

## Shallow-marine trace fossils from the Silurian–Devonian Furada Formation of Asturias, Spain

Trazas fósiles marinas someras de la Formación Furada, Silúrico–Devónico de Asturias, España

Mateo ORNIA , Luis A. BUATOIS , M. Gabriela MÁNGANO , Katherine THUE , Javier FERNÁNDEZ-MARTÍNEZ  & Alberto MARCOS

**Abstract:** In the cliffs between Munielles and Bahínas beaches, the Furada Sandstone Formation (Furada Formation) crops out, marking the transition between the Silurian and Devonian periods. These deposits accumulated in a shallow marine environment affected by episodic sedimentation, partly as a result of storms. Based on the study of materials in collections and new fieldwork, 36 distinct ichnotaxa have been identified, described, and illustrated: *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Chondrites* isp., *Cruziana acacencis*, *Cruziana quadrata*, *Curvolithus multiplex*, *Davichnia cantabrica*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helicodromites mobilis*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Imponoglyphus* isp., *Lockeia siliquaria*, *Monomorphichnus* isp. A, *Monomorphichnus?* isp., *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Psammichnites implexus*, *Psammichnites plummeri*, *Ptychoplasma excelsum*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. A and isp. B, *Rosselia socialis*, *Skolithos* isp., *Teichichnus rectus*, *Trichophycus* isp., and indeterminate tracks. The associations document a wide variety of ethological categories corresponding to diverse trophic types, although dominated by deposit feeders and detritivores. The overall assemblage records a diverse benthic community, although with individual suites showing moderate to low ichnodiversity. The studied ichnofauna illustrates a Silurian–Devonian example of the *Cruziana* Ichnofacies.

**Resumen:** En los acantilados entre las playas de Munielles y Bahínas aflora la Formación Areniscas de Furada (Formación Furada), la cual marca el tránsito entre el Silúrico y el Devónico. Estos depósitos se acumularon en un ambiente marino somero afectado por sedimentación episódica, en parte como resultado de tempestades. Sobre la base del estudio de material en colecciones y nuevo trabajo de campo, se identifican, describen e ilustran 36 icnotaxones distintos: *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Chondrites* isp., *Cruziana acacencis*, *Cruziana quadrata*, *Curvolithus multiplex*, *Davichnia cantabrica*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helicodromites mobilis*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Imponoglyphus* isp., *Lockeia siliquaria*, *Monomorphichnus* isp. A, *Monomorphichnus?* isp., *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Psammichnites implexus*, *Psammichnites plummeri*, *Ptychoplasma excelsum*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. A e isp. B, *Rosselia socialis*, *Skolithos* isp., *Teichichnus rectus*, *Trichophycus* isp., y huellas indeterminadas. Las asociaciones documentan una amplia variedad de categorías etológicas correspondientes a diversos tipos tróficos, aunque con dominio de depositívoros y detritívoros. La asociación en su conjunto registra una diversa comunidad bentónica, si bien las *suites* muestran individualmente una icnodiversidad moderada a baja. La icnofauna estudiada ilustra un ejemplo silúrico–devónico de la Ichnofacies de *Cruziana*.

Received: 26 February 2023

Accepted: 6 July 2024

Published: 2 August 2024

**Corresponding author:**

Mateo Ornia

[mornia@gemasdos.com](mailto:mornia@gemasdos.com)

**Keywords:**

Trace fossils

Silurian

Devonian

Furada/San Pedro Formation

Cantabrian Zone

**Palabras-clave:**

Icnofósiles

Silúrico

Devónico

Formación Furada/San Pedro

Zona Cantábrica

## INTRODUCCIÓN

Los acantilados costeros situados entre las playas de Bahínas y Munielles (Concejo de Castrillón, Asturias) constituyen excelentes afloramientos de la Formación Furada, de época wenlockiense–devónica temprana, la cual comprende una sucesión acumulada en ambientes marinos someros y que presenta diversas

trazas fósiles. La abundancia, variedad y excelente grado de preservación de los icnofósiles presentes en esta sucesión ha sido destacada por otros autores (Suárez de Centi *et al.*, 1989), hecho que se corrobora tras la realización de este estudio. En comparación con otros depósitos del Paleozoico marino (e.g., Buatois *et*

al., 2020), los sistemas Silúrico y Devónico han recibido menos atención desde un punto de vista icnológico a nivel global. Con el objetivo de contribuir a subsanar esta escasez de análisis de detalle y en busca de expandir nuestro entendimiento de las comunidades marinas bentónicas de ambos periodos, hemos abordado un estudio de las trazas fósiles presentes en esta unidad estratigráfica. Los objetivos planteados en este estudio son: 1) la identificación taxonómica y descripción de las trazas fósiles presentes en la Formación Furada en la sección estudiada; y 2) enmarcar estas trazas fósiles en la estratigrafía local, documentando su distribución vertical a lo largo de la sucesión.

## MARCO GEOLÓGICO Y ESTRATIGRÁFICO

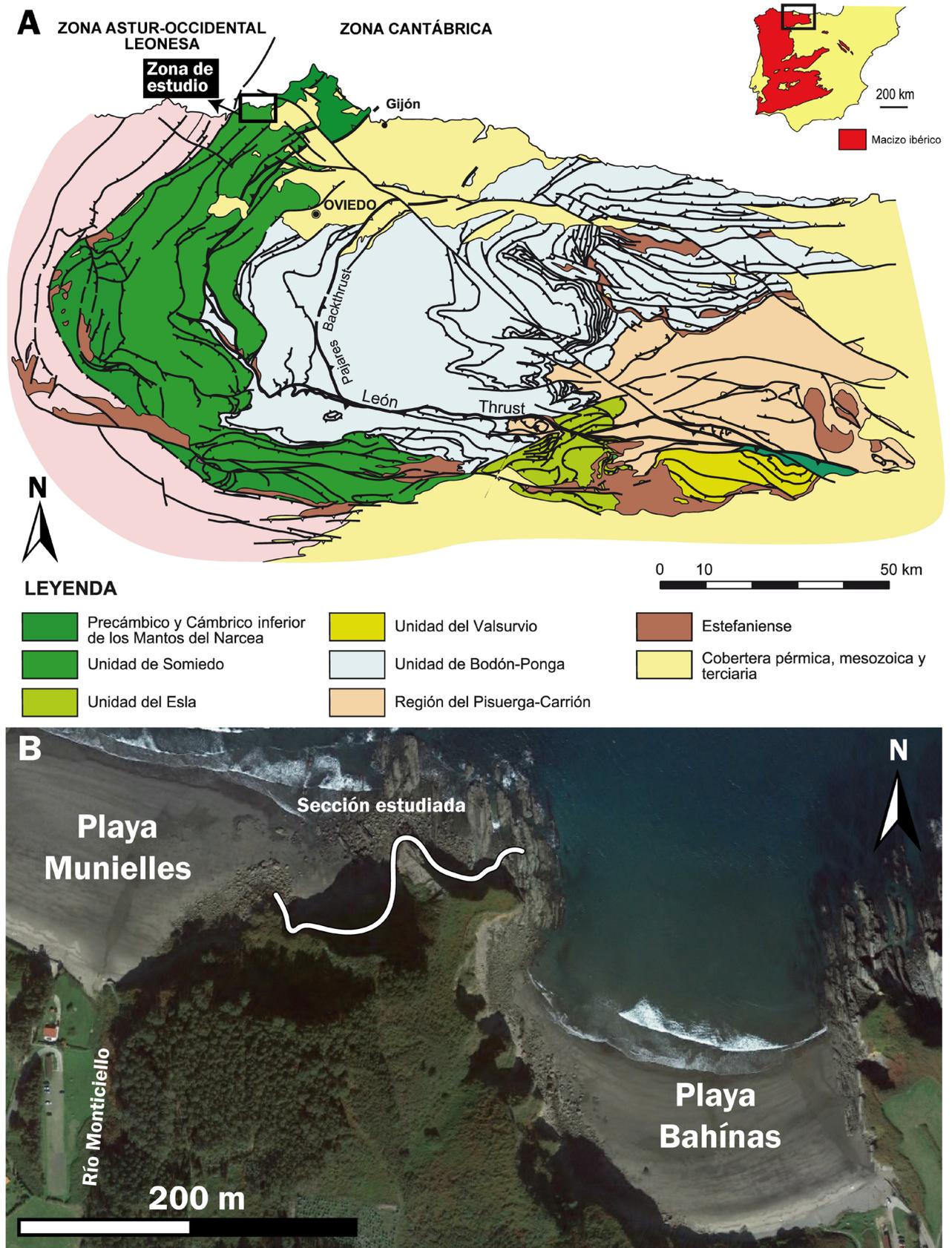
La sección acantilada entre las playas de Munielles y Bahinas (Fig. 1) está incluida dentro de la Formación Areniscas de Furada, establecida como Formación Furada hace ya casi siglo y medio (Barrois, 1882) en la vertiente norte de la Cordillera Cantábrica y denominada Formación San Pedro en la vertiente sur por Comte (1937). La dualidad del nombre es debido exclusivamente a su ubicación geográfica dentro de la Cordillera Cantábrica, siendo denominada Formación Furada en la vertiente asturiana y Formación San Pedro en su vertiente leonesa. A lo largo del presente estudio, se hará referencia a la formación en su conjunto como Furada/San Pedro, y cuando se haga mención a la vertiente asturiana o leonesa se emplearán los términos Formación Furada o Formación San Pedro, respectivamente. En este estudio se abordará exclusivamente el afloramiento clásico de la sección acantilada entre las playas de Munielles y Bahinas.

La Formación Furada es eminentemente siliciclástica, compuesta principalmente por arenisca ferruginosa y cuarcita con intercalaciones de lutita oscura. La edad de esta unidad abarca desde el Sheinwoodiense (Silúrico) hasta el Lochkoviense temprano (Devónico Inferior) en su tramo superior (Poll, 1963; Truyols et al., 1974). En los tramos más basales de la formación, se ha encontrado fauna de edad wenlockiense, representada por el braquiópodo linguliforme *Orbiculoidea striata* y el conulárido *Conularia hastata* (Comte, 1937). En un trabajo posterior, este autor también ha descrito dos especies de braquiópodos de esta misma edad, *Spirifer vulcani* y *Spirifer* sp., en afloramientos de la Formación Furada en la playa de Llumeres, Asturias, y de la Formación San Pedro en León (Comte, 1959). Durante el desarrollo del presente trabajo, se han hallado varios ejemplares de braquiópodos ubicados en el tramo más basal de la sección, cuyo estudio está en preparación. El examen preliminar de esta fauna sugiere una edad wenlockiense o ludlowiense. La parte superior de la formación se incluye en el Lochkoviense, en base a datos macro y microfauísticos (Robardet & Gutiérrez-Marco, 2002). En los 20–50 metros cuspidales de la formación, se han identificado bivalvos, trilobites (e.g., *Acastella heberti*) y braquiópodos (e.g., *Howellella*

*mercuri*, *Platyorthis* ex gr. *Monnieri*), siendo esta fauna típicamente Lochkoviense (Julivert et al., 1983; Truyols et al., 1990; Aranburu et al., 1992). En cuanto a la microfauna, se han identificado quitinozoos (Cramer-Díez & Díez, 1978; Richardson et al., 2000) y esporomorfos que indican una edad similar (Rodríguez-González, 1983; Richardson et al., 2001). Sin embargo, en intercalaciones lutíticas en la parte superior de la Formación San Pedro en la vertiente leonesa y la sección La Vid de Gordón (ubicada 10 metros por debajo del techo de esta unidad), se presentan quitinozoos que indican la parte media del Pridoli. Por lo tanto, la Formación San Pedro en esta sección probablemente corresponda íntegramente al Silúrico (Priewalder, 1997).

El estudio icnológico más amplio sobre la Formación Furada/San Pedro es el de Suárez de Centi et al. (1989), incluyendo la descripción de un número considerable de icnofósiles provenientes de los mismos depósitos examinados en el presente estudio. A su vez, existen trabajos previos en los que se estudia la icnofauna presente en la Formación San Pedro en su vertiente leonesa (Führer, 1982). Por su parte, Seilacher (1970, 1982) documentó trazas fósiles de trilobites en la región leonesa como parte de estudios de carácter más general.

La mayor parte de la sucesión estudiada se presenta en la playa de Munielles y sólo su tramo cuspidal se observa en la playa de Bahinas, alcanzando un total de 170 m de espesor. La Formación Furada se apoya sobre la Formación Formigoso (Llandoveriense), que se presenta en afloramientos algo discontinuos en la playa de Munielles. La sucesión de la Formación Furada en estos afloramientos se puede dividir en cuatro tramos claramente diferenciados. En el tramo basal predominan los estratos potentes de arenisca fina de color rojizo oscuro, amalgamadas con escasas intercalaciones de lutita gris y arenisca muy fina, de color gris, en capas muy delgadas. El tramo inferior está compuesto por arenisca muy fina a fina, ferruginosa de color rojiza o verdosa (de un tono más oscuro), con intercalaciones de lutita gris. El tramo medio es de carácter lutítico organizado en intervalos potentes de color gris oscuro, con escasas intercalaciones de limolita gris y en menor medida de arenisca muy fina a fina de color camello. El tramo superior o cuspidal se presenta mayormente en la sección de la playa de Bahinas y comprende arenisca fina a muy fina de color marrón rojizo, separada por delgados niveles de lutita gris o formando intervalos amalgamados, por encima de la cual se presenta el Grupo Rañeces (Devónico Inferior). La Formación Furada representa acumulación en ambientes marinos someros afectados por sedimentación episódica con aportes de material terrígeno provenientes de un área emergida localizada hacia el Este (según coordenadas actuales).



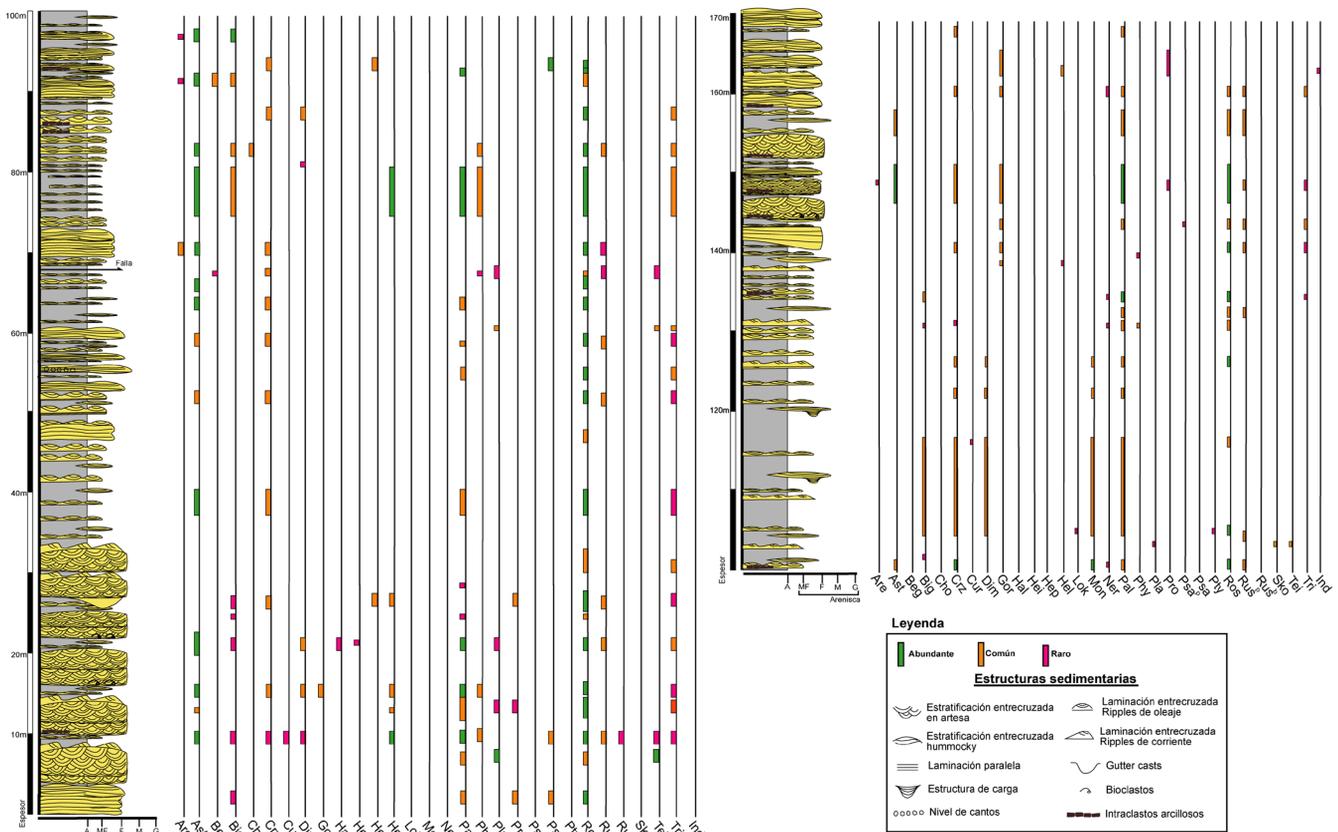
**Figura 1. A**, Mapa geológico de las unidades tectonoestratigráficas de la Zona Cantábrica en donde se señala la zona de estudio (modificado de [Alonso et al., 2009](#)); **B**, Imagen de satélite en la que se muestra la zona estudiada, señalando al tramo de acantilado que conforma la sección examinada (modificado de [Alonso et al., 2009](#)).

**Figure 1. A**, Geologic map of the tectonostratigraphic units in the Cantabrian Zone showing the study area (modified from [Alonso et al., 2009](#)); **B**, Satellite image showing the studied area and indicating the location of the study section (modified from [Alonso et al., 2009](#)).

### MATERIALES Y MÉTODOS

Durante la realización de este trabajo se han estudiado las muestras recogidas en el año 1976 por Alberto Marcos en la localidad de playa de Bahínas (tramo superior de la Formación Furada), actualmente depositadas en el Museo de Geología de la Universidad de Oviedo. Esta colección cuenta con 50 muestras, sigladas consecutivamente desde DGO-24356 hasta DGO-24406, junto con DGO-1987 y DGO-1990. A su vez, se han revisado 11 muestras previamente colectadas por José Carlos García Ramos en afloramientos de las playas de Bahínas y Munielles. Las mismas se encuentran archivadas en el Museo del Jurásico de Asturias, bajo las siglas GR-0269; GR-0279; GR-0285; GR-0293; GR-0294; GR-0295,

GR-296, GR-0302 y MUJA-4844. Finalmente, se revisó el material tipo de *Davichnia cantabrica*, cuyo holotipo (GR-0256) proviene de la sección estudiada en la presente contribución y cuyo paratipo (GR-0257) corresponde a la sección de Villasimpliz en la región de León. En la colección no se consigna la localidad de la que proviene la tercera muestra de este icnotaxón (GR-0071). Si bien nuestro análisis corresponde a los afloramientos de las playas de Bahínas y Munielles, se incluyen los ejemplares de *Davichnia cantabrica* provenientes de otras localidades para poder caracterizar adecuadamente a este icnotaxón. Además, se ha realizado un estudio detallado *in situ* de las trazas fósiles presentes a lo largo de toda la Formación Furada en este afloramiento, incluyendo tanto la sección de la playa de Bahínas como la de



**Figura 2.** Distribución de los icnofósiles en la Formación Furada. Se ubican en la columna sólo los icnotaxones estudiados e identificados en el campo durante la realización de esta investigación. Abreviaturas: **Are.** *Arenicolites* isp.; **Ast.** *Asterosoma ludwigae*; **Beg.** *Bergaueria hemispherica*; **Big.** *Bifungites munizi*; **Cho.** *Chondrites* isp.; **Crz.** *Cruziana quadrata*; **Cur.** *Curvolithus multiplex*; **Dim.** *Dimorphichnus* isp.; **Gor.** *Gordia marina*; **Hal.** *Halopoa imbricata*; **Hei.** *Heimdallia chatwini*; **Hep.** *Helminthopsis abeli*; **Hel.** *Helminthoidichnites tenuis*; **Lok.** *Lockeia siliquaria*; **Mon.** *Monomorphichnus* isp. A; **Ner.** *Nereites* isp.; **Pal.** *Palaeophycus tubularis*; **Phy.** *Phycodes circinatum*; **Pla.** *Planolites montanus*; **Pro.** *Protovirgularia dichotoma*; **Psa<sup>p</sup>.** *Psmmichnites plummeri*; **Psa.** *Psmmichnites implexus*; **Pty.** *Ptychoplasma excelsum*; **Ros.** *Rosselia socialis*; **Rus.** *Rusophycus pudicus*; **Rus<sup>p</sup>.** *Rusophycus* isp. B; **Sko.** *Skolithos* isp.; **Tei.** *Teichichnus rectus*; **Tri.** *Trichophycus* isp.; **Ind.** Huellas indeterminadas.

**Figure 2.** Trace-fossil distribution in the Furada Formation. Only the ichnotaxa studied and identified in the field during this investigation are located in the section. Abreviaturas: **Are.** *Arenicolites* isp.; **Ast.** *Asterosoma ludwigae*; **Beg.** *Bergaueria hemispherica*; **Big.** *Bifungites munizi*; **Cho.** *Chondrites* isp.; **Crz.** *Cruziana quadrata*; **Cur.** *Curvolithus multiplex*; **Dim.** *Dimorphichnus* isp.; **Gor.** *Gordia marina*; **Hal.** *Halopoa imbricata*; **Hei.** *Heimdallia chatwini*; **Hep.** *Helminthopsis abeli*; **Hel.** *Helminthoidichnites tenuis*; **Lok.** *Lockeia siliquaria*; **Mon.** *Monomorphichnus* isp. A; **Ner.** *Nereites* isp.; **Pal.** *Palaeophycus tubularis*; **Phy.** *Phycodes circinatum*; **Pla.** *Planolites montanus*; **Pro.** *Protovirgularia dichotoma*; **Psa<sup>p</sup>.** *Psmmichnites plummeri*; **Psa.** *Psmmichnites implexus*; **Pty.** *Ptychoplasma excelsum*; **Ros.** *Rosselia socialis*; **Rus.** *Rusophycus pudicus*; **Rus<sup>p</sup>.** *Rusophycus* isp. B; **Sko.** *Skolithos* isp.; **Tei.** *Teichichnus rectus*; **Tri.** *Trichophycus* isp.; **Ind.** Undetermined trackways.

Munielles (Fig. 2). El estudio de un gran número de ejemplares ha permitido su descripción detallada y la clasificación presentada en este trabajo. El análisis icnológico se centró en el estudio de las características principales de las trazas fósiles, su tamaño, abundancia y distribución, así como en las relaciones de corte entre ellas y su relación con las estructuras sedimentarias. El examen de la sección desde un punto de vista estratigráfico y sedimentológico se ha apoyado en los estudios previos (Suárez de Centi, 1988; Suárez de Centi et al., 1989), unido a recientes trabajos de campo que consistieron en un detallado análisis de facies al cual se integraron nuevos estudios icnológicos que han permitido el reconocimiento de icnotaxones no identificados hasta entonces y establecer la distribución de estos a lo largo de toda la sucesión. Un estudio de las relaciones entre los procesos de depositación, factores de control y trazas fósiles se encuentra en preparación.

La identificación de las trazas fósiles se ha realizado mediante la aplicación del concepto de icnotaxobases, que enfatiza la utilización de características morfológicas significativas (Bromley, 1990, 1996; Buatois & Mángano, 2011). Para la preservación de trazas fósiles, se ha empleado principalmente la clasificación de Seilacher (1964) en lo referente a su terminología descriptiva. En este esquema, las trazas fósiles se categorizan en semirrelieves (divididos a su vez en epirrelieves e hiporrelieves), relieves completos (divididos en rellenos y cavidades) y estructuras biodeformacionales. También hemos adoptado, cuando es pertinente, el término *exicnia* acuñado por Martinsson (1970), el cual hace referencia a aquellas excavaciones preservadas fuera de la capa arenosa de origen (*i.e.*, “*casting medium*”), típicamente en el intervalo lutítico infrayacente.

## ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

Las trazas fósiles son descritas en orden alfabético y comprenden 36 icnotaxones. En los casos correspondientes, se hace referencia al trabajo de Suárez de Centi et al. (1989), quienes previamente han documentado 29 icnotaxones en esta unidad, mayormente en los mismos afloramientos estudiados para el presente trabajo, clasificándolos a nivel icnogénico. Suárez de Centi et al. (1989) mencionaron *Arthropycus*, *Didymaulichnus* y *Thalassinoides* en su estudio, pero no se colectó material ni se proporcionaron las ilustraciones correspondientes y no se ha podido confirmar su presencia en la sección estudiada. Los ejemplares de campo ilustrados y asignados a *Polyisthmus?*, *Siphonites* y *Spirophycus?* por Suárez de Centi et al. (1989) no pudieron ser confirmados. En nuestro estudio dichos icnotaxones no han sido encontrados. Por su parte, el ejemplar figurado como *Tasmanadia* por Suárez de Centi et al. (1989) ha sido asignado a un “*undertrack*” de *Diplichnites*.

Icnogénero *Arenicolites* Salter, 1857

*Arenicolites* isp.

**Material.** Aproximadamente 30 especímenes de campo identificados.

**Descripción.** Excavaciones verticales consistentes en tubos cilíndricos en forma de U y sin *spreite*. El diámetro de las excavaciones es de entre 0,2 y 1,0 cm, separados entre sí 0,3 y 0,6 cm. La profundidad de las excavaciones llega hasta los 3,0 cm. El relleno de estas excavaciones es distinto al de la matriz rocosa, siendo mayoritariamente de limolita y en ocasiones lutítico. Preservadas como relieves completos, aunque también se observan en planos de estratificación como secciones circulares aparejadas. Se presentan en capas de arenisca fina a muy fina, en ocasiones intercaladas entre capas de limolita y lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Gordia marina*, *Helicodromites mobilis*, *Palaeophycus tubularis*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Es relativamente común en el tramo basal e inferior de la sección y rara en el tramo cuspidal, sin llegar a tener una presencia abundante en ningún nivel. *Arenicolites* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989). Visto en sección, este icnotaxón puede llegar a confundirse con ejemplares de *Rosselia* mal preservados. La ausencia de *spreite* diferencia *Arenicolites* de *Diplocraterion* (Fürsich, 1974). No se ha efectuado una identificación a nivel icnoespecífico ya que no se cuenta con una preservación adecuada en tres dimensiones de estas estructuras.

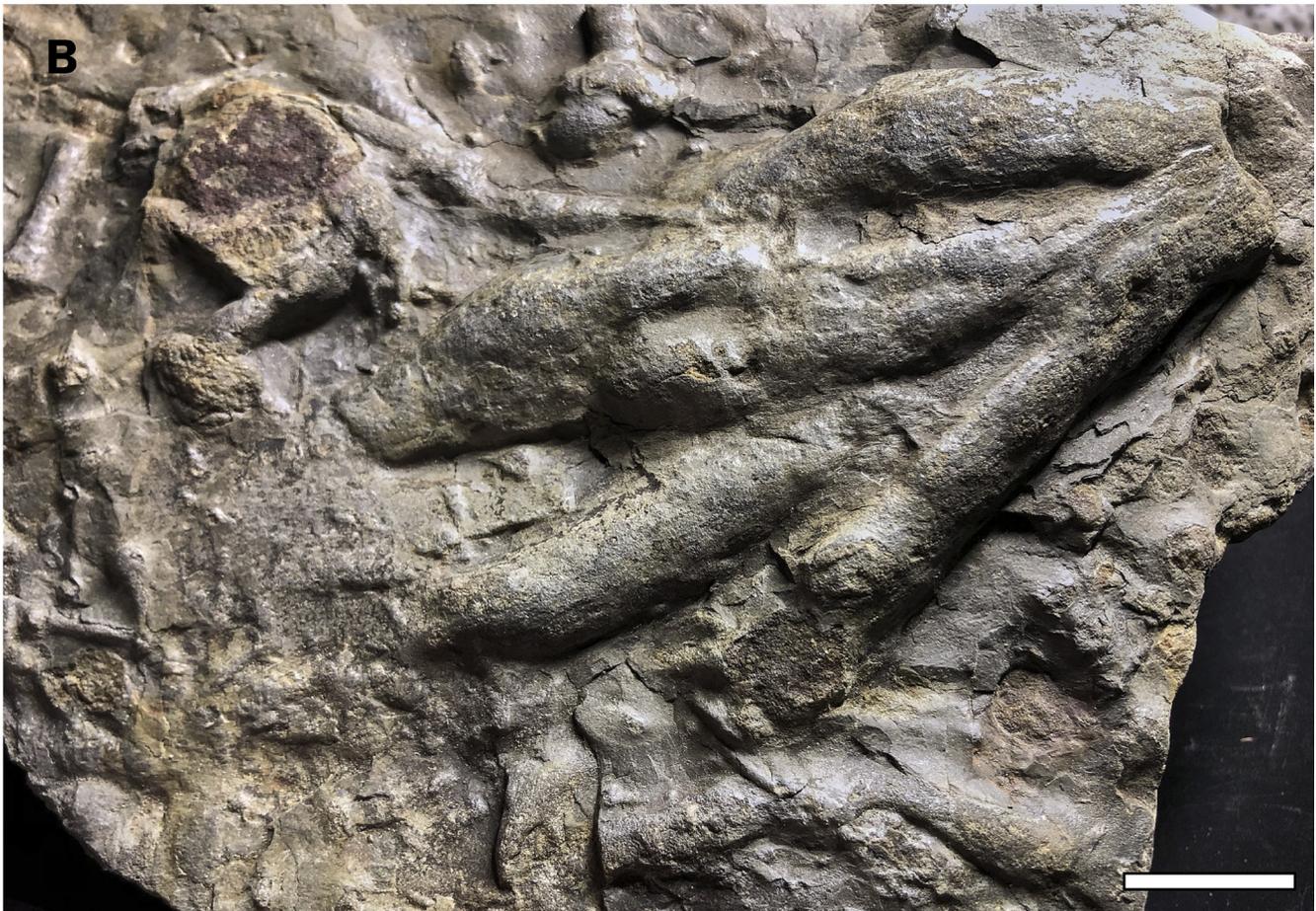
Icnogénero *Asterosoma* von Otto, 1854

*Asterosoma ludwigae* Schirf, 2000

Figura 3A–3B

**Material.** Dos ejemplares (DGO-24369; GR-0269), junto con aproximadamente 100 ejemplares de campo identificados.

**Descripción.** Excavaciones de relleno concéntrico, con forma similar a brazos, protuberancias o ramas, dispuestas de forma de abanico desde un eje central. Estas excavaciones son rectilíneas, ligeramente fusiformes, presentando localmente cierta ornamentación definida por estriaciones longitudinales rectas y paralelas entre sí que recorren toda la rama. En los ejemplares estudiados se reconocen entre 3 y 7 ramas, cada una de ellas tiene un ancho de entre 1,1 y 1,7 cm y una longitud de entre 8,0 y 15,0 cm. Su relleno no difiere del de la matriz rocosa. Se preservan mayormente como hiporrelieves positivos en capas de arenisca fina a muy fina y en menor medida en



**Figura 3.** *Asterosoma ludwigae* en la Formación Furada. Ambos ejemplares preservados como hiporrelieves positivos. **A**, Ejemplar de campo; **B**, DGO-24369; barras de escala = 1 cm.

**Figura 3.** *Asterosoma ludwigae* from the Furada Formation. Both specimens preserved as positive hyporeliefs. **A**, Field specimen; **B**, DGO-24369; scale bars = 1 cm.

cuarcita y limolita, y como relieve completo en limolita y epirrelieve negativo en arenisca muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heindallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Monomorphichnus* isp. A, *Nereites* isp., *Phycodes circinatum*, *Palaeophycus tubularis*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Junto con *Rosselia socialis* y *Palaeophycus tubularis*, es el icnotaxón predominante en los tramos basal e inferior de la sección estudiada, aunque también abunda en el tramo superior de la misma, apareciendo en capas intensamente bioturbadas. *Asterosoma* no ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989). Estos autores mencionaron al icnogénero *Arthropycus* en la vertiente leonesa de la Formación San Pedro. *Arthropycus* presenta cierta similitud con *Asterosoma*, aunque son distinguibles por el patrón anillado que recorre transversalmente los tubos que conforman *Arthropycus*. *Asterosoma* se distingue de *Rosselia* por su carácter ramificado y su disposición predominantemente horizontal (Chamberlain, 1971; Nara, 1995; Schliif, 2000). Se distingue a su vez del icnogénero *Phycodes* por su relleno concéntrico, el patrón general de ramificación y por sus estrías diagnósticas (Häntzschel, 1975; Seilacher, 2000). *Asterosoma ludwigae* se diferencia de *A. radiceforme* en su disposición en abanico en lugar de radial (Schliif, 2000). Recientemente, se ha sugerido incluir *A. ludwigae* en el icnogénero *Lamellaecylindrica*, el cual se ha definido para incluir estructuras ramificadas con relleno concéntrico (Knaust, 2021a, 2021b). Dicha propuesta adopta una definición de *Asterosoma* restringida a estructuras radiales. A su vez, se ha mencionado que el material tipo de *Asterosoma* carece del relleno concéntrico que caracteriza a la gran mayoría de los especímenes que han sido asignados subsecuentemente a este icnogénero (Niebuhr & Wilmsen, 2016). Sin embargo, el material tipo presenta las clásicas morfologías en bulbo y estrías longitudinales que son consideradas como producidas por extensión a partir de un mecanismo de relleno de la excavación, lo cual implica un patrón concéntrico que puede estar más o menos evidenciado por una alternancia litológica (Seilacher, 2007). En este estudio adoptamos una definición de *Asterosoma* que es más consistente con la de Seilacher (2007), la cual enfatiza la morfología en bulbo y las estrías como icnotaxobases a nivel icnogénérico y las distintas configuraciones de ramificación de estos bulbos a nivel icnoespecífico. Otro punto fundamental que sustenta dicha decisión es fomentar la estabilidad nomenclatural para reflejar el uso corriente de *Asterosoma*.

Icnogénero *Bergaueria* Prantl, 1945  
*Bergaueria hemispherica* Crimes et al., 1977  
Figura 4A–4C

**Material.** Seis especímenes de campo identificados.

**Descripción.** Estructuras verticales de forma cilíndrica a hemisférica, de márgenes rectos y una base redondeada y aplanada o cónica. Las paredes son lisas y no presentan ornamentación. Su diámetro varía entre 2,0 y 5,0 cm y su profundidad entre 1,0 y 3,0 cm. El relleno es idéntico al material de la matriz rocosa. Preservadas como hiporrelieves positivos en capas de arenisca fina a muy fina o limolita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp. *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Phycodes circinatum* *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Teichichnus rectus*.

**Observaciones.** *Bergaueria hemispherica* aparece de forma dispersa hacia la parte alta del tramo inferior, sin tener una distribución uniforme y siendo muy escasa. *Bergaueria* ha sido previamente identificada en esta formación por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 5, fig. d). Es probable que los ejemplares asignados a *Conostichus* por Suárez de Centi et al. (1989) correspondan también a *Bergaueria*. *Bergaueria* se diferencia de otros icnogéneros similares, tales como *Conichnus* o *Conostichus*, por su morfología cilíndrica a hemisférica. *Bergaueria hemispherica* se distingue de otras icnoespecies incluidas en este icnogénero por su delgada pared y su ausencia de ornamentación (Pemberton et al., 1988; Pemberton & Magwood, 1990).

Icnogénero *Bifungites* Desio, 1940  
*Bifungites munizi* Agostinho et al., 2004  
Figura 4D–4E

**Material.** Dos ejemplares en dos muestras (GR-0302; DGO-1990) y alrededor de 20 ejemplares de campo.

**Descripción.** Excavaciones compuestas por un tubo central rectilíneo, cuyos dos extremos forman un abombamiento, siendo una de las terminaciones ligeramente más grande que su opuesta, y presentando una forma semejante a un ancla. En los ejemplares que se aprecia el tubo vertical, este parte de sus extremos y se puede apreciar claramente su morfología completa, tubo central y extremos en forma de ancla y redondeado respectivamente. Su longitud total varía entre 2,3 y 5,2 cm y el ancho de sus terminaciones es de 0,9 a 1,2 cm. Presenta relleno similar a la matriz rocosa. Se preservan como relieves completos en capas alternantes de arenisca fina a muy fina y limolita o lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Cruziana quadrata*, *Curvolithus multiplex*, *Dimorphichnus* isp., *Halopoa*



**Figura 4.** Trazas fósiles de la Formación Furada. Todos los ejemplares preservados como hiporrelieves positivos. **A**, *Bergaueria hemispherica*. Ejemplar de campo visto en perfil lateral; **B–C**, *Bergaueria hemispherica*. Ejemplares de campo vistos en plano horizontal; **D**, *Bifungites munizi*. DGO-1990; **E**, *Bifungites munizi*. Ejemplar de campo; barras de escala = 1 cm.

**Figure 4.** Trace fossils from the Furada Formation. All specimens preserved as positive hyporeliefs. **A**, *Bergaueria hemispherica*. Field specimen seen in cross-view; **B–C**, *Bergaueria hemispherica*. Field specimens seen in horizontal view; **D**, *Bifungites munizi*. DGO-1990; **E**, *Bifungites munizi*. Field specimen; scale bars = 1 cm.

*imbricata*, *Heindallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Monomorphichnus* isp. *A*, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Psammichnites implexus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. *B*, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** *Bifungites munizi* es relativamente abundante a lo largo de toda la sección, excepto

en el tramo superior de la misma. Sin embargo, los ejemplares mejor conservados se presentan hacia la base del tramo medio. Suárez de Centi et al. (1989) identificaron en esta sucesión tanto *Arthraria* como *Bifungites*. La morfología de ambos icnogéneros es similar. Sin embargo, *Bifungites* tiene continuidad en la vertical, observándose una sección de la misma asociada a los distintos planos de estratificación (e.g., Suárez de Centi et al., 1989, lám. 1, fig. c). En los ejemplares estudiados que presentan una mejor preservación, podemos observar esta continuación en el plano vertical. En consecuencia, se ha optado por considerar que los ejemplares previamente asignados a *Arthraria* corresponden a ejemplares de *Bifungites*, en los cuales la continuidad vertical no se aprecia simplemente por un problema preservacional. *Bifungites munizi* se diferencia de otras icnoespecies de *Bifungites* por presentar una de las terminaciones ligeramente de mayor tamaño con una forma similar a un ancla, mientras que la terminación opuesta es más pequeña y redondeada, unidos por un nexo central rectilíneo (Agostinho et al., 2004).

ICnogénero *Chondrites* von Sternberg, 1833

*Chondrites* isp.

Figura 5D

**Material.** Un espécimen identificado en el campo.

**Descripción.** Excavación compuesta por un eje central del cual surgen en profundidad ramificaciones simples de estilo dicotómico, que son rectilíneas o ligeramente curvadas. Estas ramificaciones nunca se intersectan y tienen una disposición dendrítica. La longitud del eje central es de 6,8 cm y la longitud de las ramas centrales es de 2,0 a 3,6 cm. El ancho de los tubos es de 0,3 cm, permaneciendo constante. Su relleno es distinto al de la matriz rocosa, siendo este de limolita muy fina. Se preserva como relieve completo en un bloque suelto de limolita.

**Trazas fósiles asociadas.** No se observa ninguna otra traza fósil en el bloque en el que se identificó este icnotaxón.

**Observaciones.** El ejemplar encontrado pertenece a un bloque suelto en el tramo inferior de la formación. *Chondrites* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989). El clásico patrón de bifurcación dendrítico permite asignar estas excavaciones a *Chondrites*. Sin embargo, la escasez de ejemplares no nos permite realizar una asignación a nivel icnoespecífico.

ICnogénero *Cruziana* d'Orbigny, 1842

*Cruziana acacensis* Seilacher, 1970

Figura 5E–5F

**Material.** Dos ejemplares en dos muestras (DGO-24401; DGO-24403).

**Descripción.** Trazas fósiles horizontales conformadas por dos lóbulos paralelos con un espacio interlobular amplio, bien definido, que recorre el largo total de la estructura. No se observan crestas marginales, ni marcas coxales en el espacio interlobular. Lóbulos convexos cubiertos por rasguñaduras subiguales, de aproximadamente 0,1 cm de ancho, redondeadas, que corren paralelas al eje axial (Fig. 5E) o constituyendo grupos de 4 o 5 rasguñaduras que forman distintos ángulos en relación con el eje longitudinal y definen una ornamentación más irregular (Fig. 5F). La longitud máxima es de 6,5 cm. El ancho es de 2,3 a 3,5 cm. Preservadas como hiporrelieves positivos en arenisca fina a muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** Muestras recolectadas por A. Marcos (Museo de Geología de Oviedo) de las cuales no se tiene referencia de icnofauna asociada.

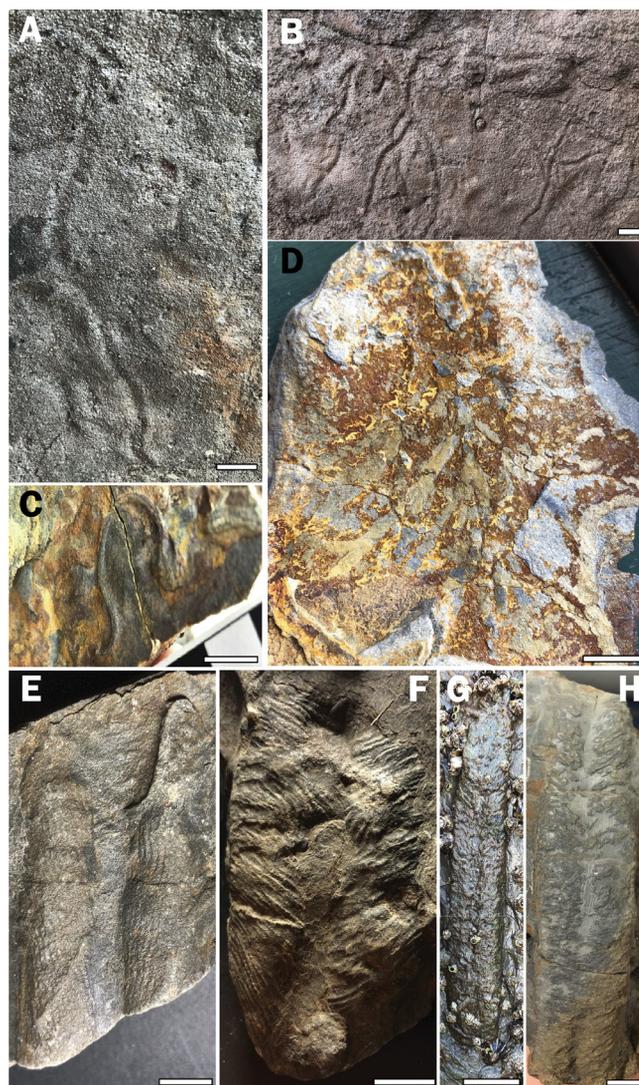
**Observaciones.** Esta icnoespecie es aparentemente rara en la sucesión estudiada. Su posición en la columna no puede ser indicada ya que se trata de un ejemplar recolectado previamente a la realización de nuestro estudio. *Cruziana* ha sido previamente identificada en esta formación por Suárez de Centi et al. (1989), pero no es posible efectuar una asignación a nivel icnoespecífico de los ejemplares ilustrados en su trabajo. El aspecto de los ejemplares asignados a *C. acacensis* recuerda la morfología de *Cruziana* del grupo *rugosa* por la presencia de sets de múltiples estrías subiguales y subparalelas. Sin embargo, en el caso de *C. acacensis*, las rasguñaduras no son angulosas como en el grupo *rugosa* y están agrupadas localmente en sets de 5 (y raramente 6) rasguñaduras, regularmente espaciadas y paralelas (Seilacher, 1970, 1990, 2005; Seilacher et al., 2002). Por el contrario, el grupo *rugosa* típicamente incluye sets de 8 a 13 estrías (Seilacher, 1970, 1990, 1992; Fillion & Pickerill, 1990). Estas estructuras bilobadas son interpretadas como excavadas por apéndices endopodales, construidas en posición prosoclina (“head-down”). *Cruziana acacensis* fue registrada en rocas silúricas de África y Sudamérica (Seilacher, 1970, 1990, 2005; Potgieter & Oelofsen, 1983; Seilacher et al., 2002).

*Cruziana quadrata* Seilacher, 1970

Fig. 5G–5H

**Material.** Unos 19 ejemplares en nueve muestras (GR-0296; DGO-24373; DGO-24374; DGO-24376; DGO-24377; DGO-24378; DGO-24388; DGO-24389; DGO-24402) junto a aproximadamente 50 ejemplares adicionales estudiados en el campo.

**Descripción.** Trazas horizontales bilobadas estando sus lóbulos poco pronunciados, con una sección claramente rectangular que tiene un trazado típicamente rectilíneo, excepto en algunos especímenes de mayor longitud que son levemente sinuosos. El surco axial, de entre 0,08 y 0,1 cm de ancho, puede desaparecer



**Figura 5.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, *Helminthoidichnites tenuis*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve negativo; **B**, *Helminthoidichnites tenuis*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve negativo; **C**, *Helminthopsis abeli*. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve positivo; **D**, *Chondrites* isp. Ejemplar de campo preservado como relieve completo; **E**, *Cruziana acacensis*. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24401; **F**, *Cruziana acacensis*. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24403; **G**, *Cruziana quadrata*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; **H**, *Cruziana quadrata*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; barras de escala = 1 cm.

**Figure 5.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, *Helminthoidichnites tenuis*. Field specimen preserved as negative hyporelief; **B**, *Helminthoidichnites tenuis*. Field specimen preserved as negative hyporelief; **C**, *Helminthopsis abeli*. Field specimen preserved as positive epirelief; **D**, *Chondrites* isp. Field specimen preserved as full relief; **E**, *Cruziana acacensis*. Preserved as positive hyporelief. DGO-24401; **F**, *Cruziana acacensis*. Preserved as positive hyporelief. DGO-24403; **G**, *Cruziana quadrata*. Field specimen preserved as positive hyporelief; **H**, *Cruziana quadrata*. Field specimen preserved as positive hyporelief; scale bars = 1 cm.

localmente o estar definido a lo largo de toda la estructura. Los especímenes mejor preservados muestran rasguñaduras, sumamente apretadas, mayormente de alto ángulo respecto del surco medio (> 90°) definiendo lóbulos levemente convexos bien diferenciados. Un cambio en la convexidad revela un área aplanada externa, en parte cruzada por rasguñaduras que localmente alcanzan el margen de la estructura. No se observan crestas marginales. La longitud típica es entre 7 y 15 cm, pero al menos un ejemplar es de aproximadamente 30 cm. El ancho varía entre 0,6 y 2,3 cm. Preservadas como relieves completos en bases de arenisca fina a muy fina y en muchos casos como exicnias en lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Curvolithus multiplex*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Monomorphichnus* isp. A, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Esta icnoespecie es abundante en toda la sección, llegando a mostrar superposición de distintos especímenes en algunas bases de arenisca. Algunos de los ejemplares asignados a *Teichichnus* por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 4, fig. a; lám. 5, figs. a–b) podrían corresponder a *Cruziana quadrata*. *C. quadrata* es identificable por su sección subcuadrada, ser relativamente profunda y sus conspicuas rasguñaduras endopodales de alto ángulo (Seilacher, 1970).

Ichnogénero *Curvolithus* Fritsch, 1908

*Curvolithus multiplex* Fritsch, 1908

Figura 6D

**Material.** Un ejemplar identificado en el campo.

**Descripción.** Traza horizontal compuesta por cuatro lóbulos dispuestos de forma paralela. Los dos lóbulos más distales son notablemente más estrechos que los dos centrales, presentando los lóbulos distales un ancho de entre 0,3 y 0,6 cm y en los centrales de entre 0,5 y 1,2 cm. No exhibe una clara ornamentación. Tiene unos 8,8 cm de longitud. El ancho total de la traza fósil es 1,8 cm, alcanzando los 2,1 cm en su parte más ancha. Su relleno es el mismo que el de la matriz rocosa. Se preserva como epirrelieve positivo en capas de arenisca fina intercaladas en un intervalo de lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Monomorphichnus* isp. A y *Rosselia socialis*.

**Observaciones.** El único ejemplar se presenta en el tramo medio de la sección. El patrón morfológico y su preservación en epirrelieve positivo permiten

asignar este ejemplar al icnogénero *Curvolithus*. Este icnotaxón no había sido identificado previamente en esta sucesión. *Curvolithus multiplex* se diferencia de *C. simplex* por presentar una sección cuadrilobulada bien definida en planta (Buatois et al., 1998a).

Ichnogénero *Davichnia* Suárez de Centi, García-Ramos & Valenzuela, 1989

**Diagnosis.** Traza fósil acintada, trilobulada ventralmente. Lóbulos marginales típicamente más convexos y angostos que el lóbulo central. Lóbulo central liso, aplanado, localmente cóncavo.

*Davichnia cantabrica* Suárez de Centi, García-Ramos & Valenzuela, 1989

Figura 6E–6H

**Diagnosis.** Traza fósil acintada, trilobulada ventralmente. Lóbulos marginales típicamente más convexos y angostos que el lóbulo central, ornamentados localmente por marcas regularmente separadas oblicuas o transversales que le otorgan un aspecto anulado. Lóbulo central liso, aplanado, localmente cóncavo.

**Material.** Tres muestras (GR-0256; GR-0257; GR0071) conteniendo un total de cinco especímenes. Holotipo (GR-0256) y paratipo (GR-0257).

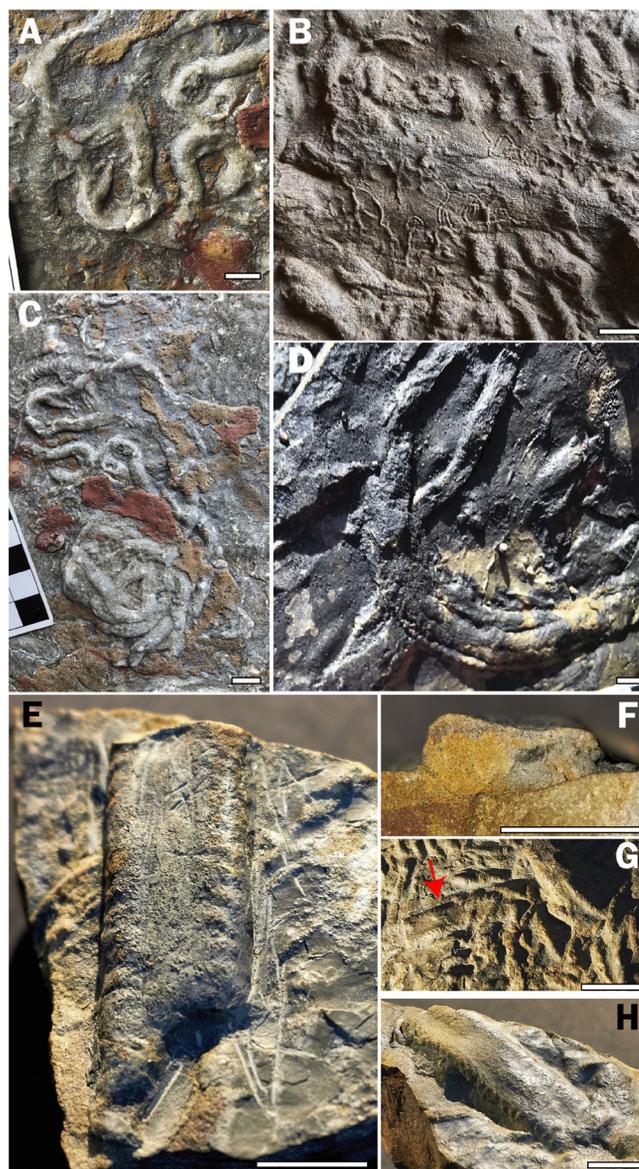
**Descripción.** Trazas fósiles acintadas que muestran una morfología ventral sutilmente trilobulada. El ancho es de 0,5 a 1,3 cm y el largo de 2,0 a 4,0 cm. El lóbulo central es liso, aplanado a localmente cóncavo y posee un ancho de 0,3 a 0,7 cm. Los lóbulos marginales son típicamente más angostos, variando de 0,1 a 0,3 cm y muestran una ornamentación con impresiones regularmente separadas, predominantemente submilimétricas, si bien en el holotipo algunas impresiones llegan a 0,02 cm de ancho (Fig. 6E). En el espécimen más largo (GR 0071), puede observarse un significativo cambio del ancho de la estructura que pasa de 0,7 a 1,2 cm, variando también notablemente la convexidad del lóbulo central que pasa de sutilmente convexo a cóncavo (Fig. 6H). Si bien es difícil observar la superficie dorsal, en sección vertical parecería unilobulada o sutilmente trilobulada. Preservadas como relieve completo en la base de capas de arenisca muy fina o limolita.

**Trazas fósiles asociadas.** Según Suárez de Centi et al. (1989), *Davichnia cantabrica* aparece asociado con relativa frecuencia con *Cruziana* isp., *Teichichnus rectus*, *Rosselia socialis* (*Cylindrichnus* en el trabajo de estos autores) y *Planolites montanus*.

**Observaciones.** *Davichnia cantabrica* fue definida por Suárez de Centi et al. (1989), quienes notaron que este icnotaxón era particularmente abundante en la sección de las playas de Bahinas y Munielles. Sin embargo, no han sido identificado ejemplares

**Figura 6.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, *Heimdallia chatwini*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; **B**, *Gordia marina*. Ejemplar preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24388; **C**, *Heimdallia chatwini*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; **D**, *Curvolithus multiplex*. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve positivo; **E**, *Davichnia cantabrica*. GR-0256 (Holotipo) mostrando morfología trilobulada y lóbulos externos con ornamentación anulada. Preservado en la base de la capa. Sección de Munielles-Bahinas; **F**, *Davichnia cantabrica*. Sección vertical del holotipo mostrando morfología ventral trilobulada y aparente sección dorsal unilobulada. Preservado en la base de la capa. Sección de Munielles-Bahinas. GR-0256; **G**, *Davichnia cantabrica*. Dos especímenes pequeños que se entrecruzan. Nótese la clara ornamentación anulada localmente preservada en el paratipo (indicado con flecha). Preservados en la base de la capa. Sección de Villasimpliz. GR-0257; **H**, *Davichnia cantabrica*. Espécimen con visible cambio en la convexidad del lóbulo central que pasa de cóncavo (arriba) a levemente convexo (abajo). Preservado en la base de la capa. Localidad no consignada. GR-0071; barras de escala = 1 cm.

**Figure 6.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, *Heimdallia chatwini*. Field specimen preserved as positive hyporelief; **B**, *Gordia marina*. Preserved as positive hyporelief. DGO-24388; **C**, *Heimdallia chatwini*. Field specimen preserved as positive hyporelief; **D**, *Curvolithus multiplex*. Field specimen preserved as positive epirelief; **E**, *Davichnia cantabrica*. GR-0256 (Holotype) showing trilobate morphology and external lobes with annulated ornamentation. Preserved at the base of bed. Munielles-Bahinas succession; **F**, *Davichnia cantabrica*. Cross-section view of holotype showing ventral trilobate morphology and possible dorsal unilobate morphology. Preserved at the base of bed. GR-0256; **G**, *Davichnia cantabrica*. Two small overlapping specimens. Note clear annulated ornamentation preserved in the paratype (arrowed). Preserved at the base of bed. Villasimpliz succession. GR-0257; **H**, *Davichnia cantabrica*. Specimen showing a clear change in the convexity of the central lobe (above) to slightly convex (below). Preserved at the base of bed. Locality unknown. GR-0071; scale bars = 1 cm.



adicionales en el presente estudio. Se han agregado diagnosis a nivel icnogénérico e icnoespecífico, ya que las mismas no se incluyeron en el estudio original. Si bien *Davichnia cantabrica* presenta características (e.g., sección aplanada, cambios en la curvatura a lo largo de la estructura) fuertemente reminiscentes del icnogénero *Curvolithus*, este último presenta como carácter diagnóstico una morfología dorsal trilobulada no evidente en el material aquí analizado. Por otra parte, *Davichnia cantabrica* presenta lóbulos externos con una clara ornamentación anulada ausente en *Curvolithus*. Frente a la imposibilidad de determinar con precisión la morfología dorsal y considerando la distintiva ornamentación de los lóbulos externos ventrales, se mantiene provisionalmente este icnotaxón. Cabe señalar que, de confirmarse una morfología dorsal trilobulada, el icnogénero *Davichnia* pasaría a ser sinónimo posterior de *Curvolithus*, pero la distintiva ornamentación garantizaría una nueva icnoespecie.

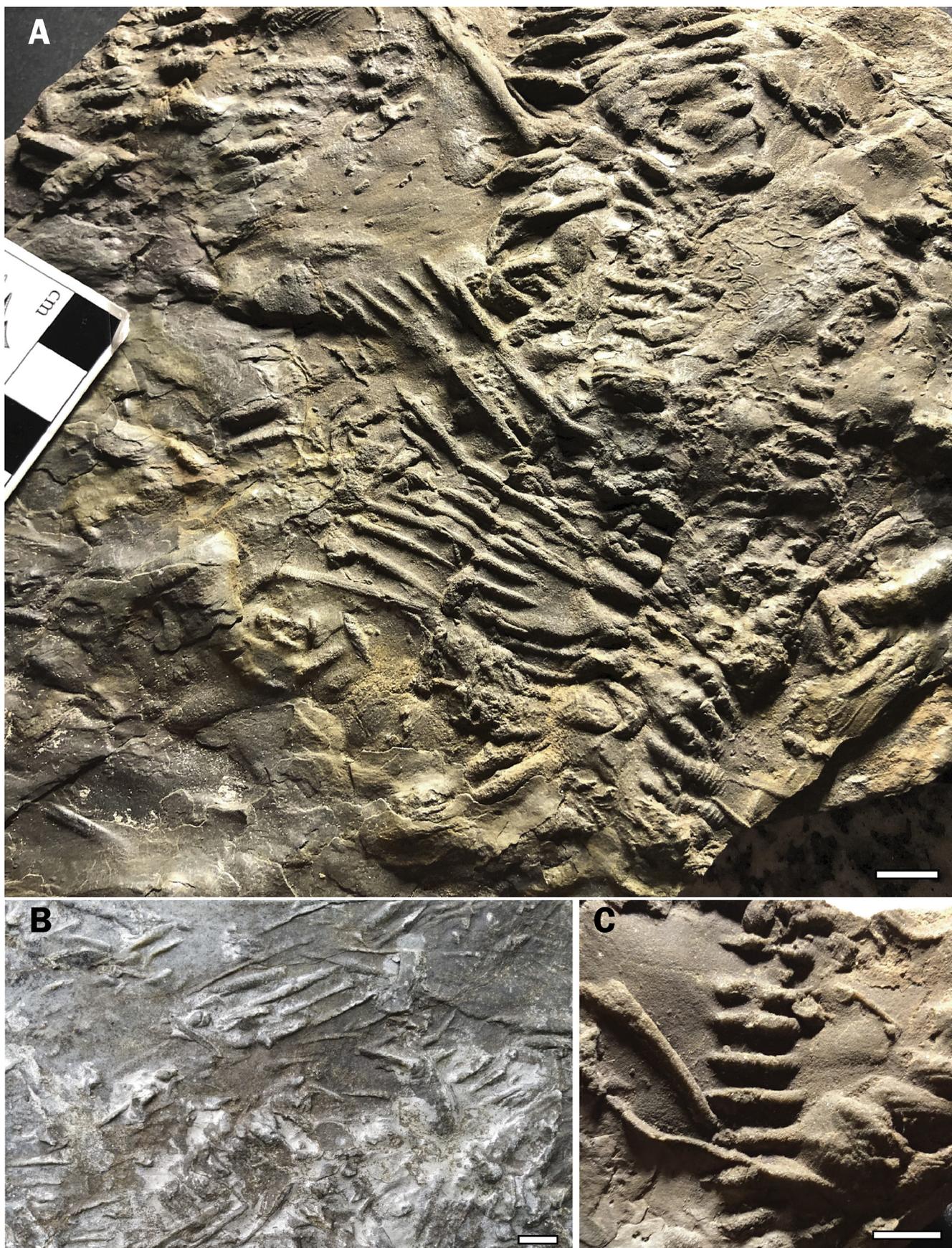
Icnogénero *Dimorphichnus* Seilacher, 1955a

*Dimorphichnus* isp.

Figura 7A–7C

**Material.** Aproximadamente diez especímenes en tres muestras (DGO-24388; DGO-24391; DGO-24371) y alrededor de 25 ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Múltiples series dimórficas de impresiones o rasguñaduras que se superponen formando superficies palimpsésticas y ocasionales series aisladas. Se distinguen series de entre 5 y 10 prominentes rasguñaduras elongadas, de perfil redondeado que definen una trayectoria recta o ligeramente sigmoidal, en algunos casos terminando en una punta aguda. La longitud de estas rasguñaduras es de entre 1 y 6,1 cm y su ancho es de 0,2 a 0,4 cm. La segunda morfología corresponde a impresiones cortas, triangulares a ovales que definen un relieve que muestra finas estrías transversales superpuestas.



**Figura 7.** *Dimorphichnus* isp. en la Formación Furada. Todos los ejemplares preservados como hiporrelieves positivos. **A**, DGO-24388; **B**, ejemplar de campo; **C**, DGO-24391; barras de escala = 1 cm.

**Figure 7.** *Dimorphichnus* isp. from the Furada Formation. All specimens preserved as positive hyporelief. **A**, DGO-24388; **B**, field specimen; **C**, DGO-24391; scale bars = 1 cm.

La longitud de las impresiones cortas es de 1,2 a 2,0 cm y un ancho típicamente entre 0,6 y 0,8 cm, llegando como máximo a 1,0 cm. Preservadas como hiporrelieves positivos en arenisca fina a muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** Muestras recolectadas por A. Marcos de las cuales no se tiene referencia de icnofauna asociada. Los ejemplares de campo aparecen asociados a *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Curvolithus multiplex*, *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Lockeia siliquaria*, *Monomorphichnus* isp. A, *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Ptychoplasma excelsum*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Este icnotaxón es relativamente común en el tramo medio de la sucesión, si bien ha sido observado también en los tramos basal e inferior. Las rasguñaduras elongadas representan marcas de rastrillado (“*rakers*”) mientras que las rasguñaduras cortas registran marcas de apoyo (“*pushers*”). La gran densidad de series superpuestas, presentes en distintos niveles (“*undertracks*”), hace difícil determinar el número total de apéndices en los productores, siendo diez el número mínimo de patas. Las estructuras cortas revelan la presencia de estrías más finas que pueden relacionarse con la morfología distal del apéndice. Los contundentes y profundos *rakers* de estos especímenes no han sido registrados en ninguna especie definida de *Dimorphichnus*. Si bien la variante tipo *Dimorphichnus* de *Cruziana bonariensis* en Seilacher (2005, figs. 1B, 3) del Silúrico de Jujuy (Argentina) presenta ciertas similitudes en la forma general de las rasguñaduras, los *rakers* del material estudiado son lisos y más vermiformes que los ejemplares de Argentina.

Icnogénero *Gordia* Emmons, 1844

*Gordia marina* Emmons, 1844

Figura 6B

**Material.** Un ejemplar en una muestra (DGO-24388), junto a aproximadamente 20 especímenes de campo.

**Descripción.** Trazas continuas horizontales formadas por crestas delgadas altamente curvadas sin llegar a ser meandriformes, que muestran entrecruzamiento. Las crestas son lisas, sin ningún tipo de ornamentación. La longitud es muy variable y el ancho va desde 0,1 cm a 0,3 cm. El relleno es similar a la matriz rocosa. Preservados como hiporrelieves convexos en lutita y más minoritariamente en cuarcita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Helminthoidichnites tenuis*, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Trichophycus* isp. y huellas indeterminadas.

**Observaciones.** *Gordia marina* no aparece de forma continua a lo largo de toda la sección, sino que abunda en determinados niveles, especialmente en el tramo superior de la sucesión, habiéndose observado también en el tramo basal y hacia el techo del tramo medio. *Gordia* ha sido previamente identificada en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989). El icnogénero *Gordia* se diferencia de otras pistas de pastoreo simples por su tendencia a entrecruzarse en un mismo ejemplar (Buatois et al., 1998b). Los ejemplares de *G. marina* son fácilmente reconocibles de otras icnoespecies de *Gordia*. *Gordia nodosa* presenta una ornamentación en forma de anillado muy marcada (Pickerill & Peel, 1991), *G. arcuata* presenta una morfología en arco (Fillion & Pickerill, 1990) y *G. meandria* exhibe unos meandros muy bien definidos (Donovan et al., 2015).

Icnogénero *Halopoa* Torell, 1870

*Halopoa imbricata* Torell, 1870

Figura 8D

**Material.** Cinco ejemplares identificados en el campo y un posible ejemplar en una muestra (GR-0269).

**Descripción.** Excavaciones cilíndricas y fusiformes que no presentan ningún tipo de terminación claramente definida. Su ancho no es constante a lo largo de toda la excavación. Presentan entre 4,5 y 10 cm de longitud y unos 0,6 a 0,8 cm de ancho. Las excavaciones están ornamentadas por unas estrías longitudinales con un ancho entre 0,1 y 0,2 cm. Estas estrías no son necesariamente continuas, sino que pueden ser intermitentes, estando mejor definidas en las secciones más anchas de la excavación. Su relleno es similar a la matriz rocosa. Preservados como hiporrelieves positivos en capas de arenisca muy fina a fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Dimorphichnus* isp., *Heimdallia chatwini*, *Palaeophycus tubularis*, *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

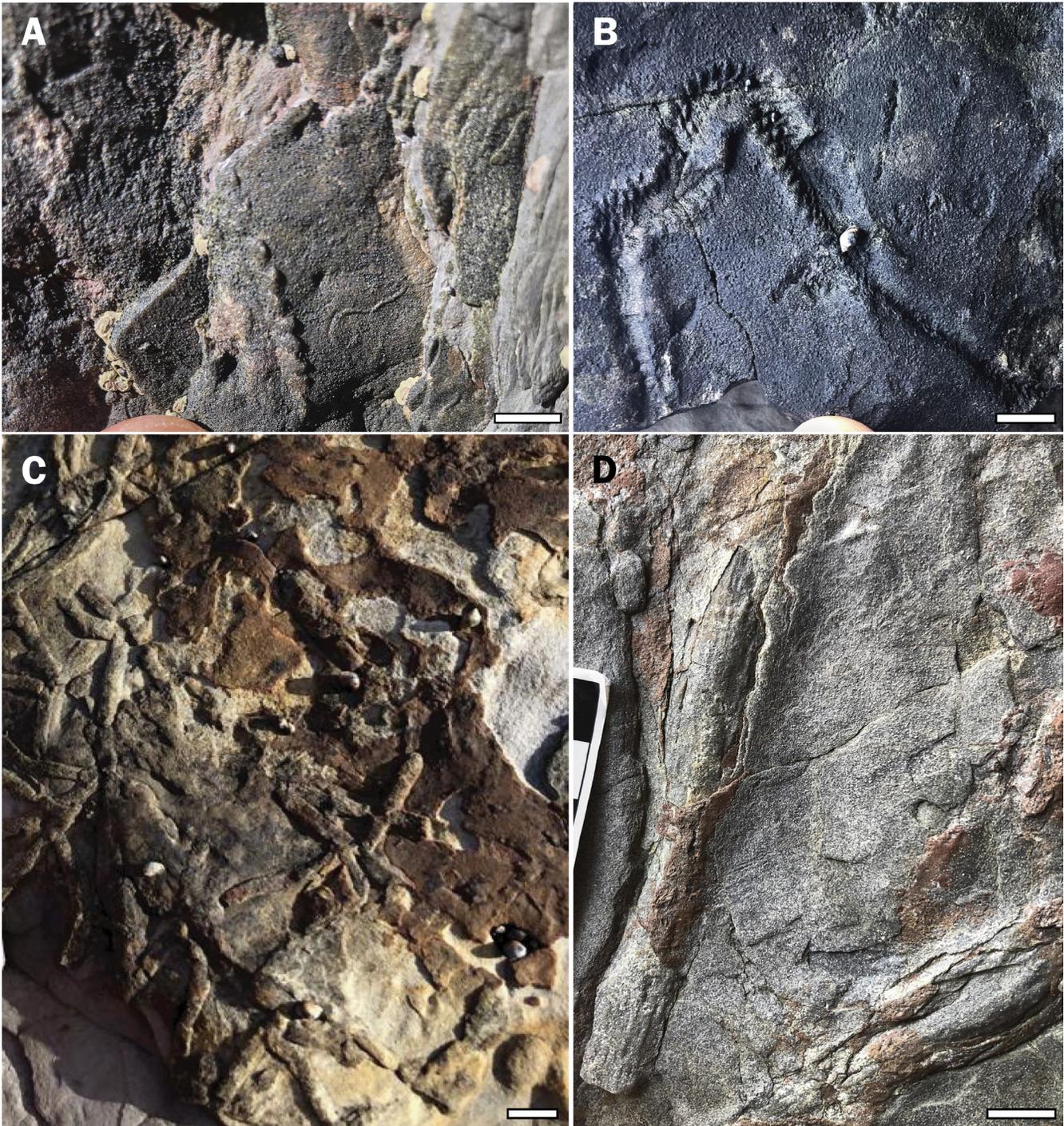
**Observaciones.** Su presencia se restringe a unas pocas capas en el tramo basal de la sección, siendo un icnotaxón poco común. *Halopoa* no había sido identificado previamente en esta formación por Suárez de Centi et al. (1989). La ausencia de ramificaciones distingue a *Halopoa* del icnogénero *Asterosoma*. La presencia de surcos longitudinales continuos junto con las estrías que recorren estas pistas fósiles son características de la icnoespecie *H. imbricata* (Uchman, 1998).

Icnogénero *Heimdallia* Bradshaw, 1981

*Heimdallia chatwini* Bradshaw, 1981

Figuras 6A, 6C

**Material.** Tres ejemplares de campo.



**Figura 8.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, *Nereites* isp. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve positivo; **B**, *Nereites* isp. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve negativo; **C**, *Palaeophycus tubularis*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; **D**, *Halopoa imbricata*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; barras de escala = 1 cm.

**Figure 8.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, *Nereites* isp. Field specimen preserved in positive epirelief; **B**, *Nereites* isp. Field specimen preserved in negative epirelief; **C**, *Palaeophycus tubularis*. Field specimen preserved as positive hyporelief; **D**, *Halopoa imbricata*. Field specimen preserved as positive hyporelief; scale bars = 1 cm.

**Descripción.** Excavaciones que comprenden una estructura con *spreite* vertical a subvertical formada por elementos encadenados, ligeramente curvados o arqueados. Su trazado es sinuoso a curvado, sin llegar a ser meandriforme. Miden una longitud de entre 4,3 y 5,6 cm, mientras que el ancho es de entre 0,5 y 0,7 cm siendo relativamente constante a lo largo de la

traza. Presentan un relleno similar a la matriz rocosa. Preservados como hiporrelieves positivos en capas de arenisca fina a muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Dimorphichnus* isp., *Halopoa imbricata*, *Palaeophycus tubularis*, *Planolites*

*montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Es un icnotaxón muy poco abundante en esta sucesión, apareciendo únicamente en el tramo basal. Una preservación similar a la que muestran los ejemplares estudiados ha sido documentada previamente en ejemplares del Ordovícico de Sudáfrica (Buatois & Mángano, 2011; Davies et al., 2020). *Heimdallia* no había sido identificado previamente en esta formación. Se distingue de *Psammichnites* por la presencia de *spreite*. *Heimdallia chatwini* se diferencia de *H. zigzag* en que la primera presenta un curso predominantemente rectilíneo en los ejemplares descritos (Bradshaw, 1981).

ICnogénero *Helicodromites* Berger, 1957

*Helicodromites mobilis* Berger, 1957

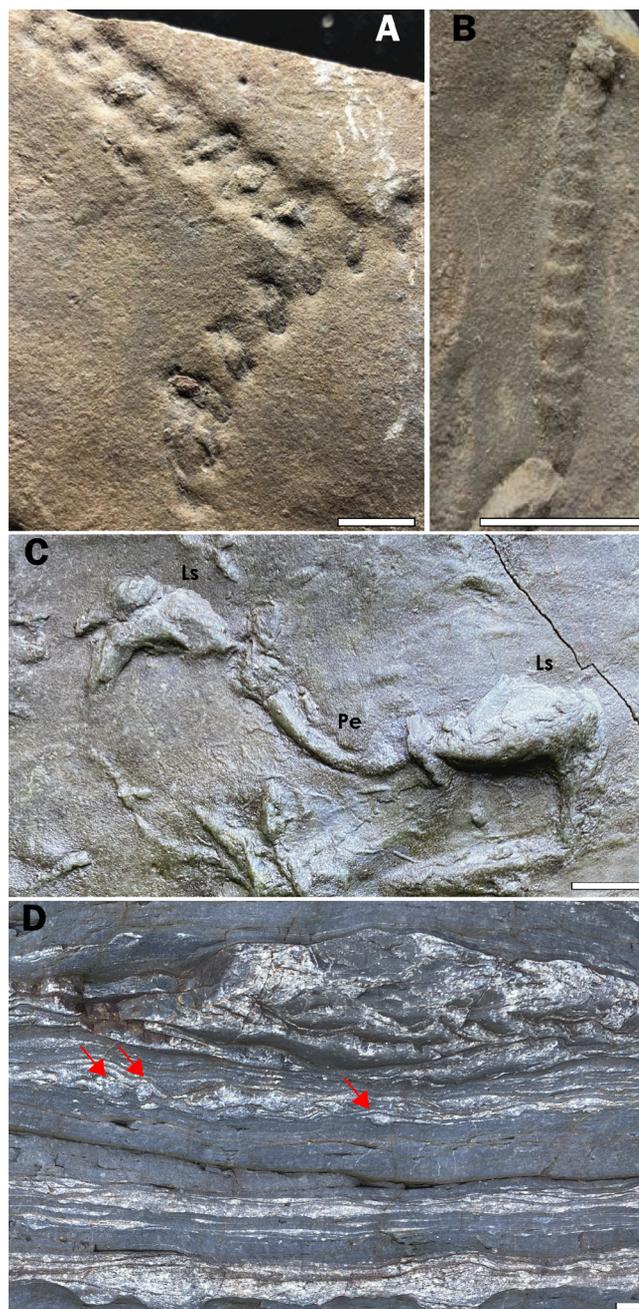
Figura 9A

**Material.** Dos ejemplares en una muestra (DGO-1987).

**Descripción.** Trazas horizontales, rectilíneas a ligeramente curvas, formadas por una hilera de entre seis y ocho pequeños segmentos tubiformes transversales u oblicuos al eje de la estructura y que representan la expresión en plano de estratificación de un sistema helicoidal. Las excavaciones presentan límites bien definidos evidenciando la presencia de un revestimiento de mucus. El diámetro de los segmentos tubiformes oscila entre 0,1 y 0,2 cm, mientras que los segmentos de cada vuelta distan entre sí entre 0,3 y 0,4 cm y el radio del helicoide de 0,45 a 0,5 cm. Su longitud varía de 4,5 a 6,5 cm. En los segmentos en que fue posible identificar el relleno, éste es de naturaleza limolítica. Preservados como relieves completos en base de capas de arenisca muy fina limosa.

**Trazas fósiles asociadas.** Según Suárez de Centi et al. (1989), *Helicodromites mobilis* aparece asociado con *Arenicolites* isp., *Bifungites munizi*, *Cruziana* isp., *Phycodes circinatum*, *Rosselia socialis* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** El único ejemplar encontrado se presenta en el tramo superior de la sección, pero su ubicación exacta en la columna no ha podido determinarse dado que fue colectado con anterioridad a la realización de nuestro estudio. Dicho ejemplar ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 2, figs. f–g). La orientación horizontal diferencia *Helicodromites* de otras excavaciones espiraladas como *Gyrolithes* (Uchman & Hanken, 2013; Laing et al., 2018). A su vez, se distingue de otras excavaciones helicoidales horizontales como *Augerinoichnus* en que éste icnogénero presenta cada segmento de la traza orientada oblicuamente respecto del plano vertical, lo que da como resultado una morfología similar a herraduras de caballo (Berger, 1957; Minter et al., 2008; Voigt et al., 2022). Se diferencia también de



**Figura 9.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, *Helicodromites mobilis*. Ejemplar preservado como hiporrelieve negativo. DGO-1987; **B**, *Imponoglyphus* isp. Ejemplar preservado como hiporrelieve positivo. GR-0295 y correspondiente a la ilustración de campo de Suárez de Centi et al. (1986, lám. 3, figs. a–b); **C**, Dos ejemplares de *Lockeia siliquaria* (Ls) conectados por un ejemplar de *Ptychoplasma excelsum* (Pe). Ambos preservados como hiporrelieves positivos. Ejemplares de campo; **D**, *Planolites montanus* visto en sección transversal. Ejemplares de campo; barras de escala = 1 cm.

**Figure 9.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, *Helicodromites mobilis*. Specimen preserved in negative hyporelief. DGO-1987; **B**, *Imponoglyphus* isp. Preserved as positive hyporelief. GR-0295 and corresponding with the illustration of Suárez de Centi et al. (1986, lám. 3, figs. a–b); **C**, two specimens of *Lockeia siliquaria* (Ls) connected by a specimen of *Ptychoplasma excelsum* (Pe). Both preserved as positive hyporelief. Field specimens; **D**, *Planolites montanus* seen in horizontal view. Field specimens; scale bars = 1 cm.

*Avetoichnus* por la presencia en éste de un surco central recto o ligeramente curvado, respecto al cual se disponen los segmentos que lo conforman de forma oblicua a este eje axial, alternando una posición y otra (Uchman & Rattazzi, 2011). Respecto al icnogénero *Helicolithus*, este es un grafoglíptido que se diferencia de *Helicodromites*, *Avetoichnus* y *Augerinoichnus*, entre otros, en su trazado meandriforme, cambios en la dirección de los segmentos en los meandros y la posible presencia de apéndices laterales (Seilacher, 1977, 2007).

ICNOGÉNERO *Helminthoidichnites* Fitch, 1850

*Helminthoidichnites tenuis* Fitch, 1850

Figuras 5A–5B

**Material.** Un ejemplar en una muestra (DGO-24356), más unos 25 ejemplares de campo.

**Descripción.** Pistas rectilíneas y horizontales, sin ornamentación. Siempre aparecen varios ejemplares en el mismo nivel, sin llegar a cruzarse consigo mismos, pero sí con otros ejemplares de este icnotaxón. Su ancho es de entre 0,3 y 0,5 cm y su longitud típica está entre 2,0 y 6,1 cm. Se ha identificado un ejemplar con una longitud que excede el rango habitual observado en la sección, llegando a medir 10,4 cm. Presentan un relleno idéntico al de la matriz rocosa. Preservados como hiporrelieves negativos en capas de arenisca fina y en limolita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus*, *Trichophycus* isp. y huellas indeterminadas.

**Observaciones.** Se encuentra principalmente en el tramo basal de la sucesión donde se presentan abundantes ejemplares en un mismo nivel, si bien también se ha detectado su presencia en los demás tramos. Este icnotaxón no había sido identificado previamente en esta sucesión. Se diferencia de *Helminthopsis* por tener un curso claramente más rectilíneo y de *Gordia* por la ausencia de entrecruzamientos en un mismo ejemplar (Buatois et al., 1998b). *Helminthoidichnites tenuis* se diferencia de *H. multilaqueatus* por la ausencia de un trazado circular o semicircular (Pokorný et al., 2017).

ICNOGÉNERO *Helminthopsis* Heer, 1877

*Helminthopsis abeli* Książkiewicz, 1977

Figura 5C

**Material.** Diez especímenes identificados en el campo.

**Descripción.** Pistas horizontales continuas y simples sin ningún tipo de ornamentación ni rugosidad. Se disponen en forma de amplios meandros que no se

sucedan de forma regular, presentando una amplia variabilidad morfológica. Su diámetro se encuentra entre 0,2 y 0,9 cm. Su longitud, debido al patrón meandriforme, es difícil de determinar. Presentan un relleno similar a la matriz rocosa. Preservados como epirrelieves positivos o negativos en capas de arenisca muy fina y fina o lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Bifungites munizi*, *Dimorphichnus* isp., *Psammichnites implexus* y *Rosselia socialis*.

**Observaciones.** Es relativamente rara, encontrándose sólo en los tramos basal e inferior de la sección. *Helminthopsis* ha sido previamente identificada en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 3, figs. c–d). La irregularidad de los meandros diferencia claramente este icnogénero de otras trazas horizontales, tales como *Cosmorhaphé* y *Helminthorhaphé* (Han & Pickerill, 1995). *Helminthopsis* no presenta los entrecruzamientos que caracterizan a *Gordia* y muestra una tendencia a formar meandros que está ausente en *Helminthoidichnites* (Fitch, 1850; Buatois et al., 1998b). *Helminthopsis abeli* se diferencia de *H. granulata* en que este último presenta una granulación o presencia de “tubérculos” externa y difiere de *H. hieroglyphica* en que éste exhibe una alternancia de segmentos rectos y meandriformes (Han & Pickerill, 1995).

ICNOGÉNERO *Imponoglyphus* Vialov, 1971

*Imponoglyphus* isp.

Figura 9B

**Material.** Un ejemplar (GR-0295).

**Descripción.** Traza horizontal o subhorizontal tubiforme y continua, sin ramificaciones, rectilínea o ligeramente curvada. Está compuesta por pequeños conos encajados unos en otros, espaciados por 0,2 cm, siendo esta distancia bastante constante en toda la traza. Su longitud total es de 3,2 cm y su ancho de 0,4 cm. Los conos tienen una longitud de entre 0,2 y 0,3 cm. Su relleno es igual que la matriz rocosa. Se preserva como relieve completo en el techo de arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** Según Suárez de Centi et al. (1989), *Imponoglyphus* isp. aparece asociado con *Cruziana* isp., *Helminthopsis abeli*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Solamente se presenta el ejemplar de *Imponoglyphus* isp. identificado por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 3, figs. a–b) en el tramo superior de la formación, sin conocerse la ubicación exacta en la sección. Se diferencia de otras estructuras similares, como *Taenidium*, por su morfología de conos encajados (Metz, 1984; D’Alessandro & Bromley, 1987). La morfología del único ejemplar es insuficiente para clasificarlo a nivel icnoespecífico.

Icnogénero *Lockeia* James, 1879

*Lockeia siliquaria* James, 1879

Figura 9C

**Material.** Dos ejemplares estudiados en el campo.

**Descripción.** Trazas horizontales de morfología ovalada y terminaciones redondeadas a irregulares. Mide entre 1,0 y 1,5 cm de longitud y entre 0,3 y 0,6 de anchura. Ambos ejemplares se encuentran conectados por un ejemplar de *Ptychoplasma excelsium*. Su relleno es igual que la matriz rocosa. Preservados como hiporrelieves positivos en una capa de arenisca muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Dimorphichnus* isp. y *Ptychoplasma excelsium*.

**Observaciones.** Únicamente se ha encontrado en un nivel de la parte inferior del tramo medio de la formación. Suárez de Centi et al. (1989) mencionaron al icnogénero *Pelecypodichnus*, el cual ahora es considerado un sinónimo posterior de *Lockeia* (Maples & West, 1989). *Lockeia* se diferencia de *Sagittichnus* en la morfología en punta de flecha de este último (Seilacher, 1953; Głuszek, 1995). La morfología en forma oval permite la asignación del ejemplar estudiado a *L. siliquaria* (Mángano et al., 2002a).

Icnogénero *Monomorphichnus* Crimes, 1970

*Monomorphichnus* isp. A

Figura 10A–10D

**Material.** Cinco especímenes (series de rasguñaduras) en una superficie identificada en el campo.

**Descripción.** Series de 3 a 15 rasguñaduras cortas, robustas y de forma triangular o subcuadrada que forman líneas rectas o curvas en el caso de series más largas. En total se han identificado unas 27 rasguñaduras en toda la superficie. Las rasguñaduras son mayormente lisas, si bien en un par de ejemplares se observaron estriaciones múltiples subparalelas dispuestas perpendiculares al eje de la serie. Las rasguñaduras en la misma serie están aproximadamente equidistantes y no tienden a superponerse. Las series se repiten lateralmente separadas por una distancia máxima de 2,3 cm entre los ejemplares ilustrados en las Figuras 10B y 10C, y por una distancia de entre 0,3 y 1,5 cm medida entre los ejemplares en la Figura 10D. La longitud (perpendicular al eje de la serie) de las rasguñaduras es de entre 0,5 y 1,5 cm. El ancho (paralelo al eje de la serie) varía entre 0,2 y 0,7 cm. Preservados como hiporrelieves positivos en las bases de arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Curvolithus multiplex*, *Dimorphichnus* isp., *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Rosselia socialis* y *Rusophycus pudicus*.

**Observaciones.** Este icnotaxón sólo se presenta en una superficie en el tramo medio de la sucesión. La morfología de estas rasguñaduras es muy distintiva y sugiere marcas de apoyo (“pushers”) de *Dimorphichnus*. Sin embargo, no se han encontrado en la superficie estudiada rasguñaduras que pudieran ser atribuidas a marcas de rastrillado (“rakers”), razón que sustenta la asignación a *Monomorphichnus*. *Monomorphichnus* ha sido mencionado en esta formación por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 2, fig. e).

*Monomorphichnus?* isp.

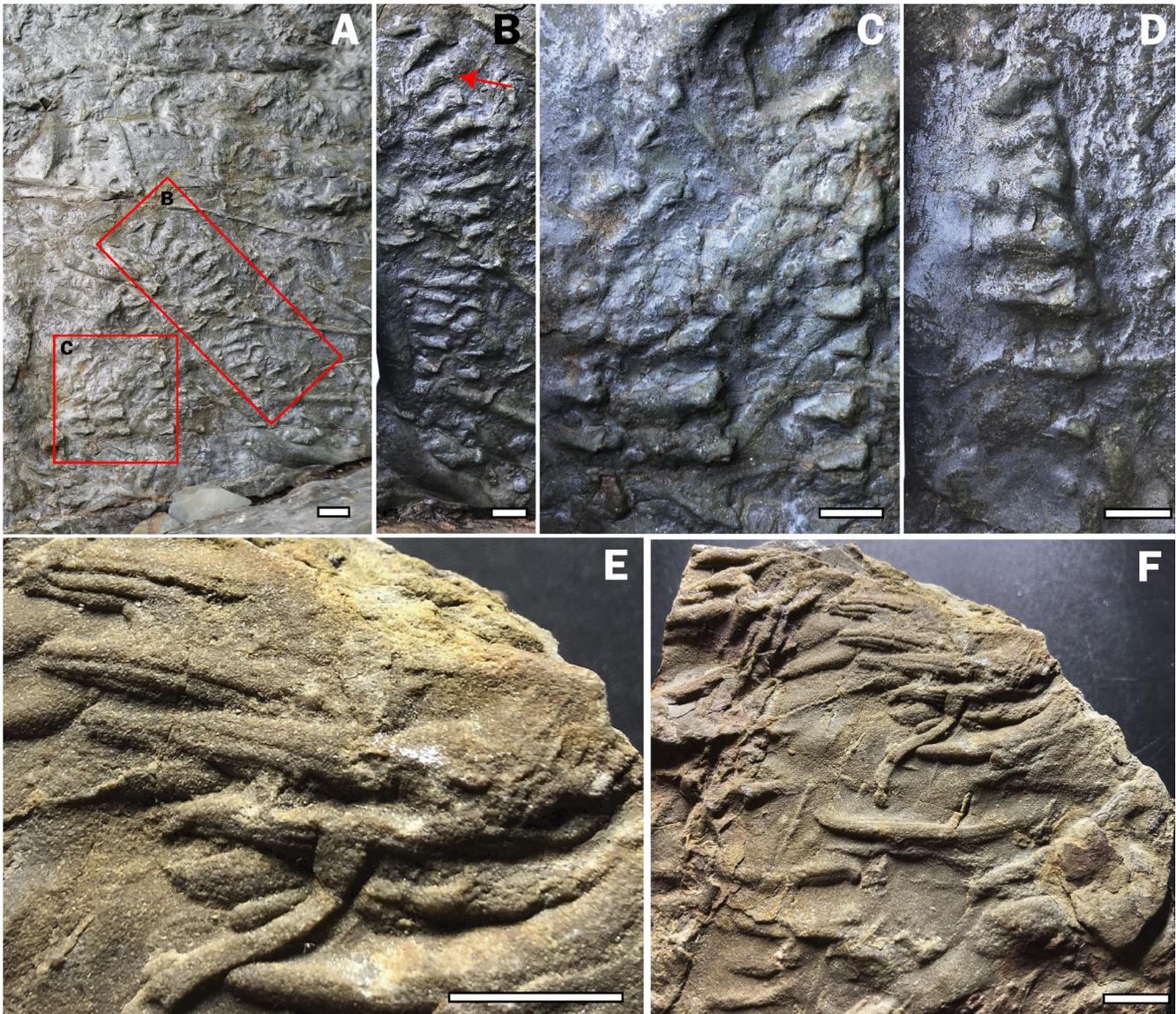
Figura 10E–10F

**Material.** Dos ejemplares en una muestra (DGO-24382).

**Descripción.** Rasguñaduras convexas de forma triangular elongada que están conformadas por agrupamientos de 3 a 5 estrías con un ancho que varía entre 0,03 y 0,11 cm, subiguales, de perfil redondeado que se disponen subparalelas entre sí. A su vez, las rasguñaduras parecen apilarse formando un agregado de unas 7 rasguñaduras superpuestas, todas orientadas en el mismo sentido. Una rasguñadura aislada difiere de las anteriores en su forma cilíndrica y por presentar estrías que muestran una torsión (i.e., no son subparalelas rectas sino sigmoidales). La longitud de las rasguñaduras oscila entre 1,3 y 2,5 cm y su ancho varía entre 0,2 y 0,3 cm. Preservados como hiporrelieves positivos en capas de arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** Muestra recolectada por A. Marcos de las cuales no se tiene referencia de icnofauna asociada.

**Observaciones.** Este icnotaxón es aparentemente raro en la sucesión y su distribución no ha podido ser analizada ya que solo se cuenta con material de colección. Las rasguñaduras individuales que forman *Monomorphichnus?* isp. son intermedias morfológicamente, siendo más cortas que clásicos “rakers” presentes en *Dimorphichnus* isp., pero más elongadas que clásicas marcas de apoyo de esta icnoespecie. Sin embargo, la rasguñadura cilíndrica separada del agregado de rasguñaduras podría interpretarse como un “raker” aislado, sugiriendo que *Monomorphichnus?* isp. podría corresponder a un *Dimorphichnus*. De hecho, este tipo de torsiones ha sido observado en formas tipo *Dimorphichnus* de *Cruziana bonariensis* (Seilacher, 2005). El carácter fragmentario de esta muestra estudiada no permite confirmar esta afinidad, razón por la cual es asignada a *Monomorphichnus* con dudas. La presencia de múltiples estrías paralelas de perfil redondeado sugiere la afinidad de esta forma con *Cruziana acacensis* (Seilacher, 1970, 1990). El imbricamiento de sets de rasguñaduras recuerda a *Monomorphichnus multilineatus*, pero este último difiere en la forma,



**Figura 10. A–D;** *Monomorphichnus* isp. A en la Formación Furada. Todos ejemplares de campo preservados como hiporrelieves positivos; **E,** *Monomorphichnus?* isp. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24382; **F,** *Monomorphichnus?* isp. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24382; barras de escala = 1 cm.

**Figure 10. A–D;** *Monomorphichnus* isp. A from the Furada Formation. All are field specimens preserved as positive hyporelief; **E,** *Monomorphichnus?* isp. Preserved as positive hiporelief. DGO-24382; **F,** *Monomorphichnus?* isp. Preserved as positive hiporelief. DGO-24382; scale bars = 1 cm.

número y disposición de las rasguñaduras (Fillion & Pickerill, 1990; Mángano et al., 1996).

Ichnogénero *Nereites* MacLeay in Murchison, 1839

*Nereites* isp.

Figura 8A–8B

**Material.** Aproximadamente 20 ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Trazas fósiles horizontales, compuestas por un surco central cóncavo bordeado a ambos lados por pequeños bultos convexos bien definidos dispuestos en hileras bien ordenadas, aunque en ocasiones llegan a superponerse. El curso es sinuoso y con giros bruscos de casi 90°. Su longitud varía entre

2,8 y 9,5 cm y el ancho total varía entre 0,3 cm en su segmento más angosto y 1,2 cm en su parte más ancha, siendo su espaciado ligeramente variable a lo largo de un mismo ejemplar. El ancho de los bultos laterales convexos es de entre 0,1 a 0,2 cm. Su relleno es igual que la matriz rocosa. Preservados como epirrelieves positivos esencialmente, aunque se han encontrado ejemplares parcialmente preservados como hiporrelieves negativos en arenisca muy fina intercaladas en un intervalo predominantemente lutítico.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Gordia marina*, *Monomorphichnus* isp. A, *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Su presencia se restringe a los tramos medio y superior de la sección. *Nereites* no ha sido previamente mencionado para esta sucesión, pero *Helminthoida* ha sido documentada por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 2, fig. h) en estos depósitos. Si bien *Helminthoida* es ahora considerado un sinónimo posterior de *Nereites* (Uchman, 1995), en los ejemplares asignados a *Helminthoida* en esta sucesión no se observan las características diagnósticas que permitan ubicarlos en *Nereites*. Los ejemplares pueden aparecer parcialmente conservados, preservándose únicamente las marcas cóncavas, por lo que se han clasificado solo a nivel icnogénérico.

ICNOGÉNERO *Palaeophycus* Hall, 1847

*Palaeophycus tubularis* Hall, 1847

Figura 8C

**Material.** Cinco ejemplares (DGO-24356, DGO-24365, DGO-24378, DGO-24387, DGO-24393), junto a aproximadamente 100 ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Excavaciones horizontales cilíndricas, a veces con aparente sección elíptica y de pared revestida delgada. Su longitud es muy variable, desde 2,0 cm hasta 10,0 cm, su ancho varía entre 1,0 a 3,0 cm. Su relleno siempre es idéntico a la matriz rocosa. Preservados tanto como epirrelieves negativos como hiporrelieves positivos en capas de arenisca muy fina y en lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** Aparece asociado con la mayoría de los icnotaxones descritos.

**Observaciones.** *Palaeophycus tubularis* es abundante en toda la sección. *Palaeophycus* no ha sido previamente mencionado en esta sucesión, aunque sí ha sido identificado *Planolites* por Suárez de Centi et al. (1989). *Palaeophycus* se distingue de *Planolites* por la presencia de pared y por el relleno idéntico a la matriz rocosa (Pemberton & Frey, 1982). Se diferencia del icnogénero *Macaronichnus* por el relleno activo de este (Clifton & Thompson, 1978; Curran, 1985). *Palaeophycus tubularis* se distingue de *P. heberti* por un mayor engrosamiento de la pared de este último y se diferencia del resto de las icnoespecies por la ausencia de ornamentación (Pemberton & Frey, 1982; Mángano et al., 2002a).

ICNOGÉNERO *Phycodes* Richter, 1850

*Phycodes circinatum* Richter, 1850

Figura 11A

**Material.** Un ejemplar (DGO-24370), junto con alrededor de 25 especímenes de campo.

**Descripción.** Excavaciones ramificadas en forma de ramillete compuestas por la agrupación de varios tubos subhorizontales cilíndricos, rectilíneos o ligeramente sinuosos. Los tubos son paralelos entre sí y pueden

llegar a superponerse. Estas excavaciones surgen de un mismo punto pobremente definido. Los ejemplares estudiados presentan un tamaño variable, siendo su longitud de entre 3,5 y 6,7 cm y su ancho total varía entre 0,9 y 2,8 cm. Cada excavación individual tiene un ancho de 0,1 cm a 0,3 cm. Su relleno es igual que la roca hospedante. Preservados como hiporrelieves positivos en capas de arenisca fina a muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Aparece a lo largo de toda la sección siendo relativamente abundante. *Phycodes* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 4, fig. e), si bien el ejemplar ilustrado podría corresponder a *Asterosoma*. *Phycodes* se distingue de *Arthropycus* en el patrón anulado claramente presente en cada uno de los brazos o ramas de *Arthropycus* y que no está presente en *Phycodes* (Seilacher, 2000). A su vez, *Phycodes* tiende a ser de menor tamaño que *Arthropycus* (Seilacher, 2000). *Phycodes circinatum* se diferencia de otras icnoespecies de *Phycodes* en el patrón general de ramificación (Seilacher, 2000).

ICNOGÉNERO *Planolites* Nicholson, 1873

*Planolites montanus* Richter, 1937

Figura 9D

**Material.** Aproximadamente 50 ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Excavaciones horizontales a subhorizontales, de morfología curvada a tortuosa, carentes de pared y típicamente observadas en corte vertical donde se presentan mostrando una sección circular a subcircular. Su ancho varía entre 0,2 cm hasta 1,0 cm. Su relleno es de arena fina a muy fina y contrasta con la matriz rocosa. Preservados como relieve completo en intervalos heterolíticos de arenisca fina a muy fina y lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Dimorphichnus* isp., *Halopoa imbricata*, *Heindallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Skolithos* isp., *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** *Planolites montanus* es bastante común a lo largo de los tramos basal y medio. *Planolites* ha sido previamente identificado en estos afloramientos por Suárez de Centi et al. (1989, lám.



**Figura 11.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, *Phycodes circinatum*. Ejemplar preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24370; **B**, *Protovirgularia dichotoma*. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; **C**, *Rosselia socialis*. Ejemplares vistos en el plano de estratificación; DGO-24404; **D**, *Psammichnites implexus*. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve positivo; **E**, *Psammichnites plummeri*. Ejemplar de campo preservado como epirrelieve positivo; barras de escala; barras de escala = 1 cm.

**Figure 11.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, *Phycodes circinatum*. Preserved as positive hyporelief. DGO-24370; **B**, *Protovirgularia dichotoma*. Field specimen preserved as positive hyporelief; **C**, *Rosselia socialis*. Specimens seen in horizontal view; DGO-24404; **D**, *Psammichnites implexus*. Field specimen preserved as positive epirelief; **E**, *Psammichnites plummeri*. Field specimen preserved as positive epirelief; scale bars = 1 cm.

5, figs. b–c). *Planolites* se distingue de *Palaeophycus* por la ausencia de pared y por el relleno contrastante con la roca hospedante (Pemberton & Frey, 1982). La morfología curvada y tortuosa, así como su menor tamaño, se consideran características típicas de *P. montanus*, que no se presentan en otras icnoespecies (Pemberton & Frey, 1982; Mángano et al., 2002a).

Ichnogénero *Protovirgularia* McCoy, 1850

*Protovirgularia dichotoma* McCoy, 1850

Figura 11B

**Material.** Dos ejemplares en dos muestras (GR-0285; GR-0293) y aproximadamente 20 especímenes identificados en el campo.

**Descripción.** Estructuras continuas horizontales y rectilíneas formadas por impresiones tipo espiga (chevrón). Las sucesivas impresiones en V son

simétricas y apuntan siempre en la misma dirección, estando separadas por aproximadamente 0,1 cm, formando un ángulo de unos 55°. Su longitud varía entre 2,1 y 3,5 cm y su ancho entre 0,4 y 0,6 cm. Su relleno siempre es igual al de la matriz rocosa. Preservados mayormente como hiporrelieves positivos y sólo en un caso como epirrelieves negativos, tanto en capas de arenisca muy fina como de lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Gordia marina*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Palaeophycus tubularis*, *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Es un icnotaxón poco abundante a lo largo de toda la sección, presentándose en los tramos basal y superior de la sucesión. *Protovirgularia* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 3, figs. e–f). *Imbrichnus*,

mencionado también por estos autores, se considera ahora un sinónimo posterior de *Protovirgularia* (Seilacher & Seilacher, 1994; Mángano *et al.*, 2002a). El ejemplar asignado a *Oniscoidichnus?* en Suárez de Centi *et al.* (1989, lám. 4, fig. h) correspondería a una variación preservacional de *Protovirgularia*. *Protovirgularia dichotoma* se caracteriza por presentar impresiones con forma de chevrón y un eje axial distintivo. *Protovirgularia dichotoma* se diferencia de *P. rugosa* por la tendencia de esta última a presentar segmentos inclinados al plano de estratificación, si bien la distinción entre ambas icnoespecies puede ser complicada en algunos casos (Mángano *et al.*, 2002a). *Protovirgularia dichotoma* se distingue de *P. triangularis* en que éste presenta una sección en forma de quilla. *Protovirgularia tuberculata* presenta un surco central claramente definido, lo que lo diferencia de *P. dichotoma* (Seilacher & Seilacher, 1994; Mángano *et al.*, 2002a). La existencia de chevrones orientados en direcciones opuestas diferencia a *P. bidirectionalis* de *P. dichotoma* (Mángano *et al.*, 2002a). Finalmente, se puede diferenciar respecto de *P. longespicata* en que éste tiene las impresiones en chevrón más redondeadas y presenta *spreite* (Seilacher & Seilacher, 1994; Mángano *et al.*, 2002a).

Icnogénero *Psammichnites* Torell, 1870

*Psammichnites implexus* Rindsberg, 1994

Figura 11D

**Material.** Diez especímenes identificados en el campo.

**Descripción.** Pistas horizontales continuas, meandriformes a sinuosas. Se ha observado entrecruzamiento en alguno de los ejemplares identificados. Presentan una impresión media-dorsal formada por una notable cresta, que está presente en los ejemplares mejor preservados, pero es difícil de detectar en los de peor preservación. Presenta una anchura de entre 1,4 y 2,3 cm. Poseen un relleno similar a la matriz rocosa. Preservados como epirrelieves positivos en capas de arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Bifungites munizi*, *Helminthopsis abeli* y *Rosselia socialis*.

**Observaciones.** No es un icnotaxón muy abundante, presentándose de forma dispersa en distintos niveles de arenisca en los tramos basal e inferior. *Psammichnites implexus* se puede diferenciar de *P. plummeri* por ser formas notablemente más pequeñas y por presentar un sutil retrorelleno que le otorga una apariencia más lisa (Mángano *et al.*, 2002b). La cresta media axial es muy delgada y generalmente suele ser nítida, si bien por condiciones preservacionales puede ser muy sutil y sólo localmente visible en algunos ejemplares. *Psammichnites implexus* puede presentar un desarrollo horizontal meandriforme fobotáxico o mostrar una clara tendencia a diseños más desordenados con múltiples entrecruzamientos

(Mángano *et al.*, 2002b). A su vez, se distingue de *P. grumula* (Romano & Meléndez, 1979) por la presencia de los orificios o montículos preservados a intervalos regulares que caracterizan a este último (Mángano *et al.*, 2002b).

*Psammichnites plummeri* Fenton & Fenton, 1937

Figura 11E

**Material.** Un espécimen identificado en el campo en un bloque suelto.

**Descripción.** Pistas horizontales con un trazado sinuoso a ligeramente meandriforme que exhibe una cresta dorsal que recorre axialmente toda la traza. Presenta un relleno en menisco bien preservado con una forma ligeramente arqueada. La longitud en su conjunto es difícil de medir, debido a su morfología sinuosa, alcanzando una longitud aproximada de 22,7 cm. El ancho del relleno meniscado es milimétrico, desde 0,1 a 0,2 cm. Preservado como epirrelieve positivo en un bloque suelto de arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** No se observa ninguna otra traza fósil en el bloque en el que se identificó este icnotaxón.

**Observaciones.** El ejemplar encontrado se ubica cerca de la base del tramo superior de la formación. *Psammichnites* no ha sido previamente mencionado para esta sucesión. Sin embargo, Suárez de Centi *et al.* (1989) mencionaron *Taphrhelminthopsis*, cuyos representantes paleozoicos han sido en parte incluidos en *Psammichnites* (Mángano *et al.*, 2022). *Psammichnites* se diferencia claramente de *Curvolithus* por el claro trazado meandriforme o sinuoso (Buatois *et al.*, 1998a; Mángano *et al.*, 2002b). Se distingue principalmente de *Helminthopsis* por la presencia del surco o cresta medial observada en *Psammichnites*. El icnogénero *Olivellites* es considerado su sinónimo posterior (Mángano *et al.*, 2002b, 2022). *Psammichnites plummeri* se diferencia de *P. implexus* (Rindsberg, 1994) por presentar la cresta media axial más marcada, por el característico relleno en menisco frente al aspecto más liso de *P. implexus* y por su mayor tamaño (Mángano *et al.*, 2002b, 2003). Por su parte, se distingue de *P. grumula* (Romano & Meléndez, 1979) por la presencia de orificios o montículos sobre la cresta dorsal en este último (Mángano *et al.*, 2002b).

Icnogénero *Ptychoplasma* Fenton and Fenton, 1937

*Ptychoplasma excelsum* Fenton and Fenton, 1937

Figura 9C

**Material.** Un ejemplar en una muestra (GR-0294) y otro observado en el campo.

**Descripción.** Excavaciones horizontales rectas a ligeramente curvadas conformadas por segmentos de contornos amigdaloides pobremente definidos. Su

ancho varía de 0,2 a 0,7 cm y su longitud de 3,0 a 7,8 cm. Ambos extremos de la excavación se conectan con sendos ejemplares de *Lockeia siliquaria*. Preservado como hiporrelieve positivo en una capa de arenisca muy fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Dimorphichnus* isp. y *Lockeia siliquaria*.

**Observaciones.** Solamente se ha encontrado un ejemplar en la parte inferior del tramo medio de la formación. *Ptychoplasma* se diferencia de *Orvaichnium* en que el primero está dominado por segmentos amigdaloides mientras que en el segundo éstos se presentan sólo de forma esporádica y a su vez se observa una forma de caja en sección (Uchman et al., 2011; Stachacz et al., 2022). Por su parte, *Protovirgularia* se distingue por sus impresiones en chevrón (Seilacher & Seilacher, 1994; Mángano et al., 1996). Sin embargo, esta diferencia se vuelve algo más difusa ya que impresiones en chevrón se han mencionado en algunos ejemplares de *Ptychoplasma excelsum* (Uchman et al., 2011) y de *Orvaichnium hrabei* y *O. carinatum* (Stachacz et al., 2022). *Ptychoplasma excelsum* se diferencia de otras icnoespecies de *Ptychoplasma* por representar una excavación continua (Pieńkowski & Uchman, 2009; Uchman et al., 2011).

Icnogénero *Rosselia* Dahmer, 1937

*Rosselia socialis* Dahmer, 1937

Figura 11C

**Material.** Un ejemplar en una muestra (DGO-24404) y aproximadamente 100 ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Estructura vertical de forma cónica o cilíndrica formada por un eje central de arenisca fina y rodeada por sucesivas capas concéntricas, poco o mal definidas, de lutita y arenisca muy fina. Su parte superior es más ancha que la inferior, confiriéndole una forma de embudo. Su morfología y tamaño no son regulares, presentando gran variabilidad. El diámetro de estas trazas varía entre 0,6 y 1,2 cm, su eje central mide entre 0,1 cm y 0,2 cm. Su profundidad observada está entre 0,8 y 2,5 cm. El ancho de las capas concéntricas es difícil de medir ya que no están bien definidas en la mayoría de los casos. Preservados como relieves completos presentándose en todo tipo de litologías.

**Trazas fósiles asociadas.** Aparece prácticamente con todos los icnotaxones descritos.

**Observaciones.** Junto con *Asterosoma ludwigae* y *Palaeophycus tubularis*, es el icnotaxón más abundante, presentándose en toda la sección estudiada. Si bien *Rosselia* no ha sido previamente identificada en esta sucesión, los ejemplares asignados a *Cylindrichnus* por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 3, fig. c) son interpretados aquí como los componentes basales

de *Rosselia*. *Cylindrichnus* es un icnogénero muy similar, con un relleno concéntrico que se asemeja al de *Rosselia*; sin embargo, no posee una forma de embudo definida (Frey & Howard, 1985). A su vez, Suárez de Centi et al. (1989) han mencionado la presencia de *Monocraterion*. Es probable que los mismos correspondan a *Rosselia*. *Rosselia socialis* se distingue de *R. chonoides* por la ausencia de “remolinos” helicoidales de sedimento (Howard & Frey, 1984) y de *R. rotatus* por sus estructuras de relleno de forma curvada (McCarthy, 1979). Por su parte, *R. socialis* se distingue de *R. erecta* (Torell, 1870) en que ésta presenta el tubo central ocupando casi la totalidad de la estructura (Knaust, 2021a) y de *R. prolifera* (Fournier et al., 1980) por sus ramificaciones (Knaust, 2021a).

Icnogénero *Rusophycus* Hall, 1852

*Rusophycus pudicus* Hall, 1852

Figura 12A–12C

**Material.** Seis especímenes (DGO-24357; DGO-24365; DGO-24385; DGO-24390; DGO-24393; DGO-24653) y diez especímenes adicionales identificados en el campo.

**Descripción.** Trazas horizontales bilobadas y de contornos elípticos, que presentan un surco central poco desarrollado en la parte posterior, que se profundiza y ensancha hacia la parte anterior. Los lóbulos convexos divergen levemente hacia la parte anterior y son totalmente subparalelos en el sector posterior. Los lóbulos están cubiertos por rasguñaduras transversas prominentes, que localmente se revelan formadas por agrupamientos de 3 a 4 rasguñaduras finas de entre 0,2 y 0,5 cm. El reborde pigidial y las marcas pleurales son particularmente evidentes en el sector posterior de algunos ejemplares. La longitud es muy variable, entre 4 y 14,5 cm, con un ancho de entre 5,5 y 8,6 cm. Preservados como hiporrelieves positivos en capas de arenisca muy fina y lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** Algunos ejemplares fueron recogidos por A. Marcos y se desconoce su icnofauna asociada. En cuanto a los ejemplares estudiados en campo, aparecen asociados a *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemispherica*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Monomorphichnus* isp. A, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus* isp. B, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** *Rusophycus pudicus* es relativamente común a lo largo de la sucesión. *Rusophycus* ha sido previamente identificado en esta formación por Suárez de Centi et al. (1989), pero ninguno de los ejemplares ilustrados corresponde a *R.*

*pubidicus*. El ejemplar identificado en dicho trabajo como transicional entre *Diplichnites*, *Cruziana* y *Rusophycus* (lám. 2, fig. b) corresponde a un ejemplar de *Rusophycus pubidicus* (Fillion & Pickerill, 1990). En el caso del material estudiado, la presencia de marcas endopodales transversales o que forman ángulos altamente obtusos, rasguñaduras que se apilan o entrecruzan y las marcas de espinas pleurales y del doblez pigidial son rasgos diagnósticos que permiten asignación a *Rusophycus pubidicus* (Fillion & Pickerill, 1990). Si bien el tamaño no es considerado una icnotaxobase de alto rango, cabe mencionar que el gran tamaño de algunos de los ejemplares de la Formación Furada está fuera del rango típico de *Rusophycus pubidicus*, aproximadamente 3 cm de largo por 2 cm de ancho (Osgood, 1970; Garlock & Isaacson, 1977; Fillion & Pickerill, 1990). En particular, el contorno elíptico y la presencia de marcas marginales (e.g., marcas de espinas pleurales y de la doblez pigidial) resultan las características más distintivas para identificar esta icnoespecie en el campo.

*Rusophycus* isp. A

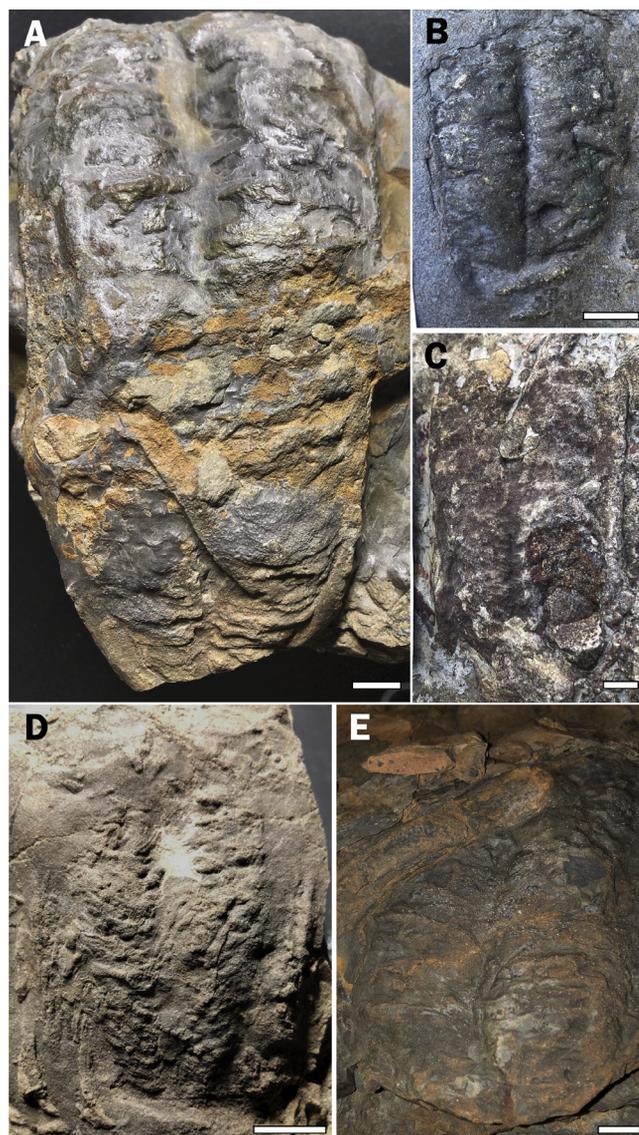
Figura 12D

**Material.** Un espécimen (DGO-24357).

**Descripción.** Traza fósil horizontal, corta, formada por lóbulos paralelos separados por un surco axial, de entre 0,1 y 0,25 cm de ancho, que recorre toda la estructura y se profundiza y ensancha hacia el sector anterior. Los lóbulos convergen y decrecen en ancho hacia el sector posterior y divergen levemente formando una V cerrada en el sector anterior. Los lóbulos están cubiertos por una ornamentación formada por impresiones puntiformes que dan a los lóbulos un aspecto plumoso. Hacia el sector posterior, se observan difusas rasguñaduras transversas. En ambos lados de la estructura, se observa una impresión recta que define el límite externo de la estructura. Esta impresión se encuentra separada de los lóbulos por un área que muestra cinco marcas arqueadas con una curvatura distal posterior. Estas impresiones arqueadas no se encuentran presentes en el lado derecho de la estructura. Las impresiones arqueadas presentan un ancho de entre 0,14 y 0,35 cm, mientras que su longitud está entre 1,6 y 1,7 cm. La longitud es de 4,5 cm, y el ancho máximo (entre marcas marginales rectas) es de 3,8 cm. El ancho máximo de ambos lóbulos (anterior) es 2,6 cm y el ancho mínimo (posterior) es 1,9 cm. Preservado como hiporrelieve positivo en arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** Muestra recolectada por A. Marcos de la cual no se tiene referencia de icnofauna asociada.

**Observaciones.** Al ser un ejemplar coleccionado previamente, no se cuenta con su procedencia exacta en la sección. Esta forma presenta



**Figura 12.** Icnospecies de *Rusophycus* en la Formación Furada. **A**, *Rusophycus pubidicus*. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24365; **B–C**, *Rusophycus pubidicus*. Ejemplares de campo preservados como hiporrelieves positivos; **D**, *Rusophycus* isp. A. Preservado como hiporrelieve positivo. DGO-24357; **E**, *Rusophycus* isp. B. Ejemplar de campo preservado como hiporrelieve positivo; barras de escala = 1 cm.

**Figure 12.** Ichnospecies of *Rusophycus* from the Furada Formation. **A**, *Rusophycus pubidicus*. Specimen preserved as positive hyporelief. DGO-24365; **B–C**, *Rusophycus pubidicus*. Field specimens preserved as positive hyporelief; **D**, *Rusophycus* isp. A. Preserved as positive hyporelief. DGO-24357; **E**, *Rusophycus* isp. B. Field specimen preserved as positive hyporelief.; scale bars = 1 cm.

complejas impresiones marginales, interpretadas como producida por la espina genal (impresión recta externa) e impresiones de espinas pleurales (impresiones arqueadas) que generan una morfología distintiva que difiere de la de otros *Rusophycus* de la Formación Furada. Sin embargo, algunos de estos rasgos morfológicos, tales como el surco central que se profundiza y tiende a ensancharse hacia la región

anterior y la presencia de marcas marginales, sugieren afinidad con *R. pudicus*. Esto podría indicar que se trata de la misma icnoespecie y pone en evidencia la importancia de contar con ejemplares adicionales para una determinación más precisa.

*Rusophycus* isp. B

Figura 12E

**Material.** Un ejemplar identificado en el campo.

**Descripción.** Traza fósil horizontal corta formada por lóbulos simétricos separados por un surco axial somero y poco definido. Los lóbulos están cubiertos por rasguñaduras conspicuas, transversas, que proximalmente se superponen modificando la continuidad del surco axial. Las rasguñaduras son rectas a curvadas y varían en ancho (0,2 y 0,4 cm) y en longitud (1,8 y 2,8 cm), sin mostrar claras agrupaciones o un patrón de organización sobre los lóbulos. No se detectan impresiones marginales. La longitud es de unos 11 cm y el ancho es de 6,9 cm. Preservado como hiporrelieve positivo en arenisca fina.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Helminthoidichnites tenuis*, *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Teichichnus rectus* y *Trichophycus* isp.

**Observaciones.** Este icnotaxón es muy raro y solo ha sido identificado en el tramo basal de la sucesión. *Rusophycus* isp. B corresponde a un ejemplar posiblemente fragmentario, por lo cual el largo medido es menor al largo real y parte de la morfología original puede no estar preservada. Por otra parte, la parte superior parece mostrar una transición a una forma más cruzianiforme (lóbulo derecho parte superior), si bien el truncamiento por *Palaeophycus tubularis* (Fig. 12E) dificulta confirmar esta gradación. *Rusophycus* isp. B presenta cierta similitud con el ejemplar de *Rusophycus* ilustrado por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 3, fig. g), particularmente en lo referente a la morfología de las prominentes rasguñaduras transversas que caracterizan lóbulos endopodales bien definidos, si bien el surco axial recto y bien definido contrasta con el surco irregular y poco definido del material estudiado aquí.

ICNOGÉNERO *Skolithos* Haldeman, 1840

*Skolithos* isp.

Figura 13A

**Material.** Cinco ejemplares identificados en el campo.

**Descripción.** Excavación vertical carente de pared. El ancho varía entre 0,2 y 0,8 cm, mientras que la profundidad lo hace entre 1,2 y 4,0 cm. Su relleno es de arena fina a muy fina y contrasta con la matriz rocosa.

Preservados como relieve completo en intervalos heterolíticos de arenisca fina a muy fina y lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Planolites montanus* y *Teichichnus rectus*.

**Observaciones.** Este icnotaxón es raro en la sucesión estudiada y sólo ha sido reconocido en la parte inferior del tramo medio de la sucesión. *Skolithos* ha sido previamente identificado en estos afloramientos por Suárez de Centi et al. (1989). Su morfología simple lo distingue de excavaciones verticales en forma de U, tales como *Diplocraterion* o *Arenicolites* (Alpert, 1974). Por su parte, el icnogénero *Trichichnus*, si bien también de orientación vertical, posee una morfología más variable, un menor ancho y se encuentra típicamente relleno por pirita (Frey, 1970; Kędzierski et al., 2015)

ICNOGÉNERO *Teichichnus* Seilacher, 1955b

*Teichichnus rectus* Seilacher, 1955b

Figura 13B

**Material.** Aproximadamente 30 especímenes identificados en el campo.

**Descripción.** Estructura formada por un tubo causativo horizontal a subhorizontal y un *spreite* de orientación vertical. El ancho del tubo causativo varía entre 0,2 y 0,6 cm, mientras que la profundidad del *spreite* lo hace entre 0,5 y 1,0 cm. No presenta pared. Su relleno es de arena fina a muy fina y contrasta con la matriz rocosa. Preservados como relieve completo en intervalos heterolíticos de arenisca fina a muy fina y lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Asterosoma ludwigae*, *Bergaueria hemishperica*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Helminthoidichnites tenuis*, *Paleophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B, *Skolithos* isp. y *Trichophycus* isp.

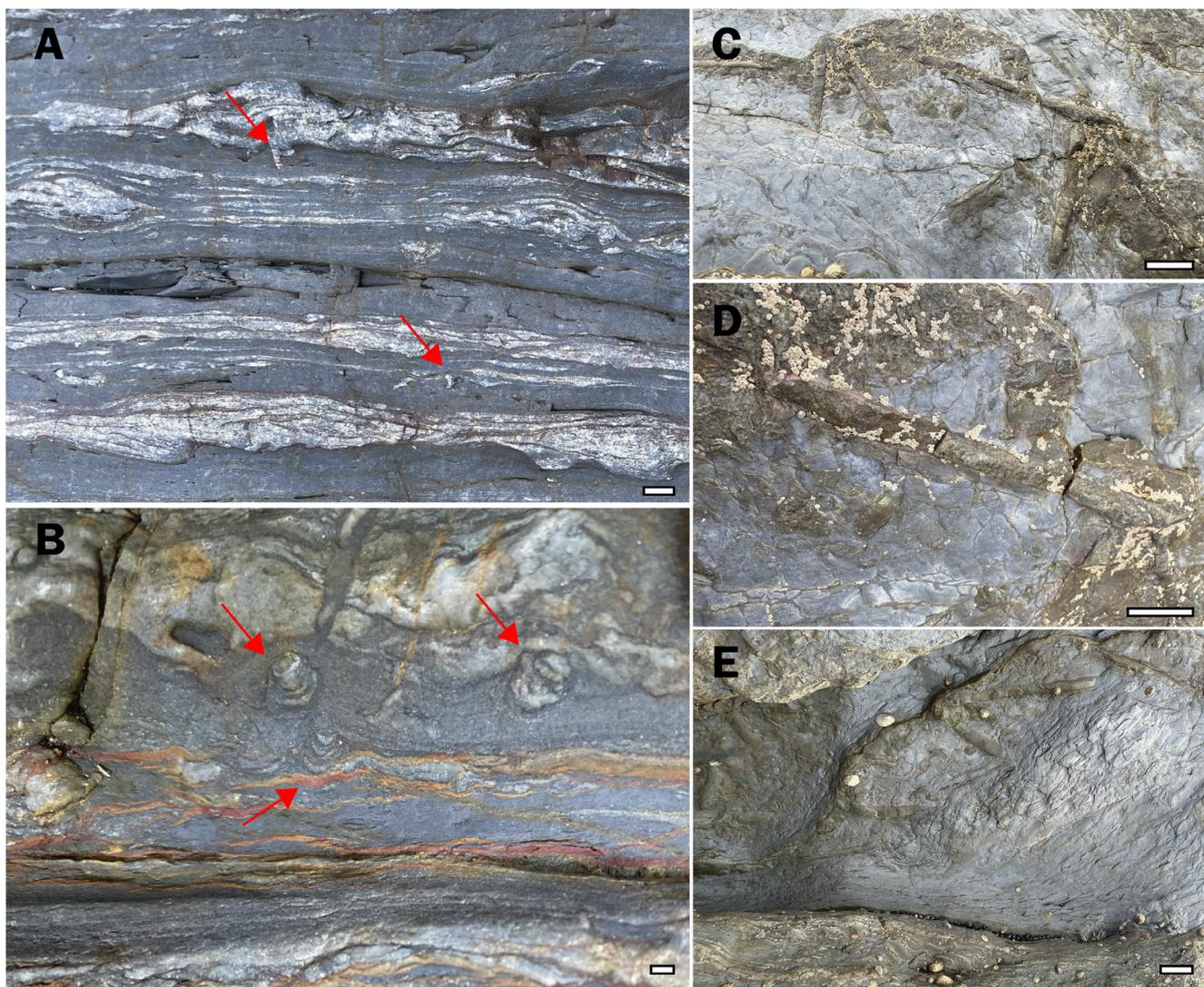
**Observaciones.** Este icnotaxón es relativamente común a lo largo de los tramos basal, inferior y medio. *Teichichnus* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 4, figs. a–b). Si bien *Teichichnus* puede ser confundido con *Trichophycus*, en el presente caso la ausencia de impresiones de rasguñaduras lo diferencia claramente de este último (Mángano & Buatois, 2011). La morfología simple del tubo causativo distingue a *Teichichnus rectus* de las otras icnoespecies de *Teichichnus* (Knaust, 2018).

ICNOGÉNERO *Trichophycus* Miller & Dyer, 1878

*Trichophycus* isp.

Figura 13C–13E

**Material.** Unos 30 ejemplares identificados en el campo.



**Figura 13.** Trazas fósiles de la Formación Furada. **A**, Dos ejemplares de *Skolithos* isp. vistos en corte perpendicular al plano de estratificación. Ejemplares de campo; **B**, *Teichichnus rectus* vistos en corte perpendicular al plano de estratificación. Ejemplares de campo; **C**, *Trichophycus* isp. Ejemplar de campo. Vista general de ejemplares preservados como hiporrelietos positivos; **D**, *Trichophycus* isp. Detalle de uno de los ejemplares ilustrados en C; **E**, *Trichophycus* isp. Ejemplares de campo. Vista general de ejemplares preservados como exichnias en lutita; barras de escala = 1 cm (A–B), 5 cm (C–E).

**Figure 13.** Trace fossils from the Furada Formation. **A**, Two specimens of *Skolithos* isp. seen in horizontal view. Field specimens; **B**, *Teichichnus rectus* seen in horizontal view. Field specimens; **C**, *Trichophycus* isp. Field specimen. General view of specimens preserved as positive hyporeliefs; **D**, *Trichophycus* isp. Close-up view of one of the specimens illustrated in C; **E**, *Trichophycus* isp. Field specimens. General view of specimens preserved as exichnia in shale; scale bars = 1 cm (A–B), 5 cm (C–E).

**Descripción.** Excavaciones horizontales de disposición rectilínea, con sección semicilíndrica redondeada a aplanada, surcadas por unas finas estrías longitudinales que recorren toda la estructura sin llegar a superponerse ni a entrecruzarse. Presentan *spreite* vertical que en el plano de estratificación se dispone como delgadas láminas con forma de U. Pueden exhibir ramificaciones, aunque es más común encontrar tubos individuales. Su longitud varía entre 5,0 a 9,0 cm y su ancho entre 1,0 y 4,0 cm. Presenta relleno de arena fina contrastando con la matriz rocosa lutítica. Preservados como hiporrelietos convexos en capas de arenisca muy fina a fina y limolita y en muchos casos como exichnias en lutita.

**Trazas fósiles asociadas.** *Arenicolites* isp., *Asterosoma ludwigae*, *Bifungites munizi*, *Cruziana quadrata*, *Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Nereites* isp., *Palaeophycus tubularis*, *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Protovirgularia dichotoma*, *Rosselia socialis*, *Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. B y *Teichichnus rectus*.

**Observaciones.** *Trichophycus* isp. es relativamente común a lo largo de la sección, presentándose con una densidad alta en algunas capas del tramo superior de la formación. *Trichophycus* ha sido previamente identificado en esta sucesión por Suárez de Centi et al. (1989 lám. 4, fig. c). Es probable que algunos de

los ejemplares asignados a *Teichichnus* por Suárez de Centi et al. (1989, lám. 4, fig. b) correspondan a *Trichophycus*. *Trichophycus* se diferencia de *Teichichnus* principalmente por la presencia de impresiones o arañosos externos, aunque esta característica depende de la naturaleza del substrato (Mángano & Buatois, 2011), y no es observada en

todos los ejemplares. La presencia en *Trichophycus* de un amplio *spreite* en forma de U, que en algunos casos puede llegar a bifurcarse, también es una característica distintiva. No se ha efectuado una clasificación a nivel icnoespecífico ya que no se cuenta con una preservación adecuada en tres dimensiones de estas estructuras.



**Figura 14.** Huellas indeterminadas en la Formación Furada. Ejemplares de campo. Todos los ejemplares preservados como epirrelieves negativos en el techo de una arenisca con ondulitas. **A**, Vista general mostrando distribución de las rastrilladas en relación con el tren de ondulitas; **B**, detalle de una de las rastrilladas mostrando impresiones externas exhibiendo una orientación más oblicua y una morfología de coma interna; **C**, segmento de la rastrillada en el que las impresiones están poco espaciadas y dispuestas de modo transversal a la línea media, resultando en un aspecto anulado; barras de escala = 10 cm (A), 1 cm (B–C).

**Figure 14.** Undetermined trackways from the Furada Formation. Field specimens. All specimens are preserved as negative epireliefs at the top of a rippled sandstone. **A**, General view showing trackway distribution with respect to ripple orientation; **B**, detailed of one of the trackways showing external imprints with an oblique orientation and a comma internal morphology; **C**, segment of the trackway with closely spaced imprints oriented perpendicular to the midline and displaying an annulated aspect; scale bars = 10 cm (A), 1 cm (B–C).

## Huellas indeterminadas

## Figura 14A–14C

**Material.** Dos ejemplares estudiados en el campo.

**Descripción.** Estructuras asimétricas conformadas por una hilera de impresiones simples externas (distales) y una hilera de impresiones externas (proximales) (Fig. 14A). No se han podido identificar series ni en la hilera proximal ni en la distal. Las impresiones externas son predominantemente elongadas, transversales a la línea media, y opuestas simétricamente. Localmente, las impresiones externas adoptan una posición más oblicua, exhibiendo una morfología de coma interna (Fig. 14B). Las impresiones internas, de morfología circular a elipsoide, forman hileras irregulares que cubren la totalidad del área interna hasta la línea central. Localmente, estas impresiones se presentan poco espaciadas y organizadas de modo transversal a la línea media, proporcionando un aspecto anulado (Fig. 14C). El ancho es de entre 0,4 y 1,2 cm. Las impresiones elongadas varían de 0,15 a 0,45 cm de largo, mientras que las impresiones circulares miden entre 0,05 y 0,1 cm de diámetro. Preservadas como epirrelieves negativos en capas de arenisca muy finas con ondulitas en la parte superior.

**Trazas fósiles asociadas.** *Gordia marina*, *Protovigularia dichotoma* y *Helminthoidichnites tenuis*.

**Observaciones.** Estas huellas sólo se presentan en el tramo superior de la sucesión. Su morfología ha sido fuertemente modificada por la topografía del sustrato y la consistencia del sedimento, resultando en rastrilladas sumamente discontinuas, asimétricas, e irregulares. El ancho externo es muy variable, ya que localmente sólo un lado de la rastrillada se conserva. Las huellas externas registran claramente la acción de apéndices de locomoción, pero las impresiones internas (proximales), de morfología circular, son difíciles de interpretar. El hecho de que llegan hasta la línea media sugiere que podrían representar ornamentación de los segmentos proximales de los apéndices.

## DISCUSIÓN

Las asociaciones de trazas fósiles del afloramiento de la Formación Furada en los acantilados de Munielles y Bahías proporcionan una ventana temporal y espacial para obtener información sobre la diversidad icnológica de los ambientes marinos someros del Silúrico–Devónico, las cuales se encuentran poco estudiadas en comparación con equivalentes de otros periodos. En particular, la presencia de extensas superficies basales posibilita examinar en detalle aquellas trazas fósiles preservadas en hiporrelieve. El estudio realizado documenta la presencia de la Icnofacies de *Cruziana*, cuyas características son: 1) dominio de trazas horizontales y presencia secundaria de estructuras verticales e inclinadas; 2) rango etológico

amplio; 3) predominio de estructuras producidas por organismos detritívoros y depositívoros, acompañados en menor medida por aquellas de suspensívoros y predadores; 4) dominio de las pistas producidas por una fauna móvil y presencia secundaria de residencias permanentes; 5) elevada icnodiversidad; y 6) elevada abundancia (Seilacher, 1967; Frey & Pemberton, 1984; MacEachern et al., 2007; Buatois & Mángano, 2011).

Las asociaciones identificadas comprenden trazas de alimentación de organismos depositívoros (*Asterosoma ludwigae*, *Chondrites* isp., *Halopoa imbricata*, *Heimdallia chatwini*, *Helicodromites mobilis*, *Imponoglyphus* isp., *Phycodes circinatum*, *Planolites montanus*, *Teichichnus rectus*, *Trichophycus* isp.), trazas de pastoreo de depositívoros (*Davichnia cantabrica*, *Nereites* isp., *Protovigularia dichotoma*, *Psammichnites implexus*, *Psammichnites plummeri*, *Ptychoplasma excelsum*) y detritívoros (*Dimorphichnus* isp., *Gordia marina*, *Helminthoidichnites tenuis*, *Helminthopsis abeli*, *Monomorphichnus* isp. A y *Monomorphichnus?* Isp.), trazas de locomoción de depositívoros (*Cruziana acacensis*, *Cruziana quadrata*) y predadores (*Curvolithus multiplex*), trazas de descanso de depositívoros (*Rusophycus pudicus*, *Rusophycus* isp. A e isp. B; *Lockeia siliquaria*) y predadores (*Bergaueria hemispherica*) y estructuras de habitación de suspensívoros (*Arenicolites* isp., *Bifungites munizi*, *Palaeophycus tubularis*, *Skolithos* isp.) y detritívoros (*Rosselia socialis*).

Si bien cuando se considera a la icnofauna en su conjunto, la icnodiversidad es alta, esta fluctúa marcadamente a lo largo de la sucesión como respuesta a los controles ambientales que operaron durante la depositación de la sucesión, tales como tasa de sedimentación, energía hidrodinámica y grado de consolidación del sustrato. En líneas generales, y contrastando con la icnodiversidad a nivel general, la diversidad de trazas fósiles en suites particulares es típicamente moderada o incluso baja, si bien los conjuntos mono-específicos son raros. A su vez, la abundancia de trazas fósiles también muestra marcados cambios verticales. La mayor abundancia e icnodiversidad corresponde a los intervalos en los que alternan capas delgadas de arenisca muy fina a fina con limolita y lutita, las cuales tienden a dominar en intervalos correspondientes a los tramos inferior y superior de la sucesión. Uno de los icnotaxones más abundantes en estos depósitos, en particular aquellos presentes en el tramo inferior, es *Asterosoma ludwigae*. Estos depósitos son interpretados como acumulados en zonas intermedias del sistema, caracterizadas por fluctuaciones en las condiciones de energía y tasa de sedimentación.

A su vez, los tramos basal y superior contienen intervalos dominados por arenisca fina comúnmente amalgamada que en general carecen de trazas fósiles o presentan suites de muy baja icnodiversidad. Estos depósitos corresponden a los sectores más proximales del sistema y comúnmente muestran evidencias

de persistentes niveles de alta energía a partir de la migración de dunas. Los eventos de bioturbación en estos ambientes corresponden a pausas en la sedimentación que, si bien breves, posibilitan la apertura de ventanas de colonización.

Por el contrario, el tramo medio presenta un intervalo predominantemente lutítico en el que, si bien la abundancia y diversidad de trazas fósiles no es alta, la preservación de estructuras de artrópodos, tales como *Dimorphichnus*, *Cruziana* y *Rusophycus*, es muy buena, evidenciando la cohesividad del substrato. Este tramo refleja mayormente depositación en ambientes distales.

## CONCLUSIONES

Se confirma la abundancia y variedad de trazas fósiles en la vertiente asturiana de la Formación Furada, describiéndose un total de 36 icnotaxones. La distribución de las trazas fósiles a lo largo de la sección responde a cambios en las condiciones ambientales como la tasa de sedimentación, consolidación del substrato y energía hidrodinámica. La icnofauna estudiada ilustra un ejemplo silúrico–devónico de la Icnofacies de *Cruziana*, correspondiente con ambientes marinos someros.

**Información suplementaria.** Este artículo no tiene información suplementaria.

**Contribución de los autores.** MO concepción del estudio. MO, LAB y MGM redacción del manuscrito, trabajo de campo y de gabinete. KT estratigrafía, sedimentología y trabajo de campo. JF trabajo de campo y de gabinete. AM cesión de colección icnológica original, notas de campo y ayuda en el proceso.

**Conflicto de intereses.** Los autores declaran que no existe conflicto de intereses.

**Financiación.** Esta investigación ha sido posible gracias a la financiación aportada por la Sociedad Española de Paleontología, mediante la ayuda AJISEP y gracias al Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) de Canadá, a través del Discovery Grants 311727–15/20 y 311726–13/422931-20. George McLeod Enhancement Chair en Geología.

**Información de los autores.** Mateo Ornia<sup>1</sup>, Luis A. Buatois<sup>2</sup>, M. Gabriela Mángano<sup>2</sup>, Katherine Thue<sup>2</sup>, Javier Fernández-Martínez<sup>3</sup>, & Alberto Marcos<sup>4</sup>. <sup>1</sup>G+2 Consultoría Medioambiental, Plaza de Longoria Carbajal, 3, 33002 Oviedo, España; [mornia@gemasdos.com](mailto:mornia@gemasdos.com); <sup>2</sup>Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, 114 Science Place, SK S7N 5E2 Saskatoon, Canadá; [luis.buatois@usask.ca](mailto:luis.buatois@usask.ca), [gabriela.mangano@usask.ca](mailto:gabriela.mangano@usask.ca), [klt015@usask.ca](mailto:klt015@usask.ca); <sup>3</sup>Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada, Avenida Fuentenueva s/n, 18071 Granada, España; [javierfernandezm@ugr.es](mailto:javierfernandezm@ugr.es); <sup>4</sup>Departamento de Geología, Universidad de Oviedo, Calle Jesús Arias de Velasco, s/n, 33005 Oviedo, España; [amarcos@uniovi.es](mailto:amarcos@uniovi.es); fallecido el 6 de junio de 2022.

**Agradecimientos.** A la Sociedad Española de Paleontología por la oportunidad y la ayuda AJISEP prestada a MO que han permitido poder llevar a cabo esta investigación. Al Natural Sciences and Engineering Research Council (NSERC) de Canadá por la financiación otorgada a MGM y LAB mediante Discovery Grants 311727–15/20 y 311726–13/422931-20, respectivamente. MGM también agradece el apoyo prestado por la George McLeod Enhancement Chair en Geología. Al Doctor José Carlos García-Ramos por discusiones en el campo y por proporcionar acceso a los especímenes en el Museo del Jurásico de Asturias (MUJA). Al Doctor Luis Rodríguez Terente por abrirnos las puertas del Museo de Geología de la Universidad de Oviedo y facilitar el estudio de los ejemplares depositados en su litoteca. A Murray Gingras y James MacEachern por valiosas discusiones sobre *Asterosoma*. A los Editores de la revista Samuel Zamora y Carlos Martínez Pérez, a Sören Jensen, a Juan Carlos Gutiérrez-Marco y un árbitro anónimo por la revisión del manuscrito. Durante la etapa final de la realización de este estudio falleció el Dr. Alberto Marcos, integrante de este equipo de investigación, coautor de este trabajo y mentor de MO y JF en la Universidad de Oviedo. Los autores dedicamos este trabajo en su memoria y honor.

## REFERENCIAS

- Agostinho, S., Sales-Viana, M. S., & Sequeira-Fernandez, A. C. (2004). Duas novas icnoespecies de *Bifungites* Desio, 1940 na Formação Pimenteira, Devoniano da Bacia do Parnaíba, Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 62(4), 519–30.
- Alonso, J. L., Marcos, A., & Suárez Rodríguez, A. (2009). Paleogeographic inversion resulting from large out of sequence breaching thrusts: The Leon Fault (Cantabrian Zone, NW Iberia). A new picture of the external Variscan Thrust Belt in the Ibero-Armorican Arc. *Geologica*, 7, 451–473. doi: [10.1344/105.000001449](https://doi.org/10.1344/105.000001449)
- Alpert, S. P. (1974). Systematic review of the genus *Skolithos*. *Journal of Paleontology*, 48, 661–669.
- Aranburu, A., Fernández-Mendiola, P. A., & Gracia-Mondéjar, J. (1992). Contrasting styles of paleokarst infill in a block-faulted carbonate ramp (Lower Albian, Trucios, N. Spain). *Geogaceta*, 11, 42–44.
- Barrois, C. (1882). *Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice* (Vol. 2). Six-Horemans.
- Berger, W. (1957). Eine spiralförmige Lebensspur aus dem Rupel der bayrischen Beckenmolasse. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1957, 538–540.
- Bradshaw, M. A. (1981). Paleoenvironmental interpretations and systematics of Devonian trace fossils from the Taylor Group (lower Beacon Supergroup), Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 24, 615–652. doi: [10.1080/00288306.1981.10421537](https://doi.org/10.1080/00288306.1981.10421537)
- Bromley, R. G. (1990). *Trace Fossils: Biology and Taphonomy*. Unwin & Hyman. doi: [10.1017/S0016756800018112](https://doi.org/10.1017/S0016756800018112)
- Bromley, R. G. (1996). *Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications*. Chapman & Hall. doi: [10.1017/S0016756897316987](https://doi.org/10.1017/S0016756897316987)
- Buatois, L. A., & Mángano, M. G. (2011). *Ichnology: Organism-Substrate Interactions in Space and Time*. Cambridge University Press. doi: [10.1017/S0016756811001038](https://doi.org/10.1017/S0016756811001038)
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Mikuláš, R., & Maples, C. G. (1998a). The ichnogenus *Curvolithus* revisited.

- Journal of Paleontology*, 72(4), 758–769. doi: [10.1017/S0022336000040452](https://doi.org/10.1017/S0022336000040452)
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Maples, C. G., & Lanier, W. P. (1998b). Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: the Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas, USA. *Journal of Palaeontology*, 72, 152–180. doi: [10.1017/S0022336000024094](https://doi.org/10.1017/S0022336000024094)
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Minter, N. J., Zhou, K., Wisshak, M., Wilson, M. A., & Olea, R. A. (2020). Quantifying ecospace utilization and ecosystem engineering during the early Phanerozoic—The role of bioturbation and bioerosion. *Science Advances*, 6, 618. doi: [10.1126/sciadv.abb0618](https://doi.org/10.1126/sciadv.abb0618)
- Chamberlain, C. K. (1971). Morphology and ethology of trace fossils from the Ouachita Mountains, southeast Oklahoma. *Journal of Paleontology*, 45, 212–246.
- Clifton, H. E., & Thompson, J. K. (1978). *Macaronichnus segregatis*: a feeding structure of shallow marine polychaetes. *Journal of Sedimentary Research*, 48(4), 1293–1302. doi: [10.1306/212F7667-2B24-11D7-8648000102C1865D](https://doi.org/10.1306/212F7667-2B24-11D7-8648000102C1865D)
- Comte, P. (1937). Les grès rouges de San Pedro (León). *Annales de la société Géologique du Nord*, 62(13), 60–68.
- Comte, P. (1959). Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, 60, 410.
- Cramer-Díez, F. H., & Díez, M. C. (1978). Iberian chitinozoans. I. Introduction and summary of pre-Devonian data. *Palinología*, 1, 149–201.
- Crimes, T. P. (1970). Trilobite tracks and other trace fossils from the Upper Cambrian of North Wales. *Geological Journal*, 7, 47–68. doi: [10.1002/gj.3350070104](https://doi.org/10.1002/gj.3350070104)
- Crimes, T. P., Legg, L., Marcos, A., & Arboleya, M. (1977). Late Precambrian–low Lower Cambrian trace fossils from Spain. En T. P. Crimes, & J. E. Harper (Eds.), *Trace Fossils 2* (Vol. 9, pp. 91–138). Geological Journal Special Issue.
- Curran, H. A. (1985). The trace fossil assemblage of a Cretaceous nearshore environment: Englishtown Formation of Delaware, USA. En H. A. Curran (Ed.), *Biogenic structures: their use in interpreting depositional environments* (Vol. 35, 261–276 pp). Society for Sedimentary Geology Special Publication.
- Dahmer, G. (1937). Lebensspuren aus dem Taunusquartzit und den Siegener Schichten (Unterdevon). *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin*, 57, 523–539.
- Davies, N. S., Shillito, A. P., & Penn-Clarke, C. R. (2020). Cold feet: Trackways and burrows in ice-marginal strata of the end-Ordovician glaciation (Table Mountain Group, South Africa). *Geology*, 48(12), 1159–1163. doi: [10.1130/G47808.1](https://doi.org/10.1130/G47808.1)
- D’Alessandro, A., & Bromley, R. G. (1987). Meniscate trace fossils and the *Muensteria-Taenidium* problem. *Palaeontology*, 30(4), 743–763.
- Desio, A. (1940). Vestigia problematiche Paleozoiche della Libia. *Museo Libico Storia Naturale, Annali*, 2, 47–92.
- Donovan, S. K., Fearnhead, F. E., & Clarkson, E. N. K. (2015). The ichnofossils *Gordia* Emmons and *Chondrites* von Sternberg from the Deerhope Formation, North Esk Inlier (Silurian, Llandoverly). *Scottish Journal of Geology*, 45(1), 83–87. doi: [10.1144/0036-9276/01-385](https://doi.org/10.1144/0036-9276/01-385)
- Emmons, E. (1844). *The Taconic System; based on observations in New York, Massachusetts, Maine, Vermont and Rhode Island*. Caroll and Cook.
- Fenton, C. L., & Fenton, M. A. (1937). Burrows and trails from Pennsylvanian rocks of Texas. *American Midland Naturalist*, 18, 1079–1084. doi: [10.2307/2420606](https://doi.org/10.2307/2420606)
- Fillion, D., & Pickerill, R. K. (1990). Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of eastern Newfoundland, Canada. *Palaeontographica Canadiana*, 7, 1–119. doi: [10.4236/oje.2020.1010042](https://doi.org/10.4236/oje.2020.1010042)
- Fitch, A. (1850). A historical, topographical and agricultural survey of the County of Washington. *Transactions New York Agricultural Society*, 9, 753–944.
- Fournier, J. A., Pemberton, G. S., & Risk, M. J. (1980). *Polycylindrichnus*: possible Silurian tunicate burrows from southern Ontario. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 17, 738–743.
- Frey, R. W. (1970). Trace fossils of Fort Hays Limestone Member of Niobrara Chalk (Upper Cretaceous), west-central Kansas. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, 53, 1–52.
- Frey, R. W., & Howard, J. D. (1985). Trace fossils from the Panther Member, Star Point Formation (Upper Cretaceous), Coal Creek Canyon, Utah. *Journal of Paleontology*, 59, 370–404.
- Frey, R. W., & Pemberton, S. G. (1984). Trace fossils Facies Model. En R. G. Walker (Ed.), *Facies Models* (2nd ed., pp. 189–207). American Association of Petroleum Geologists.
- Fritsch, A. (1908). Problematica Silurica: Systême Silurien du centre de la Bohême. Gerhard. doi: [10.5962/bhl.title.14914](https://doi.org/10.5962/bhl.title.14914)
- Führer, J. (1982). Die San Pedro-Formation. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen*, 163(2), 173–175.
- Fürsich, F. T. (1974). Ichnogenus *Rhizocorallium*. *Paläontologische Zeitschrift*, 48, 16–28. doi: [doi.org/10.1007/BF02986987](https://doi.org/10.1007/BF02986987)
- Garlock, T. L., & Isaacson, P. E. (1977). An occurrence of a *Cruziana* population in the Moyer Ridge Member of the Bloomsburg Formation (Late Silurian): Snyder County, Pennsylvania. *Journal of Paleontology*, 51, 282–287.
- Głuszek, A. (1995). Invertebrate trace fossils in the continental deposits of an Upper Carboniferous coal-bearing succession, Upper Silesia, Poland. *Studia Geologica Polonica*, 108, 171–202.
- Haldeman, S. S. (1840). Supplement to number one of a “monograph of the Limniades, or 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*. J. Dobson.
- Hall, J. (1847). *Palaeontology of New York. Volume 1. Containing descriptions of the organic remains of the Lower Division of the New York System (equivalent of the Lower Silurian rocks of Europe)*. C. Van Benthuyssen.
- Hall, J. (1852). *Palaeontology of New York. Volume 2. Containing Descriptions of the Organic Remains of the Lower Devonian System (Equivalent in Part to the Middle Silurian Rocks of Europe)*. C. Van Benthuyssen.
- Han, Y., & Pickerill, R. K. (1995). Taxonomic review of the ichnogenus *Helminthopsis* Heer 1877 with a statistical analysis of selected ichnospecies. *Ichnos*, 4, 83–118. doi: [10.1080/10420949509380118](https://doi.org/10.1080/10420949509380118)

- Häntzschel, W. (1975): Trace Fossils and Problematica. En C. Teichert (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W - Miscellanea, Supplement 1* (pp. 1–269). The Geological Society of America and The University of Kansas Press.
- Heer, O. (1877). Flora Fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz. Wtirster.
- Howard, J. D., & Frey, R. W. (1984). Characteristic trace fossils in nearshore to offshore sequences, Upper Cretaceous of east-central Utah. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 21, 200–219. doi: [10.1139/e84-022](https://doi.org/10.1139/e84-022)
- James, U. P. (1879). Description of new species of fossils and remarks on some others, from the Lower and Upper Silurian rocks of Ohio. *Palaeontologist*, 31, 17–24.
- Julivert, M., Truyols, J., & Vergés, J. (1983). El Devónico en el Macizo Ibérico. En J. A., Comba (Eds.), *Geología de España. Libro Jubilar J. M. Ríos* (Vol. 1, pp. 265–310). Instituto Geológico y Minero de España.
- Kędzierski, M., Uchman, A., Sawłowicz, Z., & Briguglio, A. (2015). Fossilized bioelectric wire—the trace fossil *Trichichnus*. *Biogeosciences*, 12, 2301–2309. doi: [10.5194/bg-12-2301-2015](https://doi.org/10.5194/bg-12-2301-2015), 2015
- Knaust, D. (2018). The ichnogenus *Teichichnus* Seilacher, 1955. *Earth-Science Reviews*, 177, 386–403. doi: [10.1016/j.earscirev.2017.11.023](https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2017.11.023)
- Knaust, D. (2021a). Rosselichnidae ifam. nov.: burrows with concentric, spiral or eccentric lamination. *Papers in Palaeontology*, 7, 1847–1875. doi: [10.1002/spp2.1367](https://doi.org/10.1002/spp2.1367)
- Knaust, D. (2021b). The paradoxical ichnotaxonomy of *Thalassinoides paradoxicus*: a name of different meanings. *Paläontologische Zeitschrift*, 95, 179–186. doi: [10.1007/s12542-020-00520-z](https://doi.org/10.1007/s12542-020-00520-z)
- Książkiewicz, M. (1977). Trace fossils in the flysch of the Polish Carpathians. *Palaeontologia Polonica*, 36, 1–208.
- Laing, B. A., Buatois, L. A., Mángano, M. G., Narbonne, G. M., & Gougeon, R. C. (2018). *Gyrolithes* from the Ediacaran–Cambrian boundary section in Fortune Head, Newfoundland, Canada: Exploring the onset of complex burrowing. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 495, 171–185. doi: [10.1016/j.palaeo.2018.01.010](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2018.01.010)
- MacEachern, J. A., Bann, K. L., Pemberton, S. G., & Gingras, M. K. (2007). The Ichnofacies paradigm: High-resolution paleoenvironmental interpretation of the rock record. En J. A. MacEachern, K. L. Bann, M. K. Gingras, & S. G. Pemberton (Eds.), *Applied Ichnology* (vol. 52, pp. 27–64). Society for Sedimentary Geology. doi: [10.2110/pec.07.52.0027](https://doi.org/10.2110/pec.07.52.0027)
- Mángano, M. G., & Buatois, L. A. (2011). Timing of infaunalization in shallow-marine early Paleozoic communities in Gondwanan settings: discriminating evolutionary and paleogeographic controls. *Palaeontologia Electronica*, 14(2), 1–21.
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., & Aceñolaza, G. F. (1996). Trace fossils and sedimentary facies from an Early Ordovician tide-dominated shelf (Santa Rosita Formation, northwest Argentina): Implications for ichnofacies models of shallow marine successions. *Ichnos*, 5, 53–88. doi: [10.1080/10420949609386406](https://doi.org/10.1080/10420949609386406)
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., West, R. R., & Maples, C. G. (2002a). Ichnology of a Pennsylvanian Equatorial Tidal Flat – The Stull Shale Member at Waverly, Eastern Kansas. *Kansas Geological Survey*. doi: [10.1080/10420940290208171](https://doi.org/10.1080/10420940290208171)
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., & Rindsberg, A. K. (2002b). Carboniferous *Psammichnites*: Systematic Re-Evaluation, Taphonomy and Autecology. *Ichnos*, 9, 1–22. doi: [10.1080/10420940190034175](https://doi.org/10.1080/10420940190034175)
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., Limarino, O., Tripaldi, A., & Castelli, A. (2003). El icnogénero *Psammichnites* Torell, 1870 en la Formación Hoyada Verde, Carbonífero Superior de la cuenca Calingasta-Uspallata. *Ameghiniana*, 40(4), 601–608.
- Mángano, M. G., Buatois, L. A., MacNaughton, R. B., Jensen, S., Gougeon, R., Marcos, A., Meek, D., Piñuela, L., & García-Ramos, J. C. (2022). The *Psammichnites-Taphrhelminthopsis* conundrum: Implications for Calibrating the Cambrian explosion. *Earth-Science Reviews*, 277, 103971. doi: [10.1016/j.earscirev.2022.103971](https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2022.103971)
- Maples, C. G., & West, R. R. (1989). *Lockeia*, not *Pelecypodichnus*. *Journal of Paleontology*, 63, 694–696. doi: [10.1017/S0022336000041330](https://doi.org/10.1017/S0022336000041330)
- Martinsson, A. (1970). Toponymy of trace fossils. En T. P. Crimes, & J. E. Harper (Eds.), Trace Fossils, *Geological Journal, Special Issue 3*,
- McCarthy, B. (1979). Trace fossils from a Permian shoreface-foreshore environment, eastern Australia. *Journal of Paleontology*, 53, 345–366.
- McCoy, F. (1850). On some genera and species of Silurian Radiata in the collection of the University of Cambridge. *Journal of Natural History*, 2(6), 270–290.
- Metz, R., (1984). The trace fossil *Imponoglyphus* from the Jurassic of New Jersey. *Northeastern Geology*, 6(1), 64.
- Miller, S. A., & Dyer, C. B. (1878). Contributions to paleontology. *Journal of the Cincinnati Museum of Natural History*, 1, 2–39.
- Minter, N. J., Lucas, S. G., Lerner, A. J., & Braddy, S. J. (2008). *Augerinoichnus helicoidalis*, a new helical trace fossil from the nonmarine Permian of New Mexico. *Journal of Paleontology*, 82(6), 1201–1206. doi: [10.1666/07-129.1](https://doi.org/10.1666/07-129.1)
- Murchison, R. I. (1839). *The Silurian System*. John Murray.
- Nara, M. (1995). *Rosselia socialis*: a dwelling structure of a probable terebellid polychaete. *Lethaia*, 28, 171–178. doi: [10.1111/j.1502-3931.1995.tb01610.x](https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.1995.tb01610.x)
- Nicholson, H. A. (1873). Contributions to the study of the errant annelids of the older Paleozoic rocks. *Proceedings of the Royal Society of London*, 21, 288–290. doi: [10.1098/rspl.1872.0061](https://doi.org/10.1098/rspl.1872.0061)
- Niebuhr, B., & Wilmsen, M. (2016). Ichnofossilien. *Geologica Saxonica*, 62, 181–238.
- Orbigny, A. d' (1842). *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République du Bolivia, la République du Pérou) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833* (Vol. 3, pt. 4). P. Bertrand.
- Osgood, R. G. Jr. (1970). Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana*, 6, 281–444.
- Otto, E. von (1854). *Additamente zur Flora des Quadergebirges in Sachsen* (Vol. 2). G. Mayer Leipzig.
- Pemberton, S. G., & Frey, W. F. (1982). Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *Journal of Paleontology*, 56, 843–888.
- Pemberton, S. G., & Magwood, J. P. A. (1990). A unique occurrence of *Bergaueria* in the Lower Cambrian Gog Group near Lake Louise, Alberta. *Journal of Paleontology*, 64(3), 436–440. doi: [10.1017/S0022336000018667](https://doi.org/10.1017/S0022336000018667)

- Pemberton, S. G., Frey, R. W., & Bromley, R. G. (1988). The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 25, 866–892. doi: [10.1139/e88-085](https://doi.org/10.1139/e88-085)
- Pickerill, R. K., & Peel, J. S. (1991). *Gordia nodosa* isp. nov. and other trace fossils from the Cass Fjord Formation (Cambrian) of North Greenland. *Grønlands Geologiske Undersøgelse*, 150, 15–28.
- Pieńkowski, G., & Uchman, A. (2009). *Ptychoplasma conica* isp. nov.: a new bivalve locomotion trace fossil from the Lower Jurassic (Hettangian) alluvial sediments of Sołtyków, Holy Cross Mountains, Poland. *Geological Quarterly*, 53, 397–406.
- Potgieter, C. D., & Oelofsen, B. W. (1983). *Cruziana acacensis* - the first Silurian index-trace fossil from southern Africa. *South African Journal of Geology*, 86(1), 51–54.
- Pokorný, R., Krmíčec, L., & Sudo, M. (2017). An endemic ichnoassemblage from a Late Miocene paleolake in SE Iceland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 485, 761–773. doi: [10.1016/j.palaeo.2017.07.033](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.033)
- Poll, K. (1963). Zur Stratigraphie des Altpaläozoliums von Belmonte (Asturien Nordspanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 177, 235–250.
- Prantl, F. (1945). Dve záhadné zkameneliny (stopy) zvrstev chrustenických-dě2. Rozpravy II. *Tridy České Akademie*, 55(3), 3–5.
- Priewalder, H. (1997). SEM-Revision of a Chitinozoan Assemblage from the Uppermost San Pedro Fm (Pridoli), Cantabrian Mountains (Spain). *Jahrbuch der geologischen Bundesanstalt*, 140, 73–93.
- Rindsberg, A. K. (1994). Ichnology of the Upper Mississippian Hartselle Sandstone of Alabama, with notes on other Carboniferous formations. *Geological Survey of Alabama, Bulletin*, 158, 1–107.
- Richardson, J. B., Rodríguez-González, R. M., & Sutherland, S. J. E. (2000). Palynology and recognition of the Silurian/Devonian boundary in some British terrestrial sediments by correlation with Cantabrian and other European marine sequences—a progress report. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 220, 1–7.
- Richardson, J. B., Rodríguez-González, R. M., & Sutherland, S. J. E. (2001). Palynological zonation of mid-Palaeozoic sequences from the Cantabrian Mountains, NW Spain: implications for inter-regional and inter-facies correlation of the Ludford/Pridoli and Silurian/Devonian boundaries, and plant dispersal patterns. *Bulletin of the Natural History Museum, Geology Series*, 57(2), 115–162.
- Richter, R. (1850). Aus der thüringischen Grauwacke. *Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften*, 2, 198–206.
- Richter, R. (1850). Aus der thüringischen Grauwacke. *Deutsche Geologische Gesellschaft, Zeitschrift*, 2, 198–206.
- Richter, R. (1937). Marken und spuren aus allen Zeiten. 1–2. *Senckenbergiana*, 19, 150–169.
- Robardet, M., & Gutiérrez-Marco J. C. (2002). Silurian. En W. Gibbons (Ed.) *The Geology of Spain* (pp. 51–66). The Geological Society.
- Rodríguez-González, R. M. (1983). *Palinología de las formaciones del Silúrico superior-Devónico inferior de la Cordillera Cantábrica, Noreste de España*. Instituto Fray Bernardino de Sahagún-Servicio de Publicaciones de la Universidad de León.
- Romano, M., & Meléndez, B. (1979). An arthropod (Merostome) ichnocoenosis from the Carboniferous of northwest Spain. *Compte Rendu Neuvième Congrès International de Stratigraphie et de Gèologie du Carbonifère*, 5, 317–325. doi: [10.1080/10420940190034175](https://doi.org/10.1080/10420940190034175)
- Salter, J. W. (1857). On annelide-burrows and surface-markings from the Cambrian rocks of the Longmynd. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 13(2), 199–206. doi: [10.1144/GSL.JGS.1857.013.01-02.29](https://doi.org/10.1144/GSL.JGS.1857.013.01-02.29)
- Schlirf, M. (2000). Upper Jurassic trace fossils from the Boulonnais (northern France). *Geologica et Palaeontologica*, 34, 145–213.
- Seilacher, A. (1953). Studien zur Palichnologie. II. Die fossilen Ruhespuren (Cubichnia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 98, 87–124.
- Seilacher, A. (1955a). Spuren und Lebensweise der Trilobiten. En O. H. Schindewolf, & A. Seilacher (Eds.), *Beiträge zur Kenntniss des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)* (pp. 342–372). Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse.
- Seilacher, A. (1955b). Spuren und Fazies im Unterkambrium. En O.H. Schindewolf, & A. Seilacher (Eds.), *Beiträge zur Kenntniss des Kambriums in der Salt Range (Pakistan)* (pp. 11–143). Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse.
- Seilacher, A. (1964). Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, 3, 256–253.
- Seilacher, A. (1967). Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5, 513–528. doi: [10.1016/0025-3227\(67\)90051-5](https://doi.org/10.1016/0025-3227(67)90051-5)
- Seilacher, A. (1970). *Cruziana* stratigraphy of “nonfossiliferous” Palaeozoic sandstones. En T. P. Crimes, & J. E. Harper (Eds.), *Trace Fossils* (Special Issue 3, pp. 447–476). Geological Journal.
- Seilacher, A. (1977). Pattern analysis of Paleodictyon and related trace fossils. En T. P. Crimes, & J. E. Harper (Eds.), *Trace fossils 2. Geological Journal, Special Issue 9*, 289–334.
- Seilacher, A. (1982). Distinctive features of sandy tempestites. En G. Einsele, & A. Seilacher (Eds.), *Cyclic and Event Stratification* (pp. 333–349). Springer.
- Seilacher, A. (1990). Paleozoic trace fossils. En R. Said (Ed.), *The Geology of Egypt* (pp. 649–670). A. A. Balkema.
- Seilacher, A. (1992). An updated *Cruziana* stratigraphy of Gondwanan Palaeozoic sandstones. En M. J. Salem (Ed.), *The Geology of Lybia* (pp. 1565–1580). Elsevier.
- Seilacher, A. (2000). Ordovician and Silurian arthropycid ichnostratigraphy. En M.A. Sola & D. Worsley (Eds.), *Geological Exploration in Murzuq Basin* (pp. 237–258). Elsevier Science BV. doi: [10.1016/B978-044450611-5/50013-1](https://doi.org/10.1016/B978-044450611-5/50013-1)
- Seilacher, A. (2005). Silurian trace fossils from Africa and South America mapping a trans-Gondwanan seaway. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Monatshefte*, 2005, 129–141. doi: [10.1127/njgpm/2005/2005/129](https://doi.org/10.1127/njgpm/2005/2005/129)
- Seilacher, A. (2007). *Trace Fossil Analysis*. Springer.
- Seilacher, A., & Seilacher, E. (1994). Bivalvian trace fossils: a lesson from actiopaleontology. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 169, 5–15.
- Seilacher, A., Lüning, S., Martin, M., Klitzsch, E., Khoja, A., & Craig, J. (2002). Ichnostratigraphic correlation of Lower

- Paleozoic clastics in the Kufra Basin (SE Libia). *Lethaia*, 35, 257–262. doi: [10.1111/j.1502-3931.2002.tb00083.x](https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2002.tb00083.x)
- Stachacz, M., Knaust, D., & Matysik, M. (2022). Middle Triassic bivalve traces from central Europe (Muschelkalk, Anisian): overlooked burrows of a common ichnofabric. *PalZ*, 96, 175–196. doi: [10.1007/s12542-021-00583-6](https://doi.org/10.1007/s12542-021-00583-6)
- Sternberg, K. M. von (1833). *Versuch einer geognostischbotanischen Darstellung der Flora der Vorwelt* (Vol. 6). Fr. Fleischer.
- Suárez de Centi, C. (1988). Estratigrafía, Sedimentología y Paleogeografía de la Fm. Furada/San Pedro. Zona Cantábrica (NW España). (Tesis doctoral, Universidad de Oviedo, Oviedo).
- Suárez de Centi, C., García-Ramos, J. C., & Valenzuela, M. (1989). Icnofósiles del Silúrico de la Zona Cantábrica (NO de España). *Boletín Geológico y Minero*, 100(3), 35–90.
- Torell, O. M. (1870). Petrificata Suecana Formationis Cambricae. *Lunds universitets årsskrift*, 6(8), 1–14.
- Truyols, J., Philippot, A., & Julivert, M. (1974). Les formations siluriennes de la zone cantabrique et leurs faunes. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 1, 23–35. doi: [10.2113/gssgfbull.S7-XVI.1.23](https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S7-XVI.1.23)
- Truyols, J., Arbizu, M. A., García-Alcalde, J. L., García-López, S., Méndez-Bedia, I., Soto, F., & Truyols-Massoni, M. (1990). Cantabrian and Paletian Zones; Stratigraphy: The Asturian-Leonese Domain (Cantabrian Zone). En R. D. Dallmeyer, & E. Martínez-García (Eds.), *Pre-Mesozoic Geology of Iberia* (pp. 10–19). Springer Verlag.
- Uchman, A. (1995). Taxonomy and paleoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria* 15, 1–115.
- Uchman, A. (1998). Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: Revision of the Marian Książkiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68, 105–218.
- Uchman, A., & Rattazzi, B. (2011). The new complex helical trace fossil *Avetoichnus luisae* igen. n. et isp. n. from the Cainozoic deep-sea sediments of the Alpine realm: a non-graphoglyptid mid-tier agrichnion. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 260(3), 319–330. doi: [10.1127/0077-7749/2011/014](https://doi.org/10.1127/0077-7749/2011/014)
- Uchman, A., Mikuláš, R., & Rindsberg, A. K. (2011). Mollusc trace fossils *Ptychoplasma* Fenton and Fenton, 1937 and *Oravaichnium* Plic̃ka and Uhrová, 1990: Their type material and ichnospecies. *Geobios*, 44, 387–397. doi: [10.1016/j.geobios.2010.08.001](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.08.001)
- Uchman, A., & Hanken, N. M. (2013). The new trace fossil *Gyrolithes lorcaensis* isp. n. from the Miocene of SE Spain and a critical review of the *Gyrolithes* ichnospecies. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 21(3), 312–322. doi: [10.1134/S0869593813030088](https://doi.org/10.1134/S0869593813030088)
- Vialov, O. V. (1971). Rare Mesozoic problematica from the Pamir and Caucasus. *Same Vyp. Vtoroy*, 7, 85–93.
- Voigt, S., Lucas, S. G., Raisch, M., & Schindler, T. (2022). First record of the Permian nonmarine helical trace fossil *Augerinoichnus* from outside of New Mexico. *Ichnos*, 29, 40–45. doi: [10.1080/10420940.2021.2017923](https://doi.org/10.1080/10420940.2021.2017923)