)

depósitos areno-arcillosos gris-verdosos. MARTÍNEZ (1994a) también reconoció la existencia de estos dos grandes grupos de litologías en la unidad, y propuso informalmente los Miembros “Cerro Bautista” para las primeras, y “San Pedro” para las segundas, los cuales son operativos en la práctica. En el transcurso de este trabajo se pudo constatar que el Miembro San Pedro es el que presenta una gran variedad de asociaciones de trazas fósiles, mientras que el Miembro Cerro Bautista resultó virtualmente estéril hasta el momento. La excepción a este patrón es la localidad de Cantera Geymonat, donde se observa una alta icnodiversidad de trazas de sustrato duro, aunque en este caso se trata de un afloramiento atípico del Miembro Cerro Bautista, ya que posee una acumulación importante de *Ostrea*. De hecho el emplazamiento de los icnofósiles de esta localidad dependió de la presencia de este molusco, antes que de la litología. Este patrón probablemente se deba a las condiciones de depositación del Miembro Cerro Bautista, en un ambiente costero, bajo un régimen de muy alta energía, con una altísima tasa de aporte de sedimentos terrígenos (MARTÍNEZ, 1994a) y tal vez con una salinidad altamente variable, todo lo cual contribuyó al establecimiento de un ambiente altamente estresante.

CONSIDERACIONES FINALES

Sistemática

La revisión sistemática de los icnofósiles de la Formación Camacho permitió confirmar la hipótesis de que la icnodiversidad de esta unidad estaba subestimada.

Se describieron en total 25 icnogéneros, 13 de sustrato blando y 12 de sustrato duro, con 15 icnoespecies los primeros y 17 los segundos respectivamente. De los icnofósiles de sustrato blando se describieron además un nuevo icnogénero y una nueva icnoespecie correspondiente a la actividad de crustáceos thalassínidos, *Maiakarichnus currani*, y una nueva icnoespecie de *Rosselia*, *R. martinezi*.

Se dio a conocer además una nueva icnoespecie de *Gastrochaenolites*, *G. tuberculatus*.

Asociaciones de icnofósiles

Las asociaciones

El análisis de los icnofósiles de esta unidad desde el punto de vista de las asociaciones es un aporte novedoso de este trabajo, donde se reconocieron seis asociaciones de icnofósiles. Las tres asociaciones icnológicas de sustrato blando son: la Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* (emplazada sobre limolitas y secundariamente sobre areniscas), la Asociación de *Psilonichnus* (hallada sobre limolitas), y la Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus* (instalada sobre arcilitas). Las asociaciones de sustrato duro son: la Asociación de *Gastrochaenolites*, proveniente de limolitas consolidadas, la Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora*, emplazada sobre valvas de *Ostrea*, y la Asociación de *Teredolites*, característica de sustratos leñosos.

Las icnofacies

Se logró asignar la mayoría de las asociaciones icnológicas establecidas a las icnofacies de *Skolithos*, *Cruziana*, *Psilonichnus* y *Trypanites*. El reconocimiento de la primera se realizó en base a la Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha*. La Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus* permitió determinar que se estaba en presencia de la Icnofacies de *Cruziana*. La Icnofacies de *Psilonichnus* se reconoció por la asociación

homónima, y la de *Trypanites* por las asociaciones de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora* y la de *Gastrochaenolites*.

Los análisis numéricos

El análisis de agrupamiento de localidades, según su contenido de icnofósiles de sustrato blando arrojó un grupo con las localidades más representativas del Miembro San Pedro, y dos grupos integrados por localidades de baja icnodiversidad, uno de ellos con predominancia de localidades del Miembro Cerro Bautista.

El análisis de agrupamiento de localidades según su contenido de icnofósiles de sustrato duro resultó coherente con los datos de campo, ya que se unieron en un grupo las localidades con *Ostrea*, portadoras de la Asociación de *Gastrochaenolites* – *Maeandropolydora*; y por otra parte, forman un grupo distinto las localidades con limolitas consolidadas que poseen *Gastrochaenolites*.

Los resultados del análisis de agrupamiento de icnotaxa de sustrato blando muestran seis grupos, dos de los cuales respaldan el establecimiento de las asociaciones de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha* y *Chondrites* – *Teichichnus* propuestas en base a las observaciones de campo.

Finalmente, el análisis de agrupamiento de litologías según su contenido de icnofósiles de sustrato blando arrojó tres grupos, dos de los cuales confirman el emplazamiento preferencial en limolitas y secundariamente areniscas para la Asociación de *Thalassinoides* – *Ophiomorpha*, y en arcilitas para las Asociación de *Chondrites* – *Teichichnus*.

Distribución general de los icnofósiles en la Formación Camacho.

La mayoría de los icnofósiles, tanto de sustrato duro como de sustrato blando ocurren en afloramientos pertenecientes al Miembro San Pedro, debido probablemente a que las condiciones ambientales eran estables. La ocurrencia de icnofósiles en el Miembro Cerro Bautista es esporádica, salvo en Cantera Geymonat, donde su emplazamiento dependió más de la presencia de *Ostrea* que de la litología presente. La ausencia casi total de icnofósiles en el Miembro Cerro Bautista se atribuye a condiciones ambientales cambiantes, por ejemplo sedimentación súbita, las cuales producían estrés ecológico.

Paleoecología y paleoambientes

Diversidad

Los estudios de icnología sistemática permitieron registrar de forma indirecta la presencia de varios taxa (en general de bajo potencial de fosilización), que tenían un registro escaso o nulo en la Formación Camacho. Entre ellos se cuentan esponjas, poliquetos, briozoarios, bivalvos, gasterópodos y crustáceos.

Interacciones biológicas

La presencia de *Oichnus simplex* permitió registrar la acción predatora de gasterópodos (posiblemente del género *Trophon*) principalmente sobre bivalvos (*Pododesmus* y *Ostrea*), y secundariamente sobre balanos y braquiópodos.

Otros casos de predación sobre equinoideos (registrados previamente por otros autores) son reanalizados y se plantea la duda acerca de la identidad del predador, ya que las trazas no presentan una estructura asignable a un taxa en particular.

Ostreoblabe indica una relación de parasitismo sobre *Ostrea* posiblemente por parte de un poliqueto, mientras que la ocurrencia de *Conchotrema* sobre este mismo bivalvo sugiere con ciertas reservas, una relación similar.

La ocurrencia de ejemplares de *Maeandropolydora* orientadas sobre valvas de *Ostrea* es interpretada como producto de una relación de comensalismo.

El facilitamiento de colonización se registró en dos casos. Por un lado, el facilitamiento de colonización de fondos originalmente blandos por parte de organismos de fondos duros a través de la presencia de *Ostrea* con diversas estructuras de bioerosión. En otro caso se identificó la colonización selectiva de fondos blandos por depositívoros, causada por enriquecimiento en nutrientes producido por moradores anteriores.

Batimetría

Los sedimentos de la Formación Camacho son considerados depositados en ambientes litorales, evidenciándose en algunos afloramientos una somerización hacia el tope, tal cual lo señala la secuencia vertical de las asociaciones icnológicas, en el pasaje de asociaciones submareales a intertidales.

Salinidad

La salinidad fue variable, pero se observa un predominio de depósitos originados en un ambiente normal marino, tal cual lo indican los fósiles de cuerpo y los organismos responsables de algunos icnofósiles, en especial los de fondos duros.

Paleogeografía

Se postula el desarrollo de una costa rocosa constituida por limolitas consolidadas, la cual tuvo una extensión de al menos unos 11,5 km (entre las localidades de La Negra 1 y Norte del Arroyo El Caño), y se evidencia por la presencia de la Asociación de ***Gastrochaenolites***.

Se documenta además un afloramiento (Cantera Geymonat) indicativo de una costa rocosa formada sobre gneiss, la cual fue reconocida por sus fósiles de cuerpo e icnofósiles.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ACEÑOLAZA, F.G. & ACEÑOLAZA, G.F. 2000. Trazas fósiles del Terciario marino de Entre Ríos (Formación Paraná, Mioceno Medio), República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)*, 64: 209-233.
- ALROY, J. 1992. Conjunction among taxonomic distributions and the Miocene mammalian biochronology of the Great Plains. *Paleobiology*, 18: 326-343.
- ANDREWS, H.N.Jr. 1955. Index of generic names of fossil plants, 1820-1950. *Bulletin of the U.S. Geological Survey*, 1013, 262 pp.
- BAIRD, G.C., SROKA, S.D., SHABICA, C.W. & Kuecher, G.J. 1986. Taphonomy of middle Pennsylvanian Mazon Creek area fossil localities, northeast Illinois: significance of exceptional fossil preservation in syngenetic concretions. *Palaios*, 1: 271-285.
- BERGER, W. 1957. Eine spiralförmige Lebensspur aus dem Rupel der bayrischen Beckenmolasse. *Neues Jahrbuch Geologie, Paläontologie, Monatshefte*, 1957: 538-540.
- BERTLING, M. 1992. *Arachnostega* n. ichnog. burrowing traces in internal moulds of boring bivalves (Late Jurassic, Northern Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 66(1/2): 177-185.
- BOSSI, J.C. & R. NAVARRO. 1991. *Geología del Uruguay*. 1-970 pp. Dpto. Publicaciones, Univ. República, Montevideo.
- BROMLEY, R.G. 1970. Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* PORTLOCK as an example. En CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Eds.), *Trace fossils, Geological Journal, Special Issue*, 3 :49-90. Seel House Press, Liverpool.
- BROMLEY, R.G. 1981. Concepts in ichnotaxonomy illustrated by small round holes in shells. *Acta Geologica Hispana*, 16:55-64.
- BROMLEY, R.G. 1990. *Trace fossils, biology and taphonomy*. 280 pp. Unwin Hyman, London.
- BROMLEY, R.G. 1994. The palaeoecology of bioerosion. En DONOVAN, S.K. (Ed.) *The palaeobiology of trace fossils*, John Wiley & Sons, Chichester: 134-154.
- BROMLEY, R.G. 1996. *Trace fossils. Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, 361pp.
- BROMLEY, R.G. & ASGAARD, U. 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos*, 2: 93-116.
- BROMLEY, R.G. & D'ALESSANDRO, A. 1983. Bioerosion in the Pleistocene of southern Italy: ichnogenera *Caulostrepsis* and *Maeandropolydora*. *Rivista di Paleontologia e Stratigrafia*, 89: 289-309.
- BROMLEY, R.G., PEMBERTON, S.G. & RAHMANI, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* Ichnofacies. *Journal of Paleontology*, 58(2): 488-498.
- BROMLEY, R.G. & RICHTER, B. 1999. Direkte skanning: Ny teknik til illustrering af geologisk materiale. *Geologisk Tidsskrift*, 4: 1-10.

- BRONGNIART, A.T. 1828. *Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe*. Vol. 1: 1-136. Dufour & Ocagne, Paris.
- BRONN, H.G. 1838. *Lethaea geognostica oder Abbildungen und Beschreibungen der für die Gebirgsformationen bezeichnendsten Versteinerungen*. V. 2: 673-1350.
- CAMERON, B. 1969. New name for *Paleosabella prisca* (MCCOY), a Devonian worm-boring, and its preserved probable borer. *Journal of Paleontology*, 43: 189-192.
- CAORSI, J.H. & GOÑI, J.C. 1958. Geología uruguaya. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 37: 1-73.
- CHAMBERLAIN, C.K. 1971. Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 45: 212-246.
- CLARKE, J.M. 1908. The beginnings of dependent life. *New York State Museum Bulletin*, 121:146-169.
- CRISCI, J.V. & LÓPEZ ARMENGOL, M.F. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografías de la OEA, Serie Biología, Nº 26, 128 pp.
- CURRAN, H.A. 1976. A trace fossil brood structure of probable callianassid origin. *Journal of Paleontology*, 50(2): 249-259.
- CURRAN, H.A. 1994. The palaeobiology of ichnocoenoses in Quaternary Bahamian-style carbonate environments: the modern to fossil transition. En DONOVAN, S.K. (Ed.), *The palaeobiology of trace fossils*: 83-104. Wiley, Chichester.
- CURRAN, H.A. & FREY, R.W. 1977. Pleistocene trace fossils from North Carolina (U.S.A.), and their Holocene analogues. En CRIMES, T.P. & HARPER, J.C. (Eds.), *Trace fossils 2. Geological Journal Special Issues*, 9: 139-162. Seel House Press, Liverpool.
- DAHMER, G. 1937. Lebensspuren aus dem Taunusquarzit und den Siegener Schichten (Unterdevon). *Preuss. Geol. Landesanst. Jahrb.* 1936, V. 57: 523-539.
- DARWIN, C. 1839. *Narrative of the surveying voyages of his Majesty's ships...*, 3: XIV + 1-615 pp. Colburn, London.
- DEL RÍO, C.J. & MARTÍNEZ, S. 1998a. El Mioceno marino en la Argentina y en el Uruguay. En DEL RÍO, C.J. (Ed.), *Moluscos marinos miocenos de la Argentina y del Uruguay*, Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires, Nº 15: 5-25.
- DEL RÍO, C.J. & MARTÍNEZ, S. 1998b. Clase Bivalvia. En DEL RÍO, C.J. (Ed.), *Moluscos marinos miocenos de la Argentina y del Uruguay*, Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires, Nº 15: 48-83.
- DE SAPORTA, G. 1884. *Les organismes problématiques des anciennes mers*. 100 pp, Masson, Paris.
- DICE, C.R. 1945. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*, 26: 297-302.
- DODD, J.R., ALEXANDER, R.R. & STANTON, R.J.JR. 1985. Population dynamics in *Dendraster*, *Merriamaster* and *Anadara* from the Neogene of the Kettleman Hills, California. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52: 61-76.
- EHRENBERG, K. 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse. *Paläontologische Zeitschrift*, 23: 354-359.

- EKDALE, A.A. 1992. Muckraking and mudslinging: the joys of deposit-feeding. *En* MAPLES, C.G. & WEST, R.K. (Eds.), *Trace Fossils*. Publication of the Paleontological Society, Short courses in Paleontology, N° 5: 145-171.
- FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1971. Estado actual de nuestros conocimientos sobre los moluscos fósiles del Uruguay. III (continuación). *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 3(21): 131-154.
- FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1973. Ibidem, Ibidem, 3(23-24): 203-240.
- FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1976. Nuevos gastrópodos marinos de la Formación Camacho (Entrerriana) (Mioceno Superior de Uruguay). *Comunicaciones paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1(6): 135-147.
- FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1985. Nuevas especies de gastrópodos marinos de la Formación Camacho (Mioceno Superior de Uruguay). I. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 6(48): 257-285.
- FIGUEIRAS, A. & BROGGI, J. 1986. Nuevas especies de gastrópodos marinos de la Formación Camacho (Mioceno Superior de Uruguay). II. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 6(49): 341-354.
- FIGUEIRAS, A. & MARTÍNEZ, S. 1995. Nueva especie de *Glottidia* (Brachiopoda, Lingulidae) del Mioceno (Formación Camacho) de Uruguay. *Ameghiniana*, 32(4): 385-390.
- FRANCIS, J.C. & MONES, A. 1965. Sobre el hallazgo de *Cardiatherium Talicei* n. sp. (Rodentia, Hydrochoeridae) en la playa Kiyú, Departamento de San José, República Oriental del Uruguay. *Kraglieviana*, I (1): 3-44.
- FREY, R.W., CURRAN, H.A. & PEMBERTON, S.G. 1984. Tracemaking activities of crabs and their environmental significance: the ichnogenus *Psilonichnus*. *Journal of Paleontology*, 58 (2): 333-350.
- FREY, R.W., HOWARD, J.D. & PRYOR, W.A. 1978. *Ophiomorpha*: its morphologic, taxonomic and environmental significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 23:199-229.
- FREY, R.W. & PEMBERTON, S.G. 1984. Trace fossil facies models. *En* WALKER, R.G. (Ed.), *Facies models* (2nd Edition), Geoscience Canada, reprint series 1: 189-207.
- FREY, R.W. & SEILACHER, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, 13: 183-207.
- FU, S. 1991. Funktion, Verhalten un Einteilung fucoider un lophoctenoider Lebensspuren. Institut Senckenberg. *Courier Forschung*, 135: 1-79.
- FÜRSICH, F.T. 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. *Comunicações do Serviços Geológicos de Portugal*, 67: 153-168.
- GEINITZ, H.B. 1846. *Grundriss der Versteinerungskunde*. 815 pp. Arnold, Dresden & Leipzig.
- GOLDRING, R. 1993. Ichnofacies and facies interpretation. *Palaios*, 8: 403-405.
- GOLDRING, R. 1996. The sedimentological significance of concentrically laminated burrows from Lower Cretaceous Cambentonites, Oxfordshire. *Journal of the Geological Society of London*, 153: 255-263.
- GOSO, H. & BOSSI, J.C. 1966. Cenozoico. *En* BOSSI, J.C. (Ed.), *Geología del Uruguay*:

- 259-305. Universidad de la República. Montevideo.
- GROOM, T. 1902. The sequence of the Cambrian and associated beds of the Malvern Hills. *Geol. Soc. London Quart. Journal*, 58: 89-149.
- HAKES, W.G. 1976. Trace fossils and depositional environment of four clastic units, Upper Pennsylvanian megacyclothems, northeast Kansas. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 63: 1-46.
- HALDEMAN, S.S. 1840. *Supplement to number one of "A monograph of the Limniades, and other freshwater univalve shells of North America", containing descriptions of apparently new animals in different classes, and the names and characters of the subgenera in Paludina and Anculosa*. 3pp. (Philadelphia).
- HÄNTZSCHEL, W. 1962. Trace fossils and Problematica. En MOORE, R.C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W, W 177-W 245. Geological Society of America & University of Kansas Press, New York & Lawrence, Kansas.
- HÄNTZSCHEL, W. 1975. Trace fossils and Problematica. En TEICHERT, C. (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*, Part W, Miscellanea, Supplement 1. Geological Society of America and University of Kansas Press, 269 pp.
- HATAI, K., KOTAKA, T. & NODA, H. 1970. Supplementary note on the faecal pellets from the early Miyagian Kogota Formation, Kogota-Machi, Miyagi Prefecture, Northeast Honshu, Japan. *Saito Ho-on Kai Museum, Res. Bull.* Nº 39: 7-11.
- HAVEN, D.S. & MORALES-ALAMO, R. 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnology and Oceanography*, 11: 487-498.
- HAY, W.W. & SOUTHAM, J.R. 1978. Quantifying biostratigraphic correlation. *Ann. Rev. Earth and Planetary Sci.*, 6: 353-375.
- HEER, O. 1877. *Flora Fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schwiz*. 182 p. J.Würster & Co.
- HITCHCOCK, E. 1858. *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, especially its footprints*. 220 pp., W. White, Boston.
- HOWARD, J.D. 1966. Characteristic trace fossils in Upper Getaceous sandstones of the Book Cliffs and Wasatch Plateau. *Utah Geol. Mineral. Survey, Central Utah, Coal Bull.*, 80: 35-53.
- JOHNSON, M.E. 1988. Hunting for ancient rocky shores. *Journal of Geological Education*, 36: 147-154.
- KELLY, S.R.A. & BROMLEY, R.G. 1984. Ichnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology*, 27 (4): 793-807.
- LECH, R.R., ACEÑOLAZA, F.G. & GRIZINIK, M.M. 2000. Icnofacies de *Skolithos-Ophiomorpha* en el Neógeno del valle inferior del Río Chubut, Provincia del Chubut, Argentina. En ACEÑOLAZA, F.G. & HERBST, R. (Eds.), *El Neógeno de Argentina*, INSUGEO, *Serie de Correlación Geológica*, 14: 147-161.
- LEWY, Z. 1985. Paleoecological significance of Cretaceous bivalve borings from Israel. *Journal of Paleontology*, 59 (3): 643-648.
- LEYMERIE, M.A. 1842. Suite de mémoire sur le terrain Crétacé du département de l'Aube. *Mem. Soc. Géol. Fr.*, 5: 1-34.

- LUNDGREN, S.A.B. 1891. Studier öfver fossilförande lösa block. *Geol. Fören. Stockholm, Förhandl.*, 13: 111-121.
- MARTÍNEZ, S. 1994a. *Bioestratigrafía (Invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay)*. Tesis Doctoral número 2722, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 346 pp. (inérita).
- MARTÍNEZ, S. 1994b. Evidencias de predación en *Monophoraster duboisi* (Echinoidea: Monophorasteridae) (Mioceno, Uruguay). *Paleociencias del Uruguay, Número Especial: I Jornadas de Paleontología del Uruguay*: 25.
- MARTÍNEZ, S. 2001. Predation on the Late Miocene echinoid *Monophoraster duboisi* (Cotteau, 1884) (Camacho Formation, Uruguay). *Boletim de Resumos del XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*: 102.
- MARTÍNEZ, S.; DEL RÍO, C.J. & REICHLER, V. 1998. Clase Gastropoda. En DEL RÍO, C.J. (Ed.), *Moluscos marinos miocenos de la Argentina y del Uruguay*. Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de Buenos Aires, Nº 15: 26-47.
- MAYORAL, E. 1988. *Pennatichnus* nov. ichnogen.; *Pinaceocladichnus* nov. ichnogen. e *Iramena*. Huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno Inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, 3: 13-22.
- MIKULÁŠ, R. & UCHMANN, A. 1996. Note on rediscovered type and figured material relating to *Muensteria* STERNBERG 1833. *Ichnos*, 4: 305-309.
- MORRIS, J. 1851. Paleontological notes. *Ann. Mag. Nat. History*, Ser. 2, Vol. 8: 85-90.
- NARA, M. 1995. *Rosselia socialis*: a dwelling structure of probable terebellid polychaete. *Lethaia*, 28: 171-178.
- PEREA, D.; UBILLA, M.; MARTÍNEZ, S.; PIÑEIRO, G. & VERDE, M. 1994. Mamíferos Neógenos del Uruguay: la Edad Mamífero Huayqueriense en el "Mesopotamiense". *Acta Geológica Leopoldensia*, Año XVI, Nº 39/1: 375-389.
- PEREA, D.; UBILLA, M. & PIÑEIRO, G. 1996. First fossil record (Late Miocene) of *Phrynops* (*P. geoffroanus* complex: Chelidae) from Uruguay: biostratigraphical and paleoenvironmental context. *Copeia* (2): 445-451.
- PICKERILL, R.K. 1976. *Vermiforichnus* borings from the Ordovician of central Wales. *Geology Magazine*, 113(2): 159-164.
- PORTLOCK, J.E. 1843. *Report on the geology of the County of Londonderry, and of parts of Tyrone and Fermanagh*. 748 pp. A. Milliken, Dublin, London.
- POWELL, E.N. 1977. The relationship of the trace fossil *Gyrolithes* (= *Xenohelix*) to the Family Capitellidae (Polychaeta). *Journal of Paleontology*, 51(3): 552-556.
- QUENSTEDT, F.A. 1848. *Petrefactenkunde Deutschlands*. 1. Abth., V.1: Cephalopoden: 580 p. L.F. Fues, Tübingen. (Atlas 1849).
- RADWANSKI, A. 1972. Remarks on the nature of belemnicolid borings *Dendrina*. *Acta Geol. Polonica*, 22(2): 257-264.
- RAUP, D.M. & CRICK, R.D. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology*, 53:1213-1227.
- REINECK, H.E. 1980. Steinkerne in der Entstehung. *Natur und Museum*, 110 (2): 44-47.

- RICHTER, R. & RICHTER, E. 1930. Bemerkenswert erhaltene Conularien und ihre Gattungsgenossen im Hunrückschiefer (Unterdevon) des Rheinlandes. *Senckenbergiana*, 12(2/3): 152-171.
- RIETH, A. 1932. Neue Funde spongiomorpher Fucoiden aus dem Jura Schwabens. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, new series*, 19: 257-294.
- ROSELLI, F.L. 1939. Apuntes de Geología y Paleontología uruguayas. *Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales "Kraglievich-Fontana"*, 1(2): 29-102.
- SAVRDA, C.E. & BOTTJER, D.J. 1986. Trace-fossil model for reconstruction of paleo-oxygenation in bottom waters. *Geology*, 14: 3-6.
- SAVRDA, C.E., BOTTJER, D.J. & GORSLINE, D.E. 1984. Development of a comprehensive oxygen-deficient marine biofacies model: evidence from Santa Monica, San Pedro, and Santa Barbara Basins, California continental borderland. *The American Association of Petroleum Geologists Bulletin*, 68 (9): 1179-1192.
- SAVRDA, C.E., BOTTJER, D.J. & SEILACHER, A. 1991. Redox-related benthic events. En EINSELE, G., RICKEN, W & SEILACHER, A. (Eds.), *Cycles and events in Stratigraphy*: 524-541. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- SCASSO, R.A., DEL RÍO, C.J., MACARTHUR, J.M. and Martínez, S. 1999. Edades $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ para el Entrerriense (Mioceno) de Peninsula Valdés, Provincia del Chubut, Argentina. En HANNE, V.M. (Ed). *Actas (I) del XIV Congreso Geológico Argentino, Salta*: 73.
- SCASSO, R.A., MCARTHUR, J.M., DEL RÍO, C.J., MARTÍNEZ, S. & THIRLWALL, M.F. 2001. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ Late Miocene age of fossil molluscs in the "Entrerriense" of the Valdés Peninsula (Chubut, Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 14: 319-329.
- SCHÄFER, W. 1972. *Ecology and palaeoecology of marine environments*. 568 pp., Oliver & Boyd, Edinburgh.
- SEILACHER, A. 1955. Spuren und Fazies in Unterkambrium. En SCHINDEWOLF, O.H. & SEILACHER, A. (Eds.), *Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)*. *Akad. Wiss. Lit. Mainz. Math. Nat. Kl. Abhandl.* N° 10: 11-143.
- SEILACHER, A. 1964. Biogenic sedimentary structures. En IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Eds.), *Approaches to paleoecology*: 296-316. Wiley, New York.
- SEILACHER, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5: 413-428.
- SERRA, N. 1943. Memoria explicativa del mapa geológico del Departamento de Colonia. *Boletín del Instituto Geológico del Uruguay*, 30: 1-50.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon*, 11: 33.
- SPRECHMANN, P. 1978. The paleoecology and paleogeography of the Uruguayan coastal area during the Neogene and Quaternary, *Zitteliana*, 4: 3-72.
- SPRECHMANN, P. & ACEÑOLAZA, F.G. 1999. Correlación paleoecológica y sedimentológica de las formaciones Paraná (Argentina) y Camacho (Uruguay) del Mioceno Medio a Superior. *Resúmenes de las I Jornadas del Cenozoico en Uruguay*: 25-26. Montevideo.
- SPRECHMANN, P., ACEÑOLAZA, F.G., GAUCHER, C., NOGUEIRA, A.C.R. & PÉREZ,

- M.I. 2001. Transgresión Paranense: paleoestuario o brazo del Tethys del Mioceno Medio y/o Superior en Sudamérica? *Actas (CD rom) del XI Congreso Latinoamericano de Geología y III Congreso Uruguayo de Geología, Contribución N° 206.*
- SPRECHMANN, P., FERRANDO, L.A. & MARTÍNEZ, S. 2000. Estado actual de los conocimientos sobre la Formación Camacho (Mioceno medio?-superior?, Uruguay). *En ACEÑOLAZA, F.G. & HERBST, R. (Eds.), El Neógeno de Argentina. INSUGEO, Serie de Correlación Geológica, 14: 47-65.*
- SPRECHMANN, P.; MARTÍNEZ, S. y GAUCHER, C. 1994a. Paleocología y sedimentología de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay). *Resúmenes del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía: 70.* Trelew.
- SPRECHMANN, P.; MARTÍNEZ, S. y GAUCHER, C. 1994b. Paleocología y sedimentología de la Formación Camacho en el Departamento de Colonia (Mioceno Medio-Superior, Uruguay). *Paleociencias del Uruguay, 2: 21-24.*
- SPRECHMANN, P.; VERDE, M.; MARTÍNEZ, S. & GAUCHER, C. 1998. Paleocología y ambientes de sedimentación de biostromos y patchreefs de ostreidos, sus endolitos y epibiontes (Formación Camacho, Mioceno Medio-Superior, Uruguay). *Actas del II Congreso Uruguayo de Geología: 205-209.* Punta del Este.
- TAYLOR, P.D., WILSON, M.A. & BROMLEY, R.G. 1999. A new ichnogenus for etchings made by cheilostome bryozoans into calcareous substrates. *Palaeontology, 42: 595-604.*
- TEICHERT, C. 1945. Parasitic worms in Permian brachiopod and pelecypod shells in Western Australia. *American Journal of Science, 243: 197-206.*
- TEISSEIRE, A. 1928. Contribución al estudio de la geología y paleontología de la República Oriental del Uruguay. Región de Colonia. *Anales de la Universidad, 37(122): 319-469.* Montevideo.
- THAYER, C.W. 1985. Brachiopods versus mussels: competition, predation, and palatability. *Science, 228: 1527-1528.*
- UBILLA, M., PEREA, D., TAMBUSI, C. & TONNI, E.P. 1990. Primer registro fósil de Phoenicopteridae (Aves: Charadriiformes) para el Uruguay (Mio-Plioceno). *Annals da Academia Brasileira de Ciencias, 62 (1): 61-68.*
- VERDE, M. 1994. Trazas de cerambícidos (Hexapoda, Coleoptera) en madera fósil de Edad Lujanense (Pleistoceno Superior) en el Uruguay. *Paleociencias del Uruguay, 2: 30-32.*
- VERDE, M. 2000. Icnología de la Formación Camacho (Mioceno Medio-Superior) de Uruguay. *Libro de Resúmenes del 2° Encuentro de Jóvenes Biólogos "Elio García-Austt", contribución N° 39.* Montevideo.
- VERDE, M. 2001a. Sedimentological significance of a densely bored surface at the top of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay. *Resúmenes de la IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur: 77.* Tucumán.
- VERDE, M. 2001b. New ichnospecies of *Gastrochaenolites* and *Rosselia* from the Late Miocene Camacho Formation of Uruguay. *Resúmenes de la IV Reunión*

- Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur*. 78. Tucumán.
- VERDE, M. 2001c. Trazas de predación en una comunidad de sustrato duro de la Formación Camacho (Mioceno Tardío), de Uruguay. *Actas de las VI Jornadas de Zoología del Uruguay*: 67. Montevideo.
- VERDE, M. 2001d. Registro indirecto de taxa con bajo potencial de fosilización a través del análisis de icnotaxa, Formación Camacho, Mioceno Tardío de Uruguay. *Actas de las VI Jornadas de Zoología del Uruguay*: 68. Montevideo.
- VERDE, M. 2001e. The significance of a densely bored surface at the top of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay. *Actas (CD rom) del XI Congreso Latinoamericano de Geología y III Congreso Uruguayo de Geología, Contribución N° 201*. Montevideo.
- VERDE, M. (en prensa). The significance of a densely bored surface at the top of the Camacho Formation (Late Miocene) of Uruguay. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina, IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur*.
- VERDE, M. & MARTÍNEZ, S. 2001. A new crustacean trace fossil from the Late Miocene Camacho Formation of Uruguay. *Resúmenes de la IV Reunión Argentina de Icnología y II Reunión de Icnología del Mercosur*. 79. Tucumán.
- VERDE, M. & MARTÍNEZ, S. (en prensa). A new crustacean trace fossil from the Late Miocene Camacho Formation of Uruguay. *Palaeontology*.
- VERDE, M. & PEREA, D. 1992. Mamíferos "Mesopotamienses" (Xenarthra, Litopterna y Cetacea) (Mioceno Superior) de la Bahía de Colonia, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay, Vol. 7, 2^{da}. época*: 31-32.
- VERDE, M. & PIÑEIRO, G. 1994. Endolitos en *Ostrea patagonica* de la Formación Camacho (Mioceno Medio-Superior) del Uruguay. *Resúmenes del 1er. Encuentro Nacional sobre Fauna Acuática*. Montevideo.
- VOIGT, E. 1965. Über parasitische Polychaeten in Kreide-Austern sowie einige andere in Muschelschalen bohrende Würmer. *Palaontologische Zeitschrift*, 39: 193-211.
- VON STERNBERG, K.M. 1833. *Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt*. Vol 1. Partes 5-6: 1-180.
- VOSSLER, S.M. & PEMBERTON, S.G. 1988. Superabundant *Chondrites*: a response to storm buried material?. *Lethaia*, 21: 94.
- ZENKER, J.C. 1836. *Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebung besonders in naturwissenschaftlicher und medicinischer Beziehung*. Zenker, J.C. (Ed.), 338 pp.
- ZINSMEISTER, W.J. 1980. Observations on the predation of the clypeasteroid echinoid, *Monophoraster darwini*, from the Upper Entreríos Formation, Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology*, 54: 910-912

ICNOTAXA DE SUSTRATOS BLANDOS	LOCALIDADES																Paleoecología											
	Departamento																Categoría etológica	Icnogremio	Organismo responsable									
	Colonia												San José															
	Barranca de los Loros	Punta Gorda	Cerro Bautista	Cantera Camacho	El Manzano	Arroyo Limetas	San Juan	Cañada La Negra 1	Cañada La Negra 2	Barrancas de San Pedro	Cercañas de San Pedro	Arroyo Chileno 1	Arroyo Chileno 2	Norte de Arroyo El Caño	Arroyo El Caño	Bahía de Colonia	Cantera Ferrando	Cantera Geymonat	Balneario Artilleros	Arazatí 1	Arazatí 2	Rancho Quemado						
<i>Arachnostega</i>							X	X																	Fo	D-sV-M	¿?	
<i>Chondrites</i>						X	X	X	X																	Fo/Ch/Ag	D-I-P	¿?
<i>Cochlichnus?</i>																					X?					Fo	D-V-S	¿?
<i>Helicodromites</i>										X																Fo	D-sV-P	poliqueto capitélido
<i>Maiakarichnus</i>						X	X	X	X																	Ca	D-V-P	callianásido (thalassinideo)
<i>Ophiomorpha</i>						X	X	X	X					X												Do	F-I-P	callianásido (thalassinideo)
<i>Psilonichnus</i>																										Do	D-sV-P	decápodo
<i>Rhizocorallium</i>											X															Fo	D-I-P	¿?
<i>Rosselia</i>																										Do/Fo	D-I-M	poliqueto terebélido
<i>Skolithos</i>						X	X	X	X																	Do	F-I-P	¿?
<i>Taenidium?</i>																										Fo	D-V-P	¿?
<i>Teichichnus</i>							X		X					X												Fo	D-I-P	¿?
<i>Thalassinoides</i>			X		X	X	X	X	X			X		X	X											Fo	D-sV-P	callianásido (thalassinideo)
<i>Tibikoia</i>									X						X											-	-	¿?
<i>Tomaculum</i>									X																	Fo	D-sV-P	¿?

APÉNDICE 1. Ocurrencia de los icnotaxa de sustratos blandos en la Formación Camacho. Do: domichnia, Fo: fodinichnia, Ag: agrichnia, Ch: chemichnia, Ca: Calichnia. D: depositívoro, F: filtrador, V: vágil, sV: semi vágil, I: inmóvil, S: somero, M: medio, P: profundo.

ICNOTAXA DE SUSTRATOS DUROS	LOCALIDADES														Paleoecología													
	Departamento														Categoría etológica	Icnogremio	Mecanismo de perforación	Organismo responsable										
	Colonia											San José																
	Barranca de los Loros	Punta Gorda	Cerro Bautista	Cantera Camacho	El Manzano	Arroyo Limetas	San Juan	Cañada La Negra 1	Cañada La Negra 2	Barrancas de San Pedro	Cercanías de San Pedro	Arroyo Chileno 1	Arroyo Chileno 2	Norte de Arroyo El Caño					Arroyo El Caño	Bahía de Colonia	Cantera Ferrando	Cantera Geymonat	Balneario Artilleros	Arazatí 1	Arazatí 2	Rancho Quemado		
<i>Caulostrepsis</i>						X	X																	Do	IG-IV	Q-M	poliquetos	
<i>Conchotrema</i>					X					X						X				X					Do	IG-IV	Q	forónidos?
<i>Dendrina</i>					X					X						X				X?					Do	-	Q	algas
<i>Entobia</i>									X	X	X?						X			X				Do	IG-III	Q	cliónidos	
<i>Gastrochaenolites</i>		X			X	X		X	X?	X	X			X		X	X			X		X		Do	IG-V	Q-M	bivalvos	
<i>Leptichnus</i>																	X							Do	IG-III	Q	briozoario	
<i>Maeandropolydora</i>			X		X					X	X	X?				X	X			X	X	X		Do	IG-IV	Q-M	poliquetos	
<i>Oichnus</i>		X															X							Pr	IG-VI	Q-M	gastropodos	
<i>Ostreoblabe</i>																X								Do	-	-	poliquetos	
<i>Pennatichnus</i>										X						X	X?							Do	IG-III	Q	briozoario	
<i>Pinaceocladichnus</i>										X														Do	IG-III	Q	briozoario	
<i>Vermiforichnus?</i>										X														Do	-	-	¿?	
<i>Teredolites</i>							X																	Do/Fo	-	M	bivalvos	

APÉNDICE 2. Ocurrencia de los icnotaxa de sustratos duros en la Formación Camacho. Do: domichnia, Pr: praedichnia. IG-I, IG-II, etc.: icnogremios de sustratos duros de Bromley & Asgaard (1993), ver capítulo V. Q: perforación por métodos químicos, M: perforación por métodos mecánicos.

ILUSTRACIONES

Figuras 1-13

Láminas I-VIII

FIGURA 1

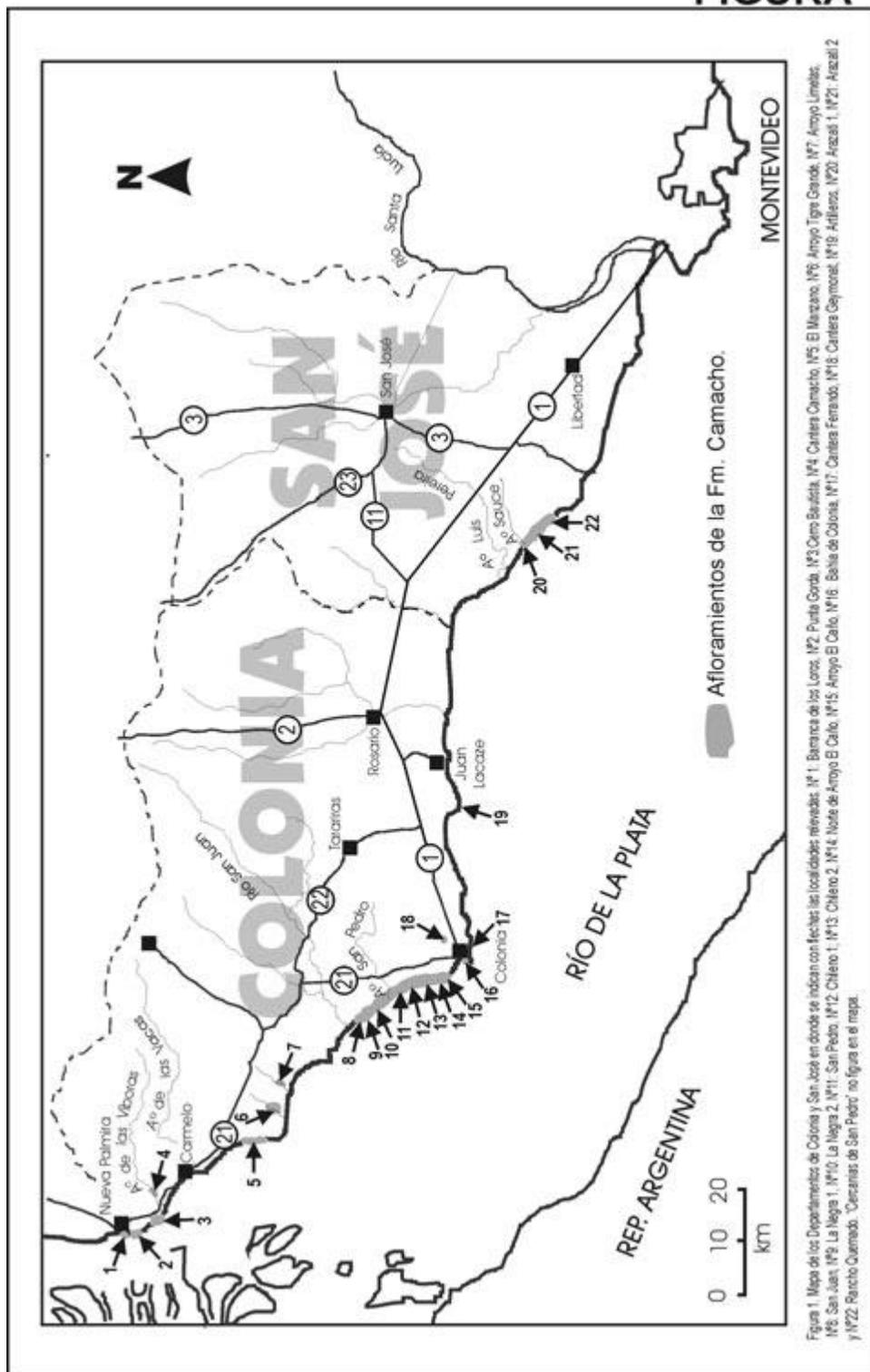


Figura 1. Mapa de los Departamentos de Colonia y San José en donde se indican con flechas las localidades relevadas: N°1. Baranca de los Leros; N°2. Punta Gorda; N°3. Cerro Saúlita; N°4. Canteras Camacho; N°5. El Marzano; N°6. Jimyó Tigrí Carok; N°7. Ayojó Limelías; N°8. San José; N°9. La Hoga; N°10. La Hoga 2; N°11. San Pedro; N°12. Chileno 1; N°13. Chileno 2; N°14. Norte de Ayojó El Caló; N°15. Ayojó El Caló; N°16. Bahía de Colonia; N°17. Canteras Ferradas; N°18. Canteras Geymonat; N°19. Artileros; N°20. Arcañal 1; N°21. Arcañal 2 y N°22. Rancho Cuemado. "Censuras de San Pedro" no figura en el mapa.

FIGURA 2



FIGURA 3

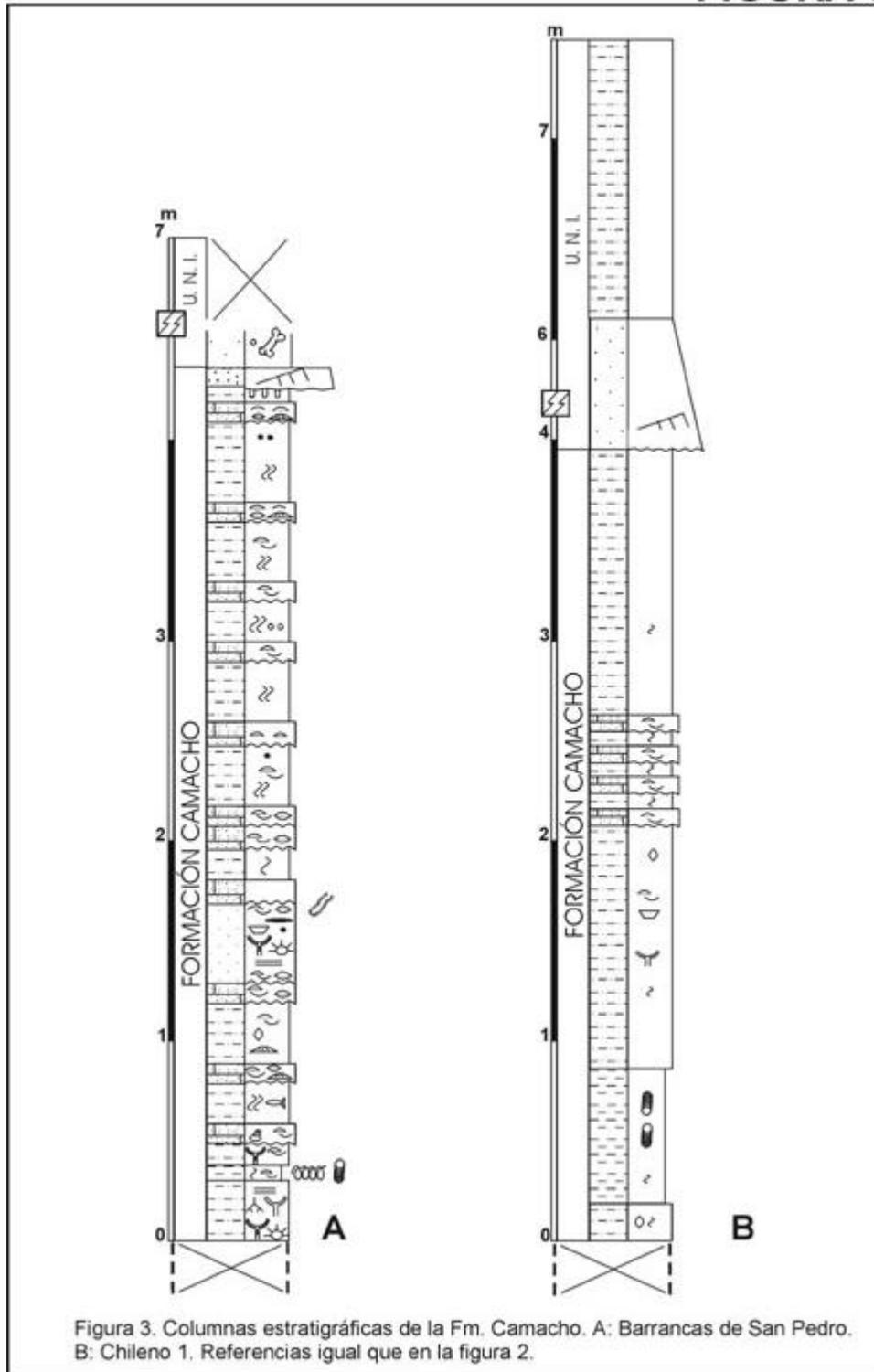


Figura 3. Columnas estratigráficas de la Fm. Camacho. A: Barrancas de San Pedro. B: Chileno 1. Referencias igual que en la figura 2.

FIGURA 4

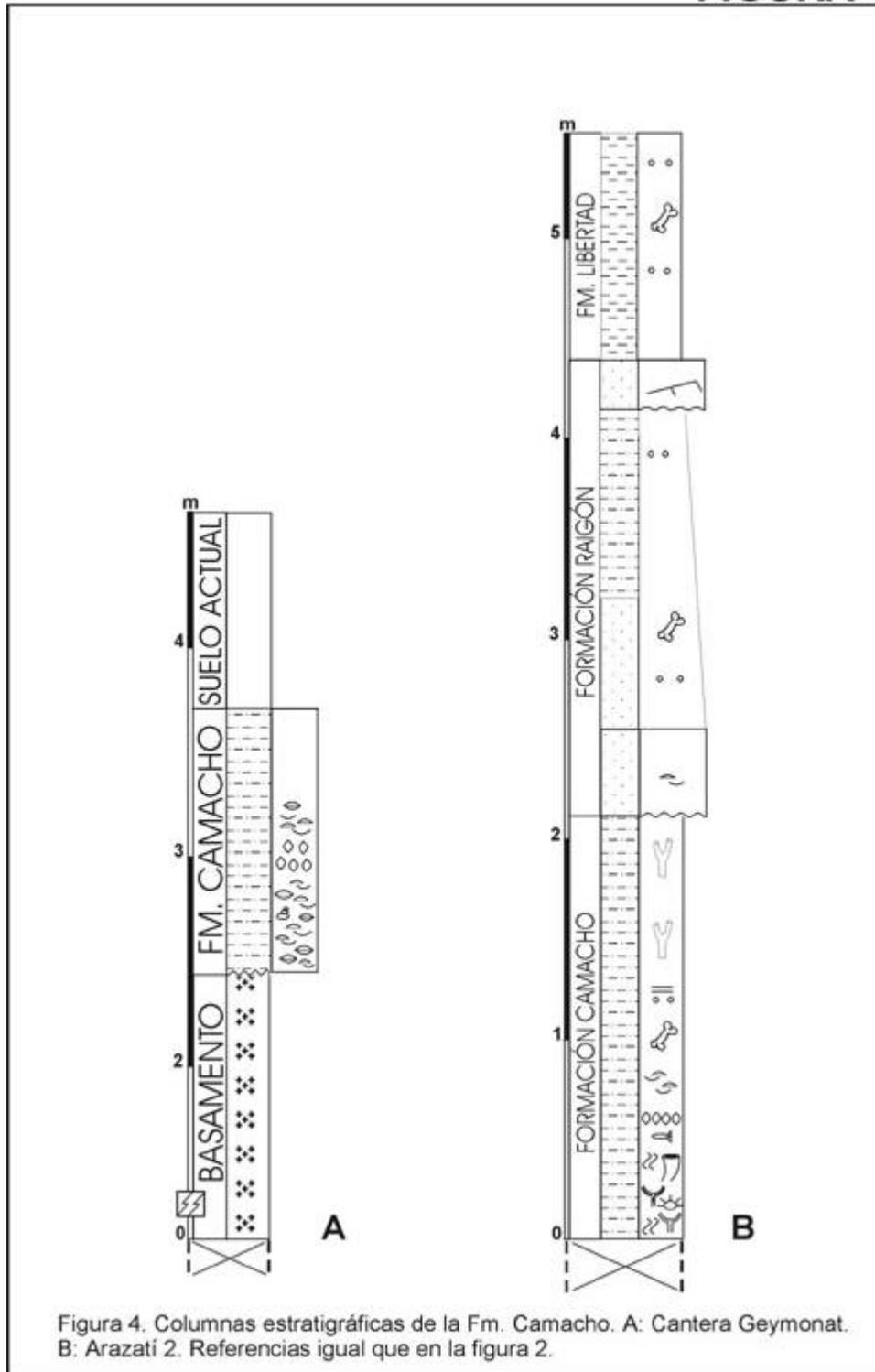


Figura 4. Columnas estratigráficas de la Fm. Camacho. A: Cantera Geymonat. B: Arazatí 2. Referencias igual que en la figura 2.

FIGURA 5

A



B



Figura 5. Afloramientos de la Fm. Camacho. A: Barrancas de San Pedro. B: Arazatí 2.

FIGURA 6

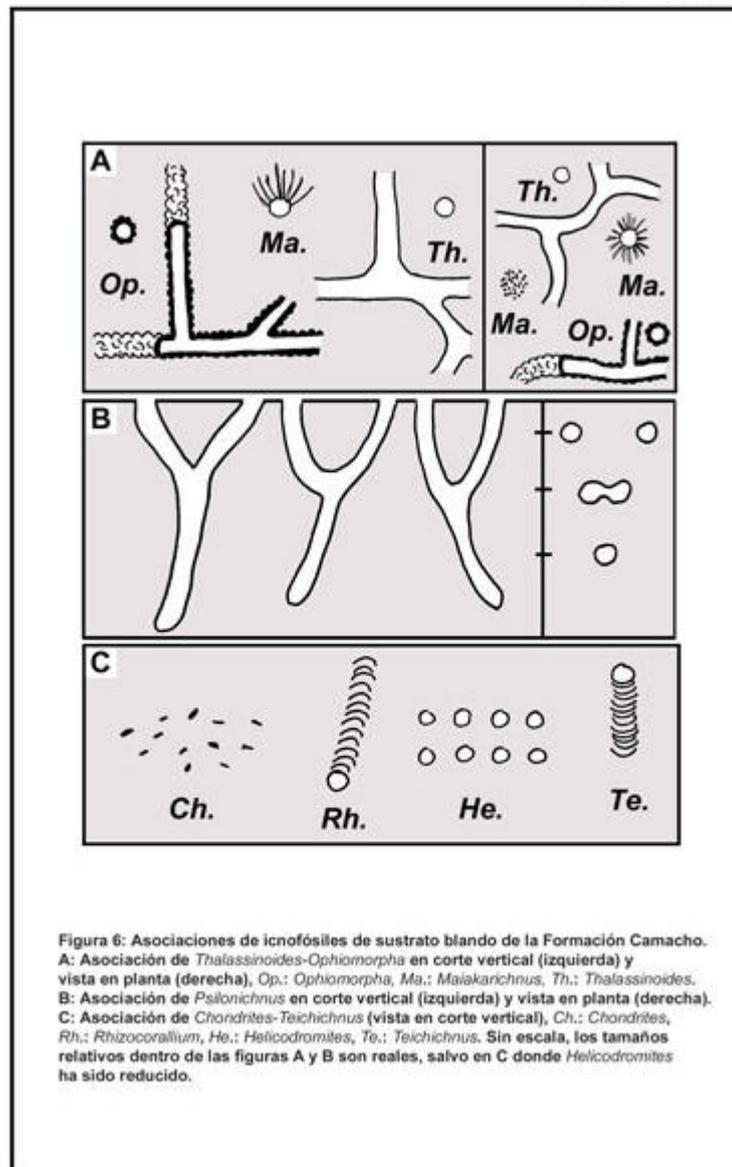


Figura 6: Asociaciones de icnofósiles de sustrato blando de la Formación Camacho. A: Asociación de *Thalassinoides-Ophiomorpha* en corte vertical (izquierda) y vista en planta (derecha), *Op.*: *Ophiomorpha*, *Ma.*: *Maiakeirichnus*, *Th.*: *Thalassinoides*. B: Asociación de *Pylonichnus* en corte vertical (izquierda) y vista en planta (derecha). C: Asociación de *Chondrites-Teichichnus* (vista en corte vertical), *Ch.*: *Chondrites*, *Rh.*: *Rhizocorallium*, *He.*: *Helicodromites*, *Te.*: *Teichichnus*. Sin escala, los tamaños relativos dentro de las figuras A y B son reales, salvo en C donde *Helicodromites* ha sido reducido.

FIGURA 7

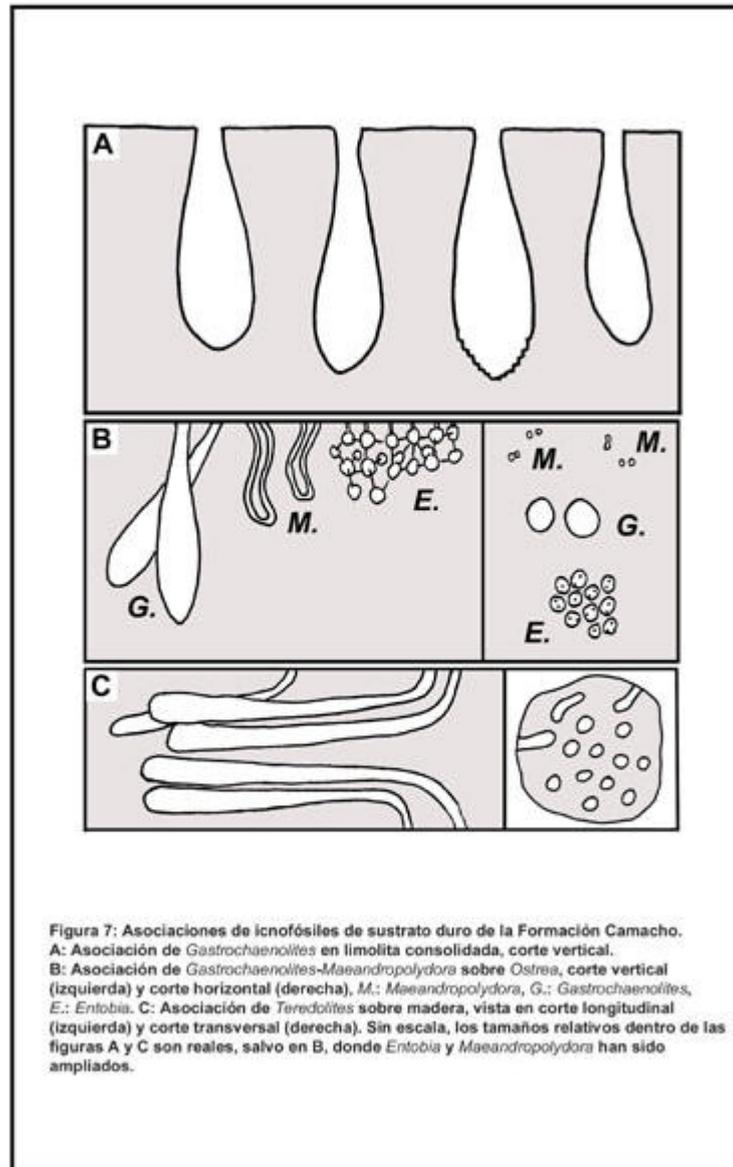


FIGURA 8

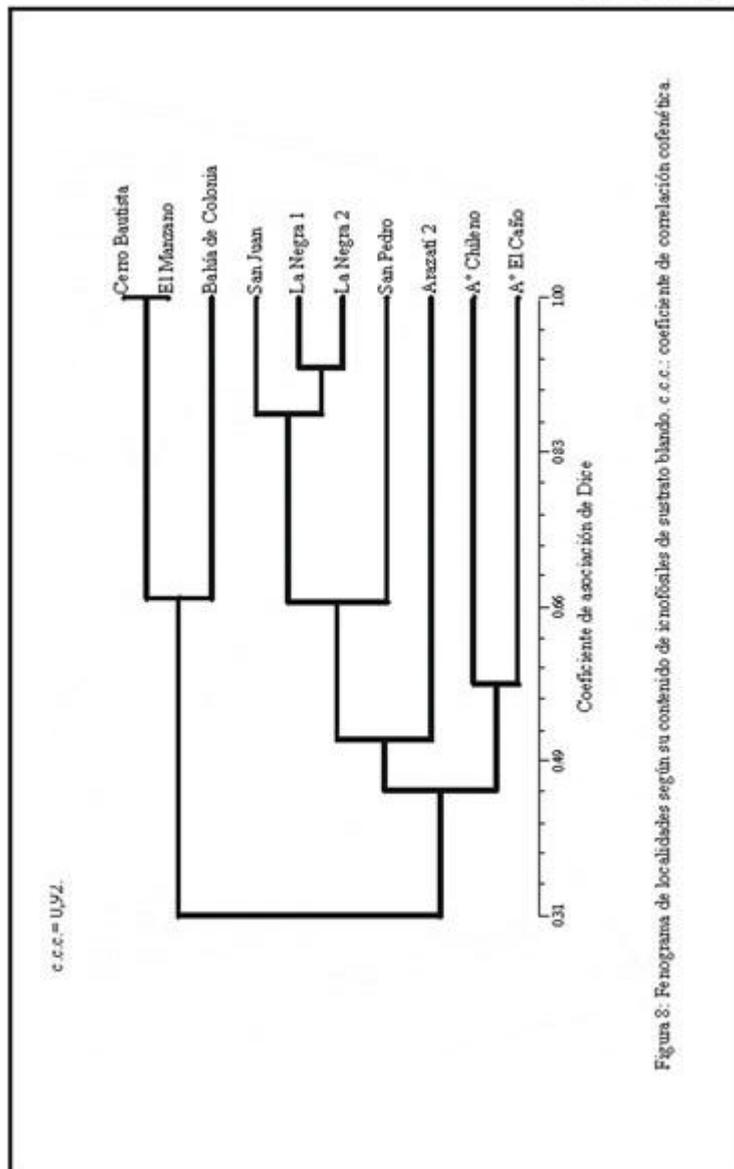


Figura 8: Fenograma de localidades según su contenido de hierro en el sustrato blando. c.c.c.: coeficiente de correlación canónica.

FIGURA 9

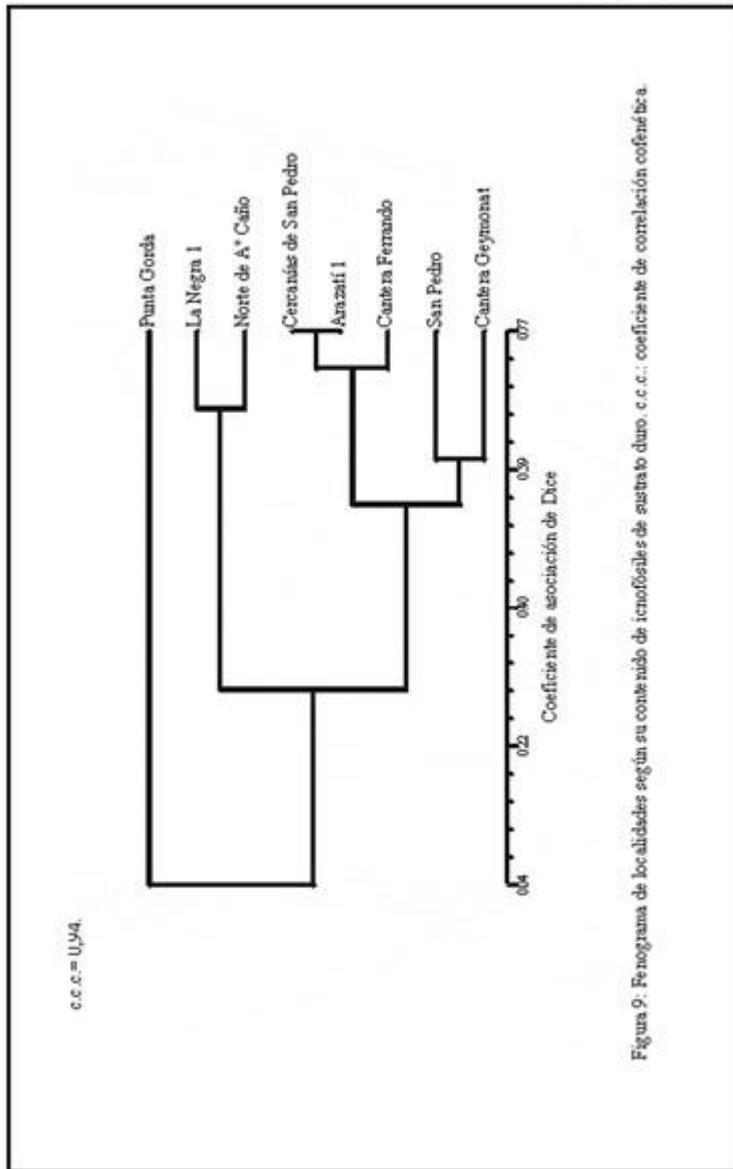


Figura 9: Fenograma de localidades según su contenido de ictiofósiles de sustrato duro. c.c.c.: coeficiente de correlación coeficiente.

FIGURA 10

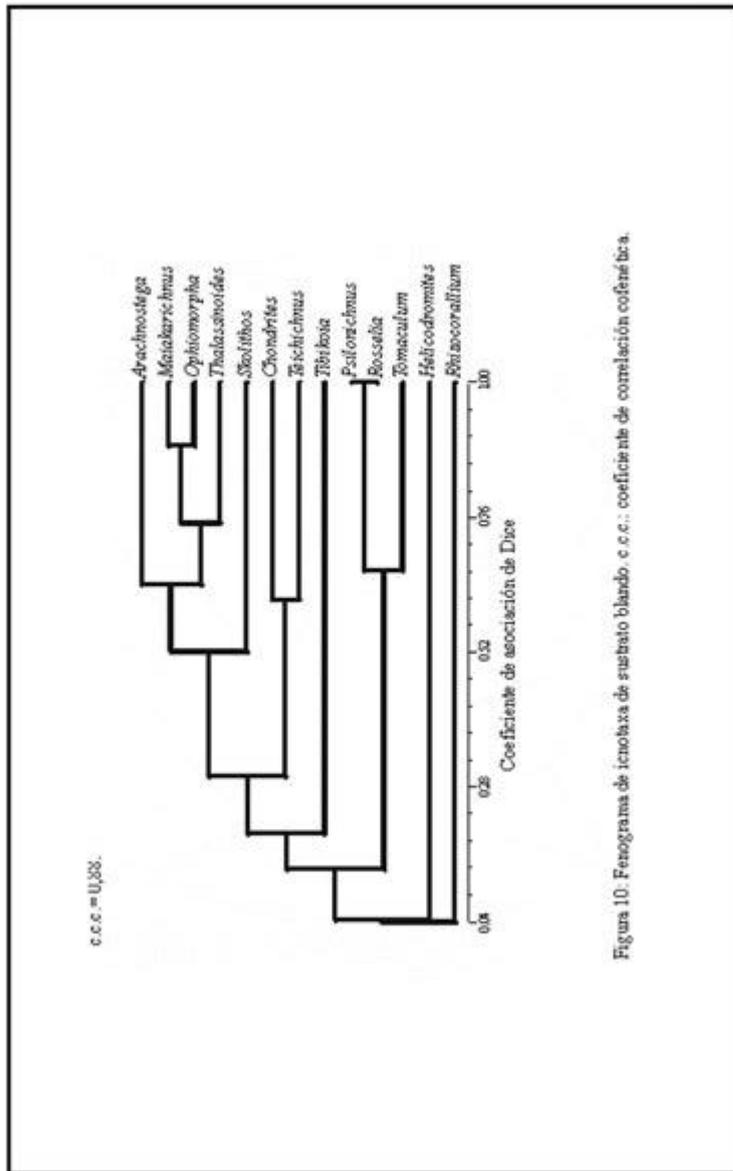


Figura 10. Fenograma de icnoloxa de sustrato blando. c.c.c.: coeficiente de correlación canónica.

FIGURA 11

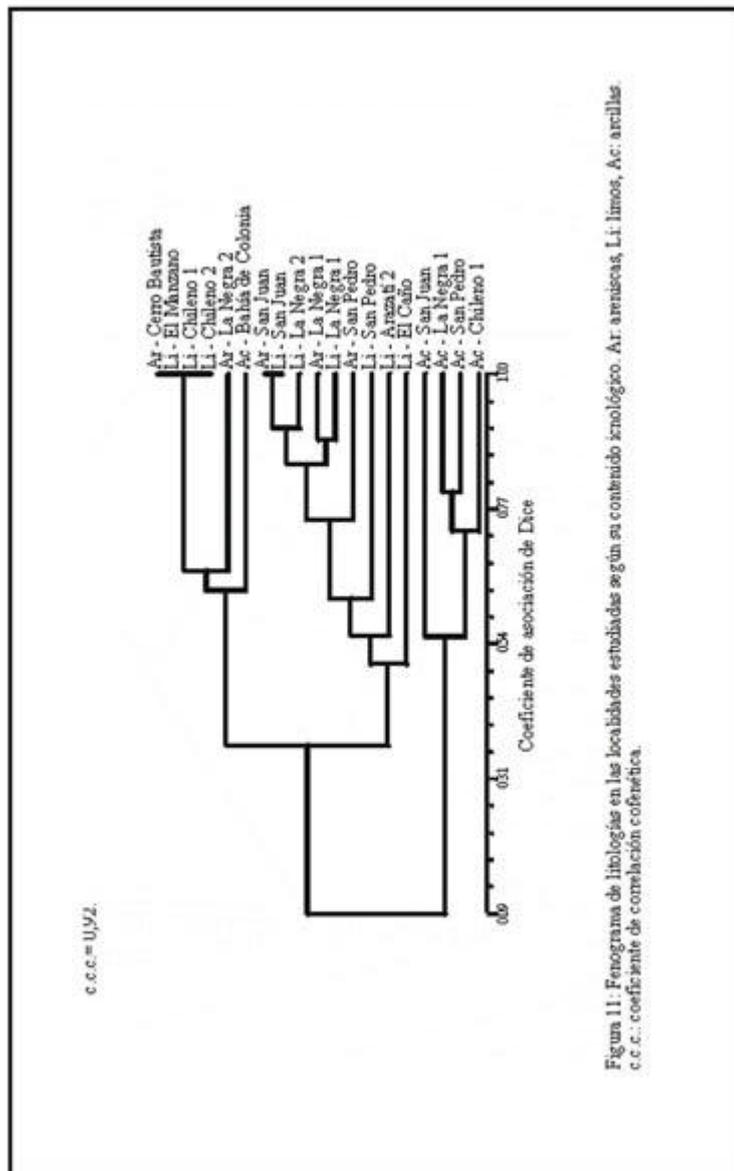


Figura 11: Fenograma de litologías en las localidades estudiadas según su contenido icnológico. Ar: areniscas, Li: limos, Ac: arcillas
 c.c.c.: coeficiente de correlación canónica.

FIGURA 12

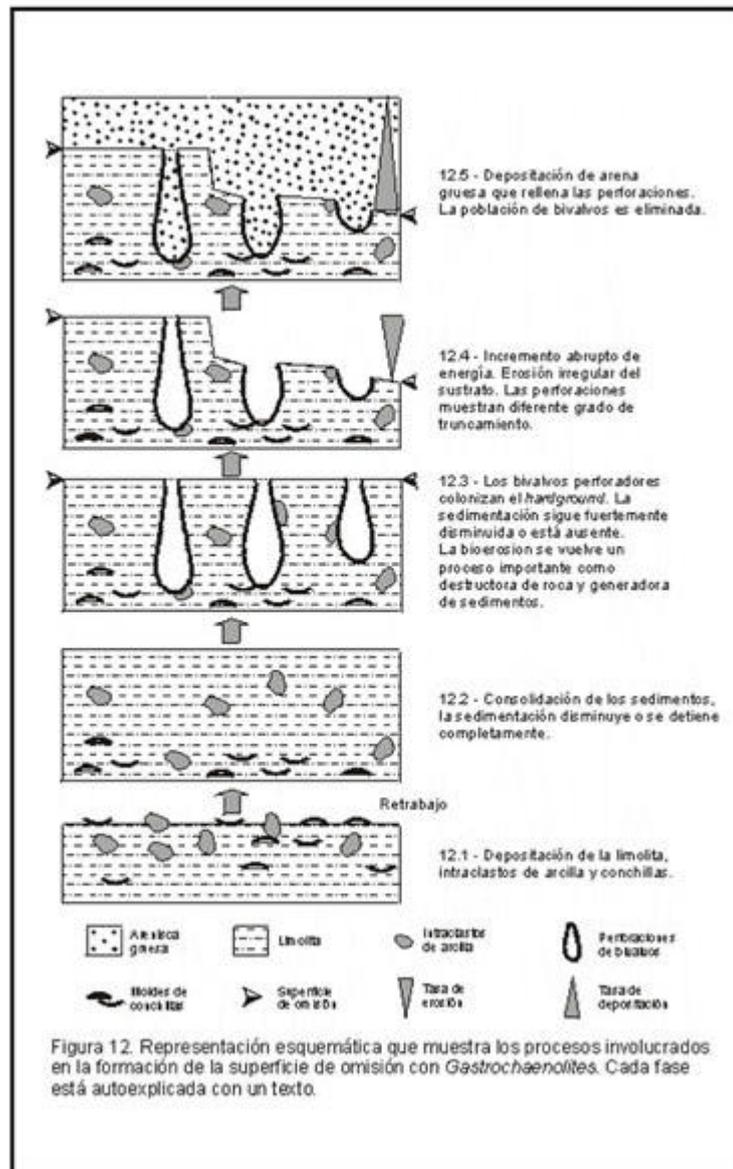


FIGURA 13

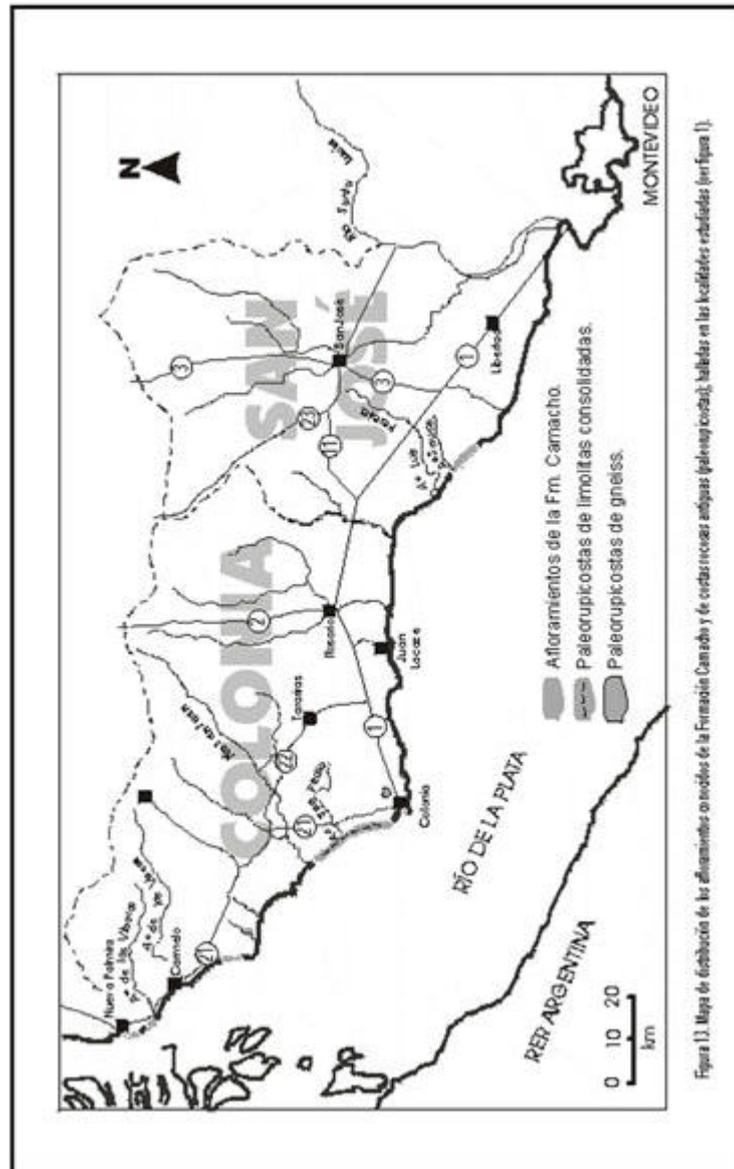


Figura 13. Mapa de distribución de los afloramientos o nodos de la Formación Cambriana y de sus outcrops en las limolitas consolidadas (ver figura 1).

LÁMINA I

A: *Arachnostega gastrochaenae* sobre el molde interno de un bivalvo. Escala: 1 cm.

B, C, D y E: *Chondrites* ispp. **B:** *Chondrites* isp. A en arenisca; **C:** *Chondrites* isp. B sobre el molde interno de un gasterópodo; **D:** *Chondrites* isp. B en arcilita; **E:** *Chondrites* isp. C en arenisca. Escala: 1 cm para todas las figuras.

F y G: *Helicodromites* isp. en arcilita. **F:** exposición en corte vertical, escala: 1 cm; **G:** exposición en planta. Escala: el cubrelente mide 5,5 cm de diámetro.

H: Holotipo de *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov., en corte vertical. Escala: 1 cm.

J: Tres ejemplares de *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov. en arenisca, corte vertical. Escala: 1 cm.

K y L: Dos vistas de *Maiakarichnus currani* igen. nov. isp. nov., en corte horizontal. En **K** se observan los túbulos que irradian de la cámara; **L** muestra un corte transversal de los túbulos que forman una nube de puntos característica. Escala: 1 cm.

LÁMINA I

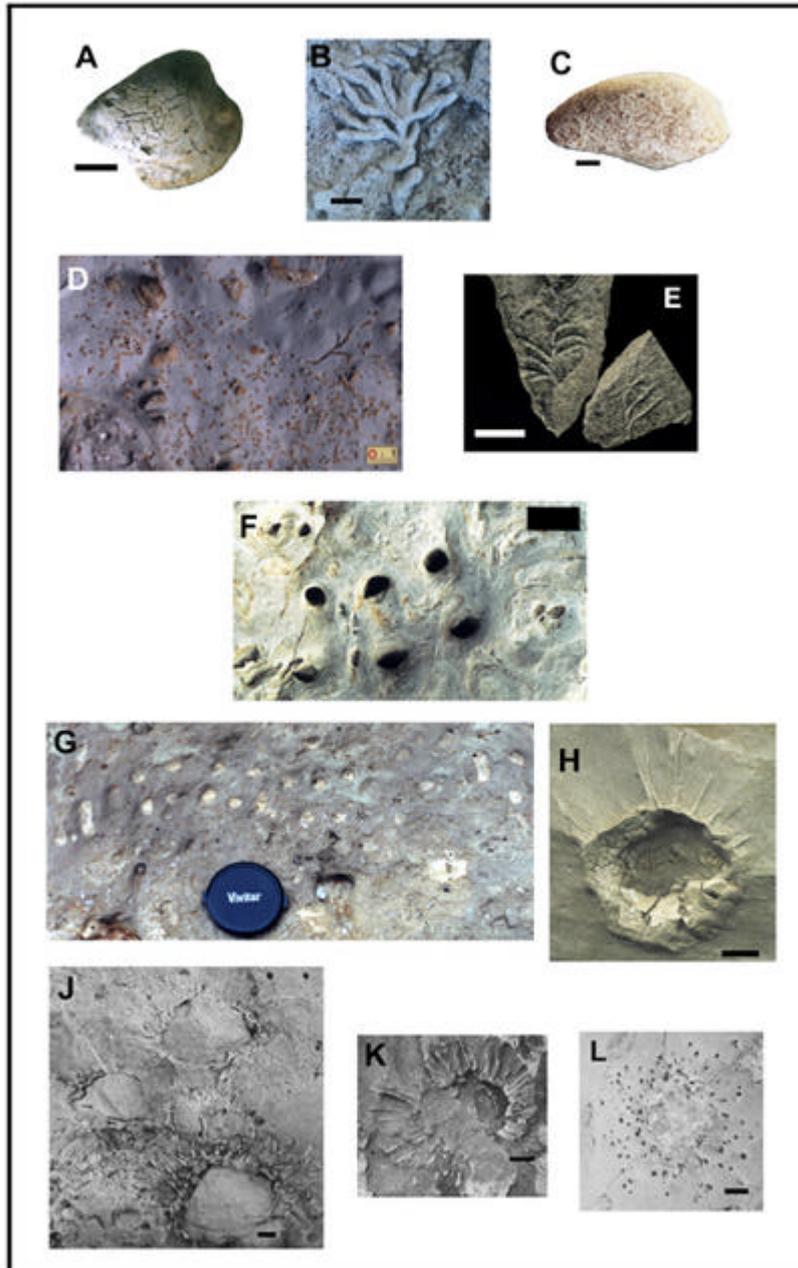


LÁMINA II

A: Elementos horizontales de *Thalassinoides* (vista en planta) donde se observa un ejemplar de *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov. (flecha) conectado a los mismos. Escala: el marcador mide 13 cm de longitud.

B: Detalle de **A**. Escala igual que en **A**.

C: Ejemplar de *Maiakarichnus currani* igen. nov., isp. nov. (vista en corte vertical) conectado en su parte izquierda a *Ophiomorpha nodosa*. Escala: el cubre lente mide 5,5 cm de diámetro.

D: Elementos horizontales de *Ophiomorpha nodosa* (vista en planta). Escala: 5 cm.

E: Detalle de tramos horizontales de *Ophiomorpha nodosa* (vista en planta) donde se aprecian los pellets de la pared. Escala igual que en **C**.

F: Tramos horizontales de *Ophiomorpha nodosa* en arenisca (vista en planta) donde se preservan el relleno y el molde externo de la pared, faltando esta última. En la parte superior se observan algunos elementos verticales de pequeño tamaño en corte transversal. Escala igual que en **C**.

G y H: Cortes transversales de *Ophiomorpha nodosa*. En **G** se observa la ausencia de pellets en el piso de la galería, la escala representa 1 cm. La figura **H** muestra ejemplares de gran tamaño. Escala: 5 cm.

LÁMINA II

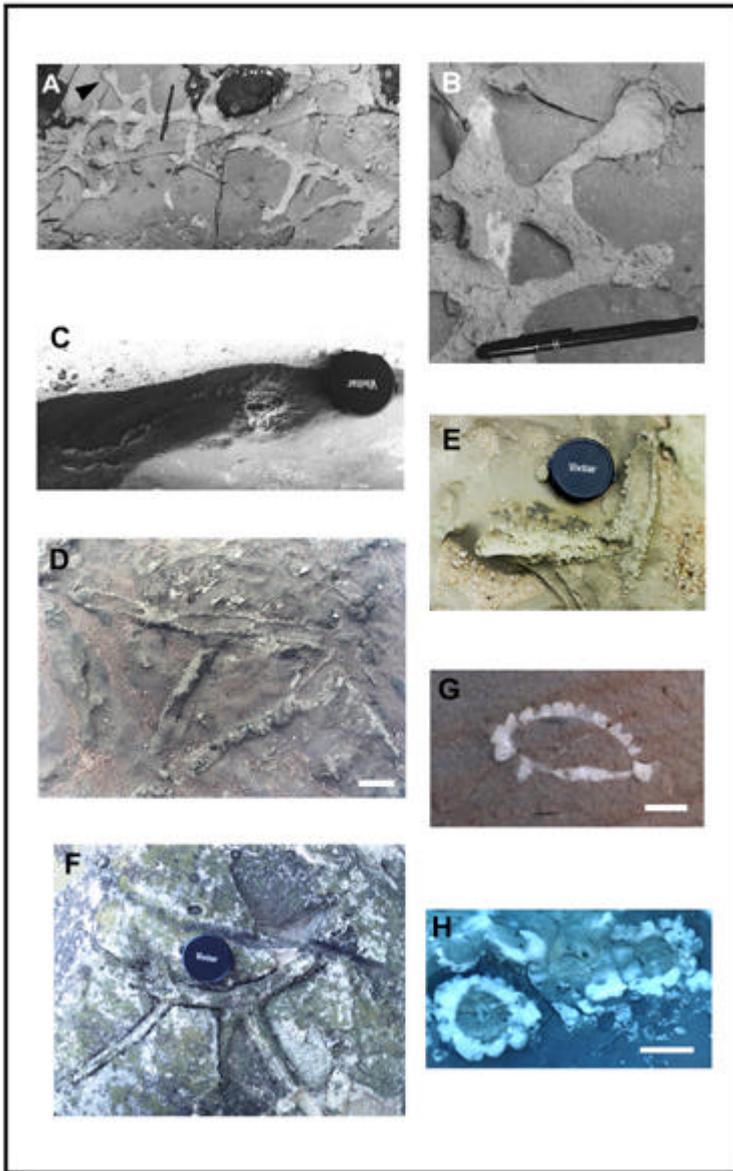


LÁMINA III

A, B y C: *Psilonichnus upsilon*. **A:** Corte vertical, donde se aprecian las bifurcaciones. Escala: el martillo mide 28 cm de longitud. **B:** Vista en planta a nivel de las bifurcaciones, donde el corte adopta la forma de 8. Escala igual que en **A**. **C:** Plataforma de abrasión donde se observan numerosos ejemplares en corte horizontal. Escala igual que en **A**.

D: *Rhizocorallium* isp. en corte vertical, donde se aprecia la “*spreite*” resaltada por fenómenos diagenéticos. Escala: 1 cm.

E y F: Cortes transversales (vista en planta) de *Rosselia martinezi* isp. nov., donde se muestra la sección del túnel central en forma de almendra con un único eje de simetría. Sin escala.

G: Diagrama de *Lingulichnus* Hakes, 1976, a efectos de comparar su corte transversal con *R. martinezi* isp. nov., obsérvese la sección del túnel central biconvexa con dos ejes de simetría. Modificado de Hakes, 1976. Escala en la figura.

H: Varios ejemplares de *R. martinezi* isp. nov. vistos en planta. Escala: el martillo mide 28,5 cm de longitud.

LÁMINA III

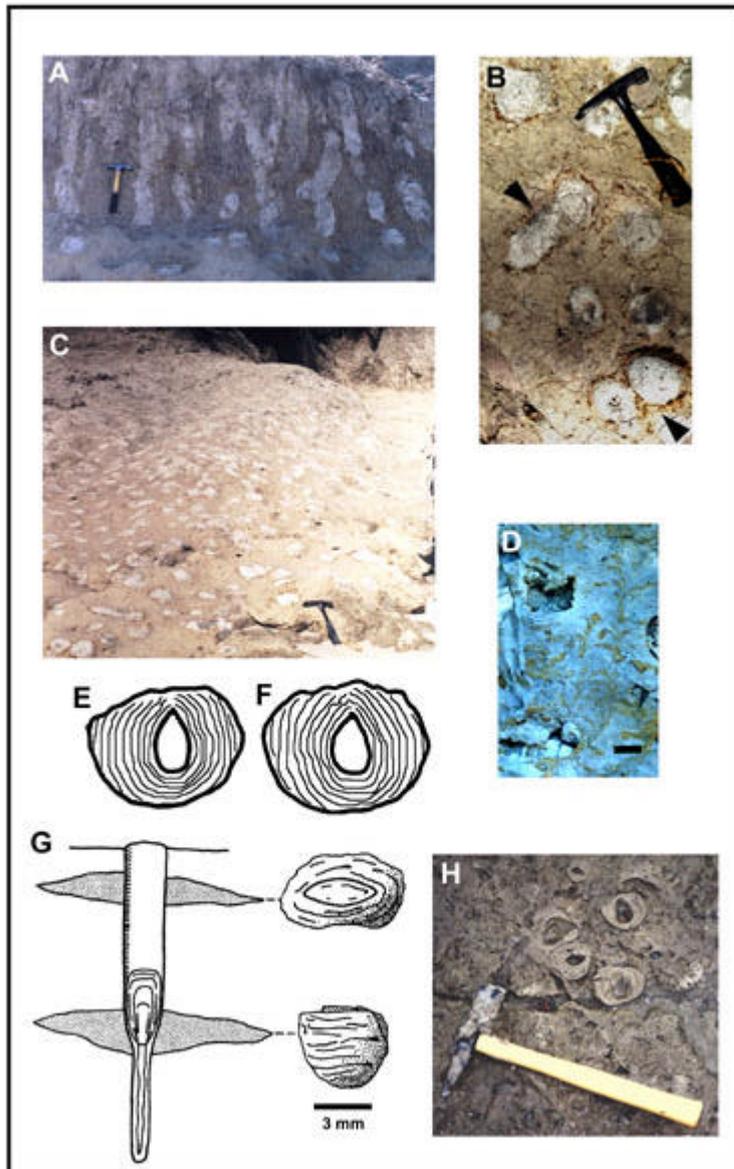


LÁMINA IV

A: Holotipo de *Rosselia martinezi* isp. nov., vista en planta. Escala: 1 cm.

A' y A'': Reconstrucciones tridimensionales de *Rosselia martinezi* isp. nov. Sin Escala.

B: *Skolithos linearis* en limolita (exposición vertical). Escala: 1 cm.

C: *Skolithos linearis* (flechas) en limolita, asociados a *Thalassinoides* (exposición vertical). Escala: 10 cm.

D: *Teichichnus rectus* en limolita (exposición vertical). Escala: 1 cm.

E: Laberinto de elementos horizontales de *Thalassinoides* expuestos en plataforma de abrasión, pueden observarse también algunos tramos verticales en sección transversal. Escala: la barreta mide 60 cm de longitud.

F: Plataforma de abrasión en donde se observan numerosos elementos verticales de *Thalassinoides*. Escala: el martillo mide 28 cm de longitud.

G: Tramo horizontal de *Thalassinoides* relleno de bivalvos preservados como moldes. Escala: el marcador mide 14 cm de longitud.

LÁMINA IV

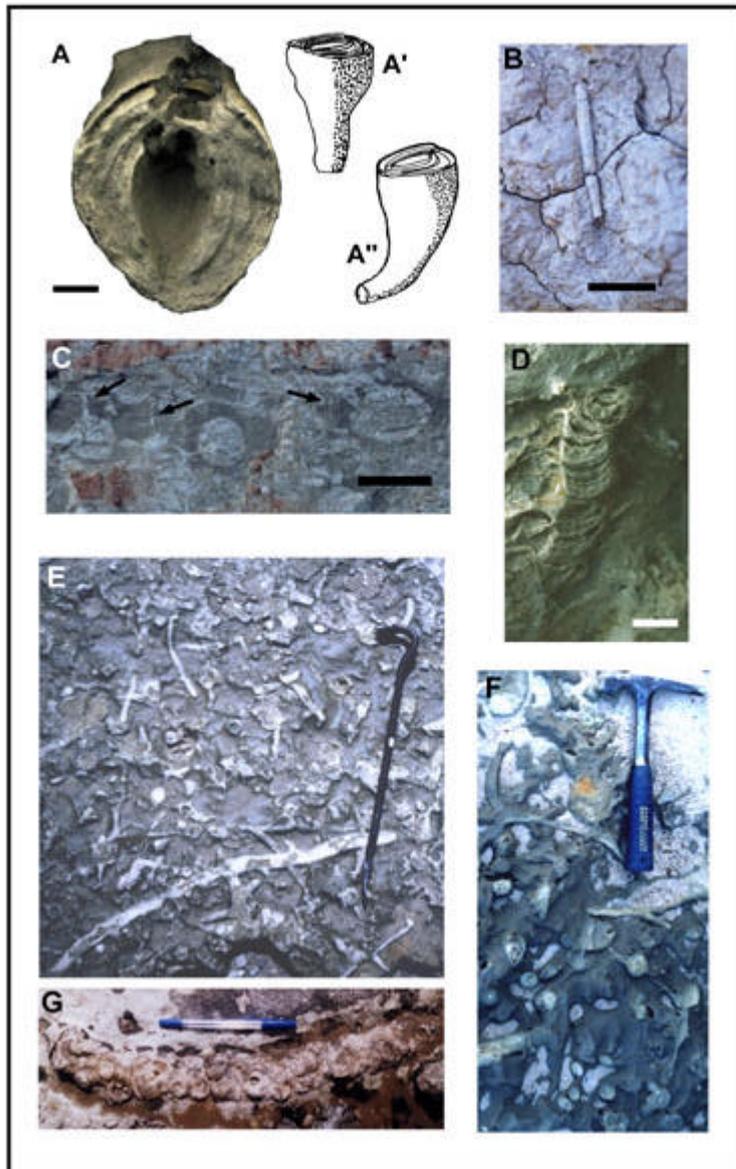


LÁMINA V

A y B: *Thalassinoides* con relleno bioclástico. **A:** Relleno compuesto por bivalvos desarticulados, preservados como moldes (vista en planta). Escala: el marcador mide 13,5 cm de longitud. **B:** Relleno con abundantes tests de *Monophoraster* (exposición vertical). Escala: el lápiz mide 14 cm de longitud.

C y D: *Tibikoia fudoensis*. **C:** Formando capas centimétricas (vista en planta). Escala: 1 cm. **D:** Formando gran parte del relleno de *Thalassinoides* (exposición vertical). Escala: 1 cm.

E: *Tomaculum problematicum*, forma de pequeño tamaño (vista en planta). Escala: 0,5 cm.

F: *Tomaculum problematicum*, forma de gran tamaño (vista en planta). Escala: 1 cm.

LÁMINA V

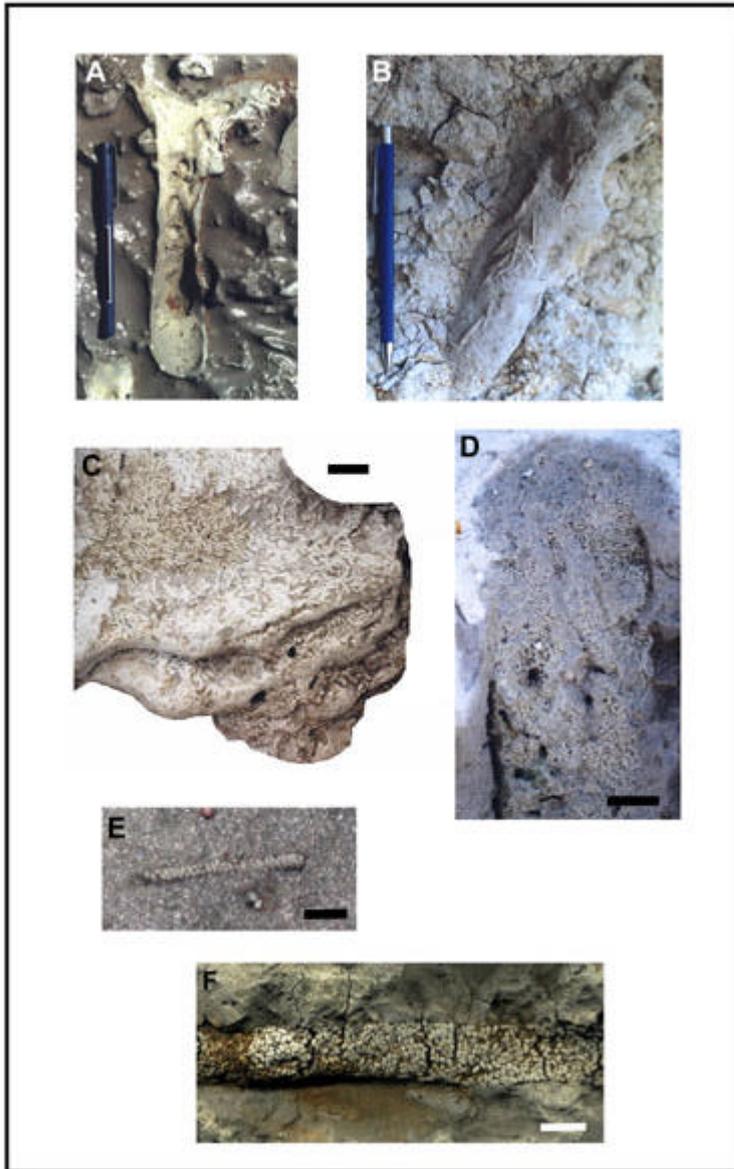


LÁMINA VI

A: Molde natural de *Caulostrepsis contorta* alrededor de un ejemplar de *Gastrochaenolites* de pequeño tamaño. Escala: 0,5 cm.

B: Dos ejemplares de *Caulostrepsis taeniola* preservados como moldes naturales. Escala: 0,5 cm.

C: *Conchotrema tubulosa* sobre *Ostrea* sp. Escala: 1 mm.

D: *Dendrina* isp. visibles por transparencia bajo la superficie de una valva de *Ostrea* sp. Escala: 1 mm.

E: *Entobia* isp. sobre *Ostrea* sp., con cámaras dispuestas en serie. Escala: 0,5 cm.

F: *Entobia* isp. sobre *Ostrea* sp., formando una red de cámaras. Escala: 1 cm.

G: Molde artificial de parafina de *Gastrochaenolites lapidicus* originalmente emplazado sobre limolita consolidada. Escala: 1 cm.

H: *Gastrochaenolites ornatus* sobre limolita consolidada. Obsérvese el bioglifo que caracteriza a esta icnoespecie. Escala: 1 cm.

J: Moldes artificiales de silicona de *Gastrochaenolites torpedo* hallados sobre *Ostrea*. Escala: 1 cm.

K y L: Holotipo de *Gastrochaenolites tuberculatus* isp. nov. **K:** vista lateral. Escala: 1 cm. **L:** vista interna de la base donde se aprecia el tubérculo característico de esta icnoespecie. Escala: 1 cm.

M: Molde artificial de parafina de *Gastrochaenolites turbinatus* emplazado originalmente sobre limolita consolidada. Escala: 1 cm.

LÁMINA VI

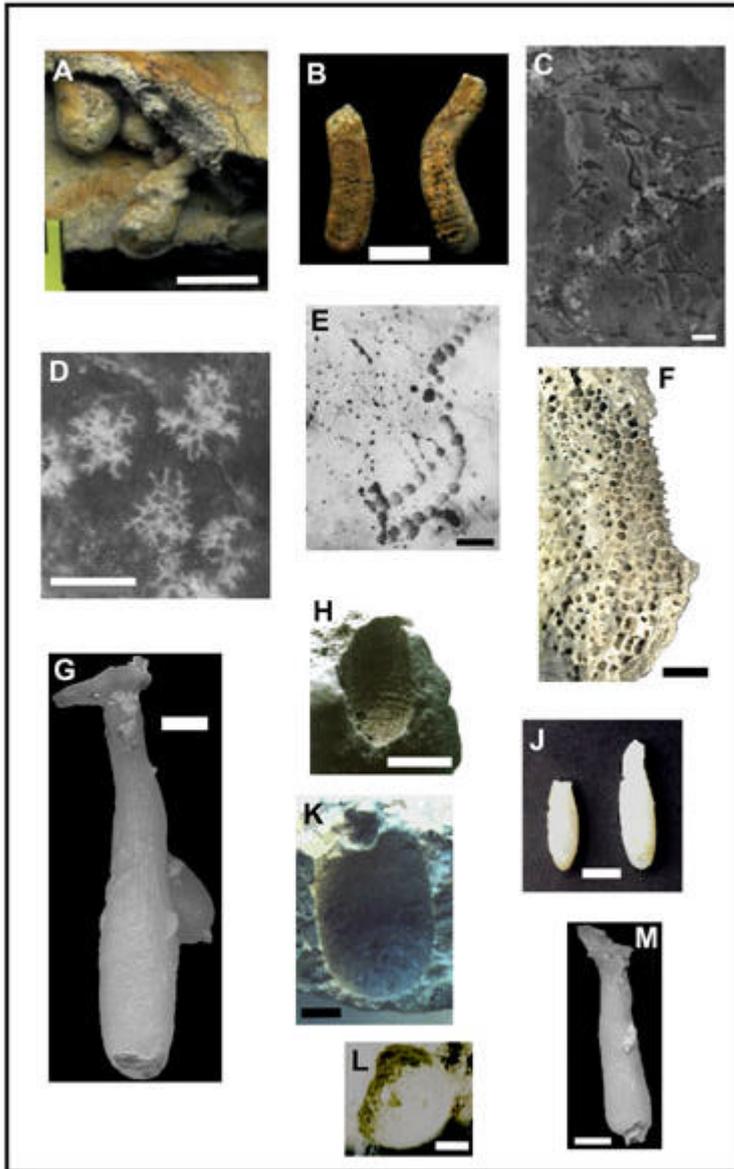


LÁMINA VII

A: *Leptichnus dromeus* (vista en planta) hallado sobre *Ostrea* sp. Escala: 0,5 mm.

B: *Maeandropolydora* isp. (vista en planta) sobre *Ostrea* sp. Escala: 1mm.

C: *Oichnus simplex* sobre *Ostrea* sp., la valva de la izquierda posee dos ejemplares. Escala: 1 cm.

D, E y F: *Oichnus simplex* sobre *Pododesmus papyraceus*. La valva de la figura **E** posee dos ejemplares. **F:** detalle donde se observan los bordes biselados de la perforación. Escalas para **D** y **E:** 1 cm; **F:** 0,5 cm.

G: *Ostreoblabe* isp. sobre la parte interna del margen ventral de *Ostrea* sp. Escala: 1 cm.

H: *Pennatichnus moguerenica* visible por transparencia bajo la superficie de una valva de *Ostrea* sp. Escala: 1 mm.

J: *Pinaceocladichnus* aff. *P. onubensis* sobre *Ostrea* sp. Dibujo realizado en base a un molde de resina epoxy (vista desde el interior del sustrato). Escala: 0,5 mm.

LÁMINA VII

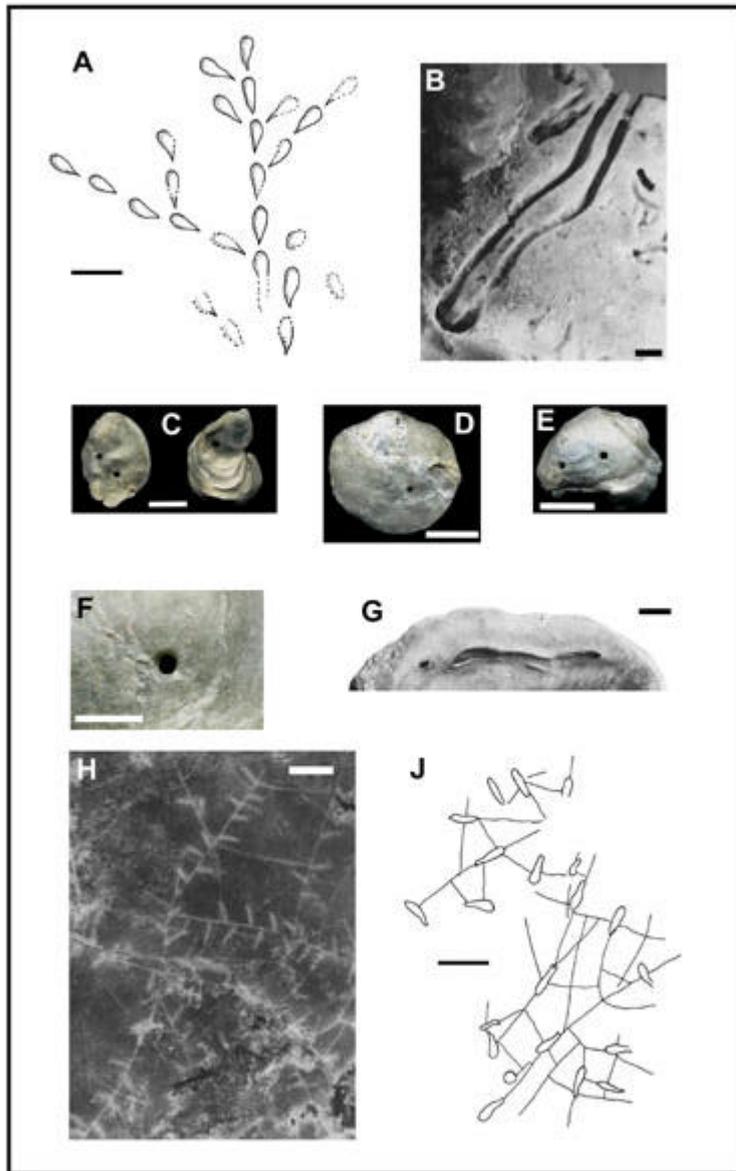


LÁMINA VIII

A: Corte transversal de un fragmento de madera con abundantes *Teredolites longissimus*. Escala: 1 cm.

B: Vista externa de un fragmento de madera rodado donde se observan las aberturas de algunos ejemplares de *Teredolites*. Escala: 1 cm.

C: Ejemplar de *Cochlichnus*? mal preservado (vista en planta). Escala: 1 cm.

D: Ejemplar de *Taenidium*? mal preservado (vista en planta). Escala: 1 cm.

LÁMINA VIII

