

ESTRUCTURAS SEDIMENTARIAS INDUCIDAS POR ACTIVIDAD MICROBIANA (ESIAM) EN LA PLANICIE DE MAREA DE PUERTO ROSALES, ESTUARIO DE BAHÍA BLANCA

Constanza N. BOURNOD^{1,5}, Diana G. CUADRADO^{1,2,5}, Noelia B. CARMONA^{3,5}, Juan J. PONCE^{3,5} y Jerónimo PAN^{4,5}

¹ Instituto Argentino de Oceanografía (IADO), Bahía Blanca. E-mail: cbournod@iado-conicet.gob.ar, cuadrado@criba.edu.ar

² Departamento de Geología, Universidad Nacional del Sur (UNS), Bahía Blanca.

³ Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, Universidad Nacional de Río Negro, Roca. E-mail: ncarmona@unrn.edu.ar, jponce@unrn.edu.ar

⁴ Estación Costera "J.J. Nágera", Departamento de Ciencias Marinas, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata. E-mail: jpan@mdp.edu.ar

⁵ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

RESUMEN

El estudio de matas microbianas en ambientes marinos costeros silicoclásticos actuales constituye una importante fuente de información para el análisis de análogos fósiles. En el estuario de Bahía Blanca se estudiaron planicies de marea cubiertas por matas desde un enfoque geobiológico, con el objetivo de identificar y describir estructuras inducidas por actividad microbiana (ESIAM), y distinguir rasgos presentes en los sistemas actuales que permitan reconocer estas comunidades de microorganismos en depósitos fósiles. Se realizaron muestreos biológicos y sedimentológicos, y se implementaron técnicas de microscopía óptica y electrónica para la determinación de microorganismos y la identificación de texturas características y minerales autígenicos. Las matas microbianas resultaron estar dominadas por cianobacterias y, en menor proporción, diatomeas; microorganismos que generan sustancias exopoliméricas que bioestabilizan la superficie sedimentaria. Se reconocieron texturas típicas de matas epibentónicas, tales como granos orientados y granos pequeños unidos por la mata, pirita framboidal y ceolitas. En la zona intermareal-supramareal se identificaron domos de gas, fábrica porosa esponjosa y superficies tipo colador. Además se observaron grietas de contracción, dobleces, fragmentos de mata, depresiones y remanentes erosivos, pliegues y arrugas, así como también ondulitas multidireccionales. Las estructuras halladas están relacionadas con condiciones de calma/latencia, exposición prolongada (deshidratación) y eventos de tormenta con alta energía erosiva sobre la planicie (olas y corrientes fuertes). En este sentido, las ESIAM resultan importantes indicadores de condiciones ambientales particulares que presentan un elevado potencial de preservación. Su reconocimiento en el registro fósil, a través de rasgos macro y microscópicos, permiten refinar las interpretaciones paleoambientales en sucesiones marino-costeras.

Palabras clave: *Matas microbianas, bioestabilización, cianobacterias, biolaminación, interpretación paleoambiental*

ABSTRACT

Microbially-induced sedimentary structures (MISS) in the Puerto Rosales tidal flat, Bahía Blanca estuary

The study of microbial mats in modern siliciclastic coastal marine settings represents an important analogue for the analysis of fossil deposits in similar paleoenvironments. In the Bahía Blanca estuary, mat-covered tidal flats were studied from a geobiological perspective with the aims of identifying and describing microbially-induced sedimentary structures (MISS), and to distinguish features in modern systems that allow the recognition of such microbial communities in fossil deposits. Systematic biological and sedimentological samplings were carried out, and the identification of microorganisms and the recognition and characterization of typical textures and authigenic minerals were performed through light and electronic microscopy techniques. Microbial mats were dominated by cyanobacteria, followed by diatoms; both groups of microorganisms are known to secrete extracellular polymeric substances (EPS) and biostabilize the sedimentary surface. Characteristic textures of epibenthic mats, such as oriented grains and mat-bound small grains, framboidal pyrite and zeolites were recognized. In the intertidal-supratidal zone, MISS termed gas domes, sponge pore fabric, and sieve-like surfaces were identified. Moreover, shrinkage cracks, flip-overs, mat chips, erosional remnants and pockets, folds, as well as multidirectional ripple marks were observed. These structures are related to calm conditions/latencies, prolonged subaerial exposure (desiccation), and storm events with high hydrodynamic energy (erosive) acting over the tidal flat (e.g. waves and currents). In this sense, MISS constitute important indicators of specific environmental conditions and thus their recognition in the rock record allows a refined interpretation of the paleoenvironment in coastal marine successions.

Keywords: *Microbial mats, biostabilization, cyanobacteria, biolamination, paleoenvironmental interpretation*

INTRODUCCIÓN

El estudio de la interacción de los microorganismos con el medio físico que habitan ha cobrado gran relevancia en los últimos años con la evolución de una nueva disciplina, conocida como Geobiología. Esta disciplina permite identificar los procesos físicos y químicos en ambientes actuales que pueden ser inferidos en el ambiente fósil y permitir una precisa reconstrucción paleoambiental. Por consiguiente, estos estudios involucran la frontera entre la biología y la geología.

La interacción entre microorganismos y sedimentos se remonta a los inicios de la vida en nuestro planeta, y entre sus principales registros se reconocen los estromatolitos. Éstos son estructuras organosedimentarias laminadas construidas por matas microbianas, donde la precipitación es un proceso clave (Reid *et al.* 2000, Riding 2000). Las matas microbianas son comunidades formadas por microorganismos bentónicos (procariotas y eucariotas) dispuestos generalmente en múltiples capas según las condiciones óptimas necesarias para su desarrollo (Seckbach y Oren 2010), consideradas ecosistemas autosustentables de escala milimétrica (Stolz *et al.* 1989, Van Gemerden 1993, Des Marais 2003, Stal y Noffke 2011). Sin embargo, las matas microbianas no siempre se litifican generando estromatolitos (Stal 2001, Kremer *et al.* 2008, Noffke 2010, Stal 2010). En ambientes silicoclásticos, las matas originan una serie de estructuras sedimentarias típicas, denominadas estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana - ESIAM (del inglés MISS - *microbially induced sedimentary structures*, Noffke *et al.* 1996). En tal sentido, Noffke *et al.* (2001a) propusieron la inclusión de estas estructuras en la conocida clasificación de estructuras sedimentarias primarias realizada por Pettijohn y Plotter (1964), como estructuras equivalentes a los estromatolitos, pero formadas en un ambiente silicoclástico. Estas estructuras constituyen registros de la interacción de las matas con la dinámica sedimentaria física del ambiente. Los microorganismos que componen las matas afectan la

manera en que los sedimentos responden a la acción de olas y corrientes (Noffke 2010), debido principalmente a la secreción de sustancias poliméricas extracelulares (SPE) que aglutinan el sedimento y al entretejido que forman algunas bacterias filamentosas (Stal 2010). De esta manera, se genera la "bioestabilización" (Paterson 1994) de la superficie sedimentaria, incrementando su potencial de preservación (Noffke *et al.* 1997).

El reconocimiento y documentación de estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana en el registro fósil global se ha incrementado significativamente en las últimas décadas (ej. Gehling 1999, Schieber 1999, Noffke 2000, Noffke *et al.* 2003a, 2006a,b, Sarkar *et al.* 2006, Bouougri y Porada 2007, Zhong-Wu *et al.* 2013, entre otros), siendo también importantes los registros de nuestro país (ej. Buatois *et al.* 2000, Mángano *et al.* 2000, Aceñolaza y Aceñolaza 2001, 2005, Buatois y Mángano 2002, 2003a,b, 2004, 2011, 2012, Porada y Bouougri 2008, López de Azarevich *et al.* 2010, Zalba *et al.* 2010a,b, Carmona *et al.* 2012, Manassero *et al.* 2012, Buatois *et al.* 2013, Fernández y Pazos 2013). El estudio de los sistemas modernos entendidos como modelos permite interpretar la interacción entre las comunidades microbianas bentónicas y los procesos sedimentarios y biogeoquímicos asociados en ambientes silicoclásticos. En este sentido, pocos ejemplos actuales de estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana se han documentado en Argentina hasta el momento, siendo el estudio en una planicie de marea del estuario de Bahía Blanca uno de los primeros en desarrollarse (Cuadrado y Pizani 2007, Carmona *et al.* 2011, Cuadrado *et al.* 2011, 2012, 2013). El objetivo de la presente contribución es brindar una descripción detallada y actualizada de las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana observadas en este ambiente y sus procesos de formación con el fin de propiciar el reconocimiento e interpretación de las mismas en el registro fósil, resaltando su potencial como indicadores de condiciones particulares para reconstrucciones paleoambientales.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de trabajo se ubica en la zona externa del estuario de Bahía Blanca, sobre la costa norte, frente a Puerto Rosales (Fig. 1a, b). El régimen de este estuario es mesomareal semidiurno, con amplitudes mareales de entre 2,5 m y 3,4 m, en cuadratura y sicigia respectivamente. El área de estudio comprende una amplia planicie de marea que abarca unos 1000 m entre la línea de bajamar y pleamar, y se encuentra compuesta principalmente por sedimentos arenosos finos y pelíticos (Fig. 1c). La mineralogía de estos sedimentos es la que caracteriza a todo el litoral argentino, denominada asociación pampeano-patagónica, constituida predominantemente por minerales livianos (alteritas, vidrio, plagioclasa y cuarzo), con hipersteno, augita, alteritas y opacos, entre los minerales pesados (Gelós *et al.* 2004).

El clima del área de estudio es templado con estaciones térmicas bien diferenciadas (Capelli y Campo 2004) y una precipitación media anual de 460,5 mm (Pícolo y Diez 2004). La temperatura media anual es de 15,6°C, con promedios de 22,7°C en verano y 8,1°C en invierno. La temperatura media anual superficial del agua es de 13°C (Perillo *et al.* 2004), y la salinidad oscila entre 33 y 35 (Perillo *et al.* 2001).

Una de las características de la región es la predominancia de vientos (i.e. frecuencia de las calmas < 10 %), generalmente fuertes del NO y N por > 40 % del tiempo, con velocidades medias de 22,6 km h⁻¹, y ráfagas de > 100 km h⁻¹ (Piccolo y Diez 2004). Su efecto es muy significativo tanto en la circulación estuarina como en el comportamiento de la marea, lo que se evidencia en olas, ondas de tormenta y variaciones del nivel medio del mar (Perillo *et al.* 2004). Los vientos del NO y N producen un adelanto en la hora de bajamar y consecuente demora en la pleamar, con una reducción del nivel pronosticado (Perillo *et al.* 2004). Como consecuencia de estas alteraciones, la planicie intermareal alta puede quedar expuesta durante varios días. Por otro lado, los vientos del SE generan el efecto contrario, inundando con mayor frecuencia la planicie supramareal y generando condiciones de alta energía du-

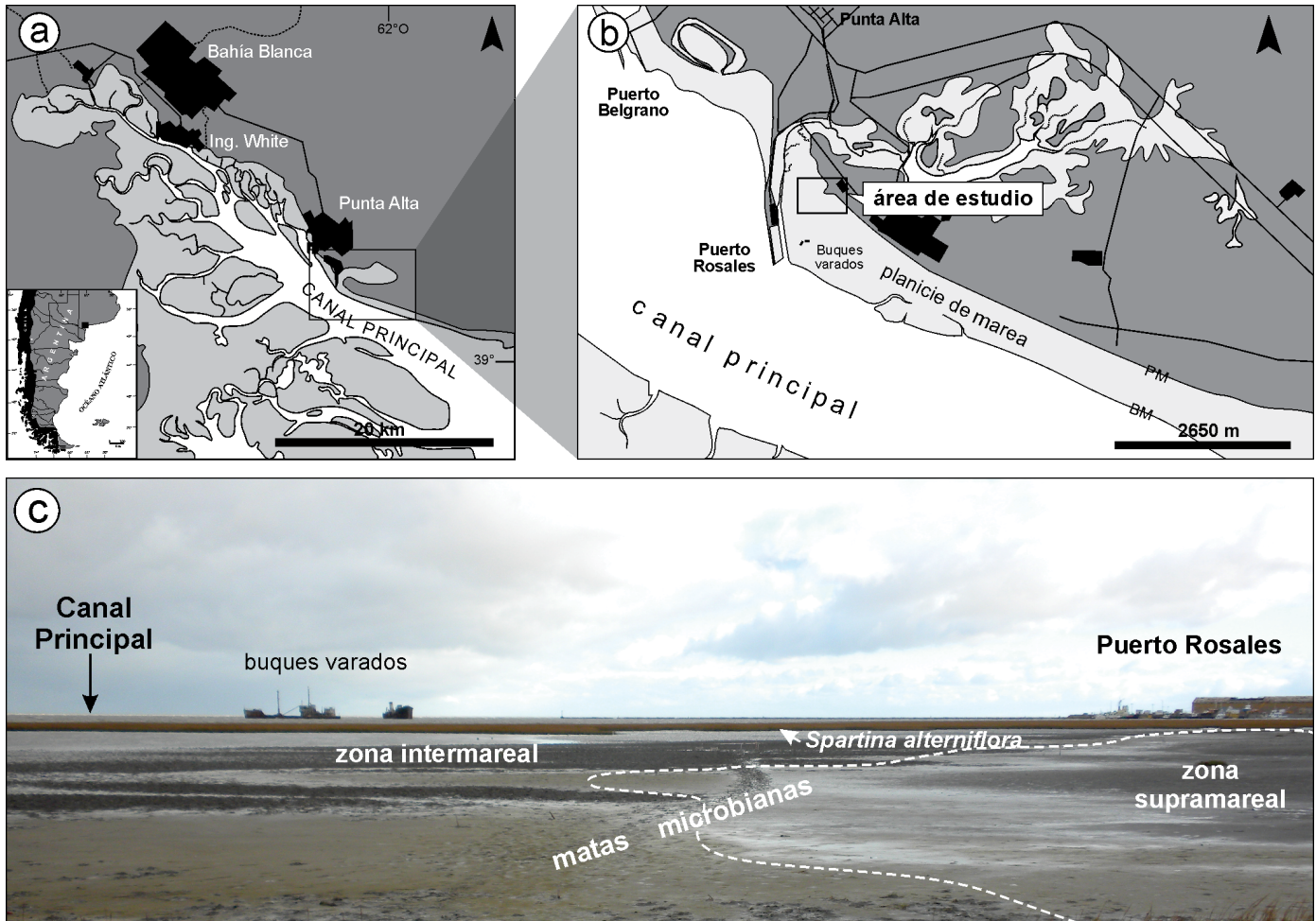


Figura 1: a) Localización del estuario de Bahía Blanca y Puerto Rosales, se señala la zona de estudio ampliada en b. b) Ubicación del área de trabajo en la planicie de marea frente a Puerto Rosales. c) Vista panorámica del área de estudio hacia el SO, en la cual se puede observar: parte de la zona supramareal, la zona intermareal con una franja vegetada por *Spartina alterniflora* y dos buques varados, y el Canal Principal. Abarcando la zona transicional del intermareal superior-supramareal inferior se desarrollan matas microbianas que otorgan una coloración marrón verdosa a la superficie de la planicie.

rante eventos de tormenta (Cuadrado *et al.* 2011). Sin embargo, la presencia de *Spartina alterniflora*, en el intermareal atenúa parcialmente la energía hidrodinámica que alcanza la zona supramareal, donde hay reducidos parches de *Sarcocornia perennis*. Por lo tanto, la zona intermareal de la planicie en estudio es inundada diariamente por la marea, mientras que la zona supramareal es alcanzada eventualmente en condiciones de sicigia (dos veces por mes) o durante eventos de tormenta. Las matas microbianas estudiadas se desarrollan principalmente en la zona supramareal a intermareal alta (Fig. 1c), aunque su extensión se ha visto reducida en los últimos años por la colonización del cangrejo *Neohelice granulata* desde los sectores más bajos de la planicie de marea. Este

organismo produce una intensa bioturbación, que no sólo afecta la estructura y geoquímica del sustrato, sino que también genera un gran volumen de material disponible para que sea redistribuido en la planicie, pudiendo modificar en la tasa de sedimentación, principalmente durante las épocas de mayor actividad (verano-otoño) (Carmona *et al.* 2010, 2011, Cuadrado *et al.* 2011).

METODOLOGÍA

Se realizaron campañas periódicas para examinar las estructuras presentes y efectuar un detallado seguimiento de la evolución de las mismas. Por otra parte, se realizaron muestreos biológicos y sedimentológicos de las áreas colonizadas

por matas microbianas.

La determinación de la composición microbiológica se realizó por observación bajo microscopio óptico. Las muestras se obtuvieron con testigos (diámetro = 10 mm; longitud = 5 mm) y se preservaron con 10 ml de formaldehído al 4 % (solución de stock preparada con agua de mar filtrada). Luego se tomaron alícuotas de la suspensión y se montaron en una cámara de Sedgewick-Rafter, contando las células observadas en un microscopio Nikon Eclipse 80i (DIC600x) (Laboratorio de Microscopía- IADO) (LeGresley y McDermott 2010). Los taxones fueron clasificados en 3 grupos: cianobacterias filamentosas, diatomeas centrales y diatomeas pennadas.

El muestreo sedimentológico se realizó

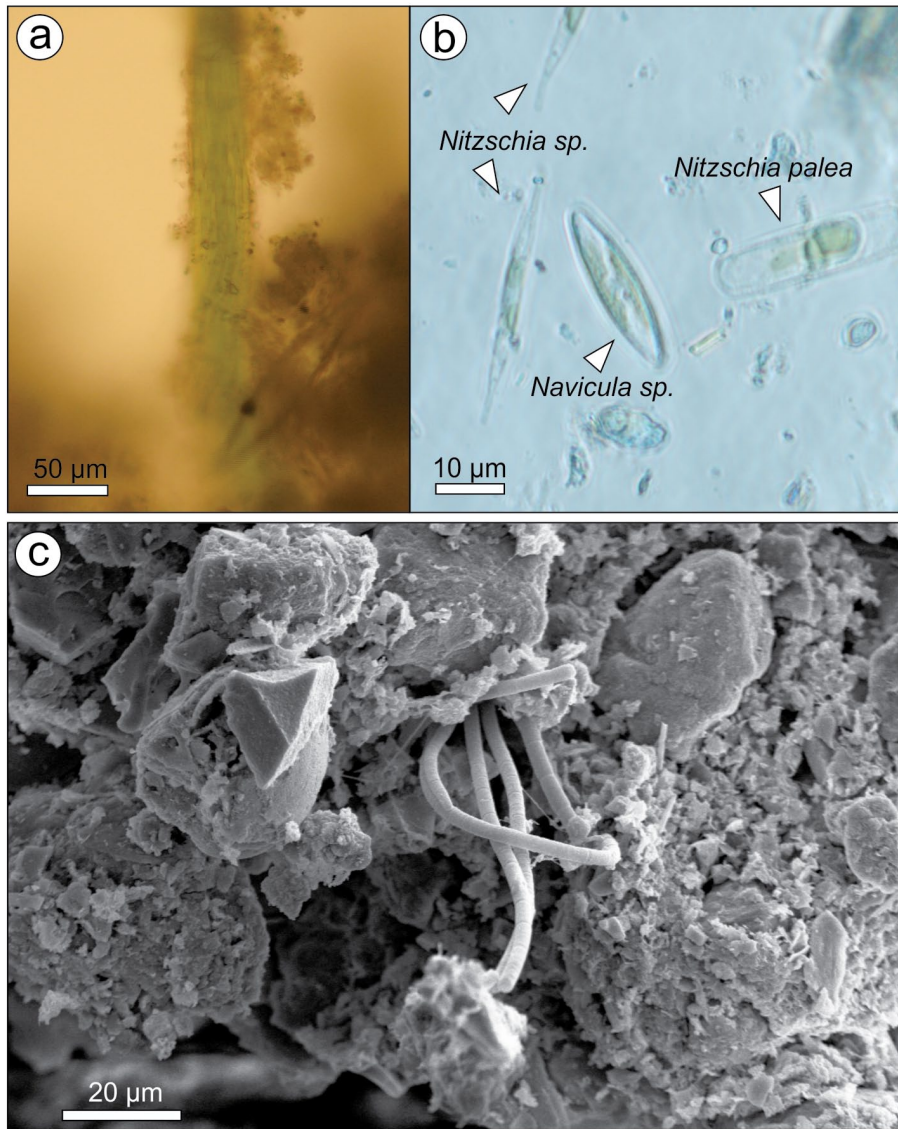


Figura 2: a) Filamento de *Microcoleus chthonoplastes* de color verde constituido por varios tricomas constrictos y entrecruzados envueltos por una vaina hialina mucilaginoso, a la cual se adhieren detritos. En el sector inferior derecho se observa una diatomea pennada (*Gyrosigma spencerii*?). b) Diatomeas pennadas: *Nitzschia* sp., *Navicula* sp. y *Nitzschia palea*. c) Tricomas de *M. chthonoplastes* asomando entre sedimentos y sustancias poliméricas extracelulares (MEB).

con testigos (diámetro = 25 mm; longitud = 20-30 mm), seccionados en capas de distinto espesor. El análisis granulométrico de las mismas fue llevado a cabo con un analizador de partículas Malvern Mastersizer 2000 (Laboratorio de Geología - IADO), previa eliminación de la materia orgánica con peróxido de hidrógeno. Además, se realizaron secciones delgadas y pulidas (Laboratorio de Petrografía - UNS) que fueron observadas con microscopio óptico petro-calcográfico Nikon Eclipse POL 50i y lupa este-

reoscópica Nikon SMZ 1500 (Laboratorio de Microscopía - IADO). Las fotos fueron tomadas con una cámara Nikon DXM1200F acoplada a los mismos. Se midió la orientación de los granos y sus ejes mayores (según Noffke *et al.* 1997) y los resultados se volcaron en diagramas de rosa utilizando el software PAST 2.0 (Hammer *et al.* 2010).

Por otro lado, para identificar los microorganismos y su relación con las partículas minerales y sustancias poliméricas extracelulares, se analizaron con mi-

croscopio electrónico de barrido (MEB - SEM JEOL35 CF 8 Tokio, Servicio de Microscopía Electrónica - UAT CCT Bahía Blanca) muestras obtenidas de los testigos, fijadas en solución de 2,5 % de glutaraldehído, deshidratadas con acetona y cubiertas con una pátina de oro.

RESULTADOS

Mata microbiana

El microfítobentos que compone las matas está constituido por microalgas eucariotas (ej. diatomeas, euglénidos, dinoflagelados, etc.) y procariotas (ej. cianobacterias y otras bacterias). Los análisis biológicos indicaron la dominancia de cianobacterias filamentosas como *Microcoleus chthonoplastes* (Figs. 2a, c), junto con *Oscillatoria* sp. y *Arthrospira* sp. Se observaron también diatomeas pennadas (Figs. 2a, b) dominadas por los géneros *Nitzschia* y *Navicula*, acompañadas de *Diploneis* y *Amphora*, que fueron las más abundantes en el rango de tamaño de 40-100 µm. Las diatomeas de mayor tamaño (> 100 µm) como *Pleurosigma*, *Gyrosigma*, y *Cylindrotheca*, son menos frecuentes. Entre las diatomeas centrales se identificaron *Thalassiosira* y *Coscinodiscus* como representantes mayoritarios, e individuos pertenecientes a las especies *Cyclotella meneghiniana* y *Paralia sulcata*.

Esta asociación de microorganismos forma sobre el sedimento una capa coherente de espesor variable (0,3-2 cm) (Fig. 3a), denominada mata microbiana epibentónica (Noffke *et al.* 2001a). Esa capa está compuesta por células embebidas en sustancias mucilaginosas (SPE) y filamentos que se entrelazan generando una red o malla fibrilar condensada (*condensed fibrillar meshwork*, Gerdes *et al.* 2000) que contiene algunos granos minerales (Fig. 3b).

Tamaño del sedimento

La granulometría de la capa orgánica (unidad superior) está representada por una distribución bimodal, compuesta por limo grueso (~30 µm), y en menor proporción, arena media (Fig. 4, capas A y B). Por debajo de la mata microbiana se encuentra generalmente arena fina a media, cuarzo-feldespática, y de fábrica gra-

no-soportada (unidad inferior), que en ocasiones puede contener una pequeña cantidad de sustancias poliméricas extracelulares aglutinando los granos (Fig. 4, capa C). En algunos sectores de la planicie, el tamaño de grano, tanto de la mata como del sedimento infrayacente, es unimodal conformado por limo grueso.

Características microscópicas

El análisis al microscopio óptico petrográfico de secciones delgadas de los primeros centímetros de la superficie de la planicie revela una textura típica de matas epibentónicas, constituida por el entramado de las cianobacterias, diatomeas, sustancias poliméricas extracelulares, minerales autigénicos y detritos (Fig. 5a). La matriz orgánica define una lineación horizontal ondulosa a lenticular, con granos de arena subangulares a redondeados de cuarzo, feldespato, alteritas y minerales pesados, generalmente flotando en ella (matriz-soportados) (Fig. 5a). El análisis de la disposición de estos granos flotantes demuestra la orientación preferencial de sus ejes mayores paralelos al plano de estratificación (Fig. 5a), textura denominada granos orientados (*oriented grains*, Noffke *et al.* 1997). Esto se observa claramente en los diagramas de rosa obtenidos para los granos de arena medidos en distintos sectores de la sección delgada, donde la unidad inferior tiene una mayor heterogeneidad de orientaciones en contraste con la superior (Fig. 5a). También se encuentran granos de tamaño menor, por lo general sin orientación preferencial (*mat layer-bound small grains*, Noffke *et al.* 1997).

Es común observar en las muestras, a partir de aproximadamente los 0,3 cm de profundidad, horizontes reducidos que evidencian el contraste biogeoquímico producto de actividad de los microorganismos (Fig. 3a). Entre los minerales autigénicos encontrados se ha identificado la presencia de pirita framboidal, observada tanto en microscopio calcográfico (Fig. 5b) como en el electrónico de barrido (MEB) (Fig. 5c). El tamaño de los framboides oscila entre 5-30 μm , siendo comúnmente de $\sim 10 \mu\text{m}$. La pirita se encuentra diseminada en la mata, a veces

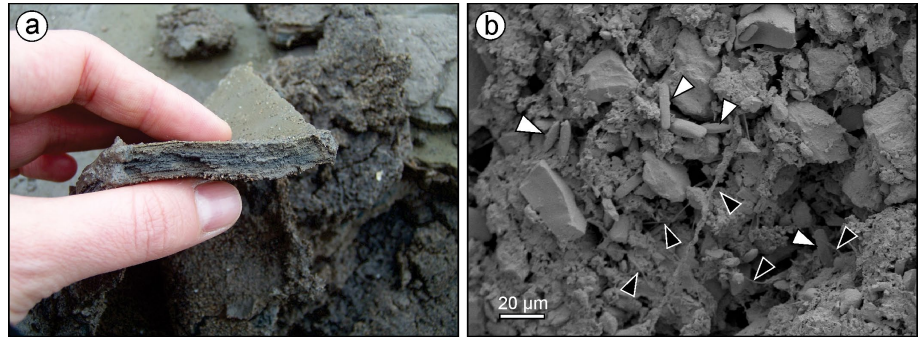


Figura 3: a) Mata microbiana epibentónica (1 cm de espesor); la superficie presenta una coloración verdosa y en la sección vertical se pueden ver zonas negras anóxicas. b) Microfábrica observada con MEB, compuesta por diatomeas (flechas blancas), cianobacterias (flechas negras), sedimentos y sustancias poliméricas extracelulares (SPE).

agrupada, e incluso a pocos μm de la superficie en la capa óxica. Por otro lado, la observación con MEB también permitió reconocer la presencia de otros minerales (Fig. 5d), que fueron determinados en trabajos previos por análisis de energía dispersiva de rayos X (EDAX) como analcima, clinoptilolita, mordenita, filipsita y chabacita (Bournod *et al.* 2012, Cuadrado *et al.* 2012).

Descripción de las estructuras inducidas por actividad microbiana

En la zona intermareal-supramareal del área de estudio se reconocieron diferentes ESIAM que se clasificaron de acuerdo a lo propuesto en la literatura (Noffke *et al.* 1997, Noffke 1998, 2010, Gerdes *et al.* 2000, Schieber *et al.* 2007, Bose y Chafetz 2009, entre otros). Las mismas se describen a continuación.

Domos de gas (gas domes): es la deformación de la superficie de la mata debido a la acumulación de gases por debajo de ella, que la despegan del sustrato. Los gases quedan atrapados debajo de la capa microbiana impermeable, se acumulan, aumentando la presión y levantando la mata, ocasionando una protuberancia en la superficie con una cavidad por debajo (Noffke 2010). Se ha observado que estas estructuras aparecen en zonas que son comúnmente cubiertas por las mareas, donde las condiciones de humedad persisten, por lo que la mata mantiene su continuidad, sellando la superficie e impidiendo el escape del gas. La producción de gases por debajo o dentro de la mata involucra la

degradación de materia orgánica en niveles inferiores (Noffke *et al.* 1997). Aunque los domos pueden tener diferentes diámetros, existe cierta relación entre el tamaño de los mismos y el espesor de la mata (Bose y Chafetz 2009), siendo más grandes en aquellos sectores donde las matas son más espesas. Asimismo, se ha observado que en las matas gruesas se forman pocos domos, con diámetros oscilando entre 15-25 cm, mientras que en las matas más delgadas éstos son más numerosos y tienen entre 3-20 cm de diámetro (Fig. 6a). Cada domo de gas puede durar varios días, y cuando finalmente el gas escapa, esta estructura colapsa. Como resultado del colapso queda una superficie arrugada comúnmente compuesta por 3 a 5 pliegues dispuestos en un arreglo radial o en forma de media luna (Fig. 6b), y de menores dimensiones que las formadas por el arrastre de las corrientes (Fig. 7h).

Fábrica porosa esponjosa (sponge pore fabric): consiste en poros regularmente dispuestos en las capas arenosas que alternan con niveles orgánicos delgados de matas anteriores sepultadas (Noffke *et al.* 1997, Gerdes 2007). Esta fábrica es el resultado del entrapamiento de los gases generados por la degradación de la materia orgánica enterrada, que se acumulan debajo de la mata microbiana produciendo un aumento de la porosidad intrasedimentaria (Noffke *et al.* 1997, Noffke 2010). El incremento de la presión del gas en las capas arenosas produce poros de mayor tamaño, los cuales oscilan entre 0,5-4 mm, incrementándose en número y diámetro

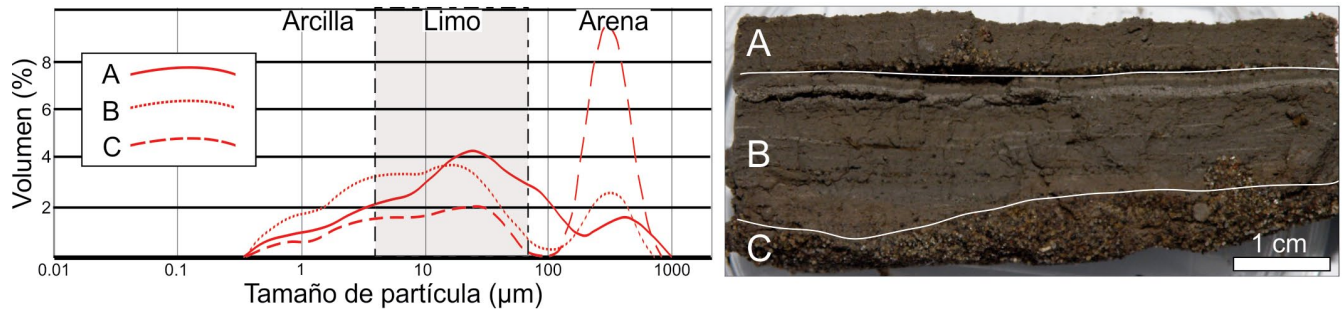


Figura 4: a) Distribución del tamaño de partículas en los 2 cm superficiales de la planicie: la capa A (0-0,5 cm) y B (0,5-1,5 cm) constituyen la mata microbiana, compuesta principalmente por tamaño limo, y la capa C corresponde a la arena infrayacente.

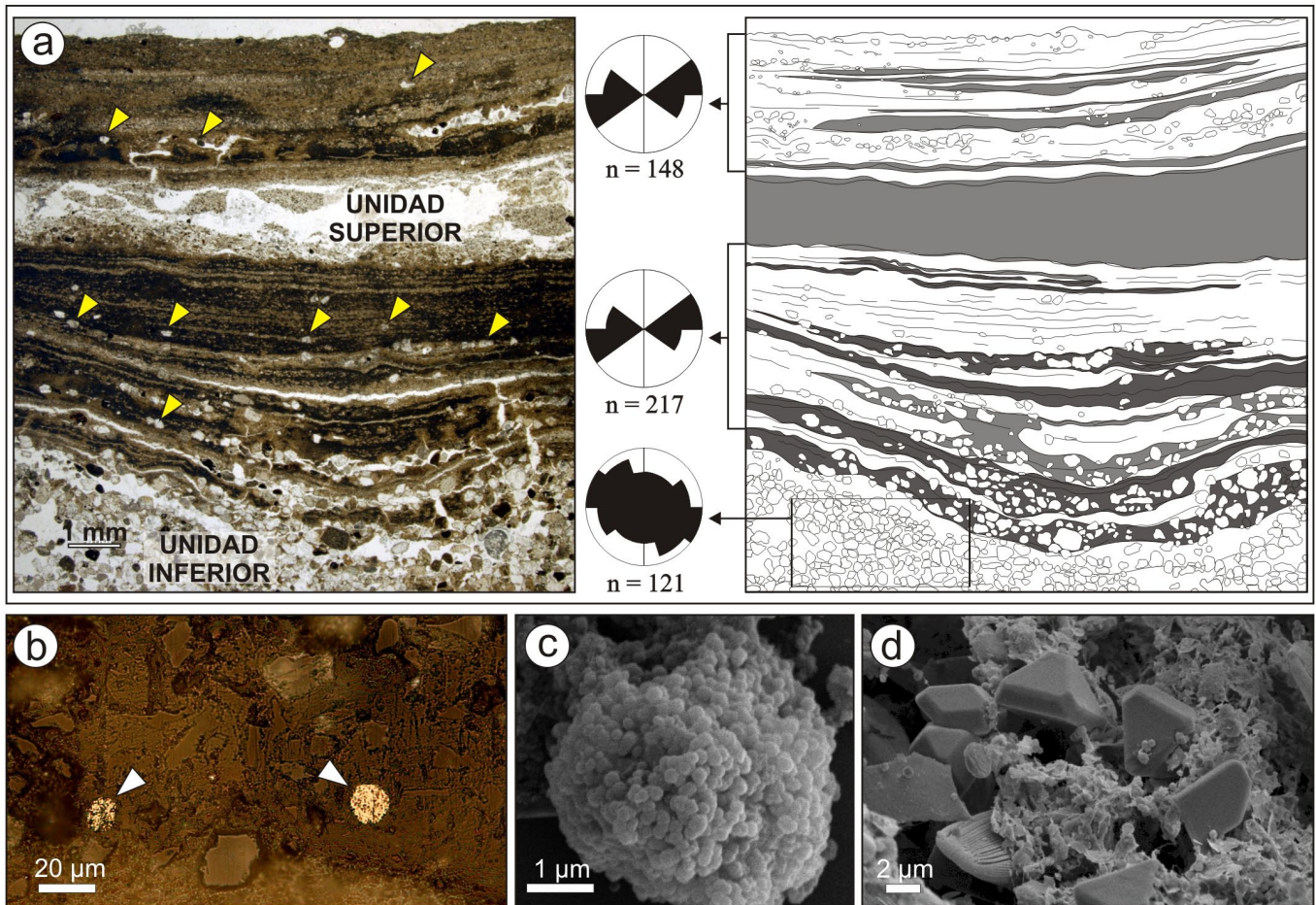


Figura 5: a) Sección delgada de la mata microbiana, donde se observa la textura de granos orientados en la matriz orgánica (algunos señalados con flechas). La presencia de grietas verticales y horizontales (líneas y zonas blancas en la foto) se debe a la contracción del material durante el secado para la preparación de la sección. Los diagramas de rosa indican la dirección de los ejes mayores medidos en la sección redibujada a la derecha. b) Pirita framboidal observada con microscopio calcográfico (flechas). c) Framboide de pirita (MEB). d) Cristales euhedrales de ceolitas autígenicas precipitadas en presencia de sustancias poliméricas extracelulares (SPE), diatomeas y bacterias.

hacia la superficie (Fig. 6c). Esto se puede observar tanto en sección vertical (en los ~20 cm superiores del sedimento) como horizontal dentro del sustrato.

Superficie tipo colador o tamiz (sieve-like surface o también lizard-skin texture): es originada por la impresión de burbujas pequeñas

en la superficie de la mata, producto del crecimiento y la actividad de los microorganismos (Bose y Chafetz 2009). Es muy común cuando la superficie permanece mojada e incluso con una fina lámina de agua, apareciendo diseminadas o en sectores afectados por recolonización, como

bordes de grietas y huellas. Las impresiones de las burbujas suelen quedar preservadas, al menos temporalmente, como pequeños cráteres circulares aislados o adyacentes, de 1-2 mm de profundidad y 5 mm de diámetro (Fig. 6d). Eriksson *et al.* (2007a) sugirieron que la estabilidad de

las burbujas es inducida por las sustancias poliméricas extracelulares, y el crecimiento de la mata y precipitación de minerales podría contribuir a su preservación (Bose y Chafetz 2009, Bosak *et al.* 2010).

Nivelación de la superficie (leveling): es un rasgo asociado al crecimiento de las matas que produce la nivelación de la superficie colonizada (Noffke 1998, Noffke *et al.* 2001a, Gerdes 2007). La morfología superficial de la planicie (e.j. ondulitas) es enrasada a partir de la acreción vertical (orgánica) incrementada en los sectores deprimidos involucrando una gran producción de biomasa (Fig. 6e). Internamente, vista en sección vertical, se caracteriza por presentar una estructura laminada o biolaminación (Fig. 6f).

Ondulitas multidireccionales (multidirected ripple marks): consisten en parches de ondulitas con diferente orientación que registran la recurrente alternancia entre crecimiento de la mata, bioestabilización y retrabajo por tormentas o mareas altas de sicigia (Noffke 1998) (Fig. 6g). Los microorganismos colonizan las ondulitas recientemente depositadas preservando estas estructuras sedimentarias. En el área de estudio, las ondulitas observadas provienen de la acción de corrientes y olas, con crestas rectas y sinuosas, que en algunos casos muestran crestas planas como consecuencia de la escasa columna de agua. Estas ondulitas tienen entre 2-5 cm de distancia entre cresta y cresta y hasta 3 cm de amplitud, y se encuentran entre la zona intermareal superior y supramareal. Cuando sobre una superficie con ondulitas bioestabilizadas se produce una nueva deposición de arena con un patrón de orientación diferente, se forma una estructura conocida como ondulitas palimpsésticas (Pfluger 1999, Schieber 2004, Eriksson *et al.* 2007b). Mientras que en las ondulitas multidireccionales se generan parches adyacentes de ondulitas con diferente patrón de orientación, las palimpsésticas comprenden diferentes trenes superpuestos (Fig. 6h).

Grietas de contracción (shrinkage cracks, mat cracks): constituyen estructuras formadas por la exposición subaérea y desecación de las matas que ocurre mayormente en

zonas supramareales (Noffke 2010) (Figs. 7a, b). Estas grietas se forman por contracción diferencial, donde la superficie de la mata sufre mayor contracción que las capas subyacentes, generando que los márgenes se curven hacia arriba (Noffke *et al.* 2001b, Bose y Chafetz 2009). Las grietas de contracción comienzan comúnmente como grietas ahusadas sigmoidales que no se conectan unas con otras, pero cuando lo hacen forman uniones triples, trirradiadas o subcirculares (Fig. 7c), evolucionando hacia una red con un diseño más complejo (Bouougri y Porada 2007, Eriksson *et al.* 2007b). El patrón irregular de las grietas define polígonos con una gran variedad de tamaños, oscilando entre 3-40 cm. Cuando la superficie se humedece nuevamente, los espacios abiertos de las grietas constituyen los sitios más favorables para el crecimiento de los microorganismos (Fig. 7b). Estos colonizan la grieta y la cubren a modo de tapiz (*crack-tapestry*, Gerdes *et al.* 2000), donde a veces pueden distinguirse los bordes. Cuando retornan las condiciones de sequedad, las grietas se abren nuevamente siguiendo la trayectoria previa (Figs. 7b, d). La repetición de este proceso de ruptura y recubrimiento (desecación y humedecimiento con nuevo crecimiento de la mata) genera grietas de oscilación (Noffke 2010).

Dobleces (flip-over mats): se generan en los bordes de la mata, quedando invertidos y apoyados sobre la superficie adyacente (Eriksson *et al.* 2007b). Estos dobleces pueden tener dimensiones muy variables y son particularmente encontrados tras eventos de tormentas (Fig. 7e). Su aparición es favorecida por la previa desecación y agrietamiento de las matas microbianas. Cuando prevalecen condiciones de calma, el doblez suele quedar pegado a la superficie de la mata, siendo recolonizado e incorporado nuevamente a la mata. Por el contrario, si las condiciones de alta energía se mantienen por un tiempo o son muy erosivas, pueden desprenderse completamente del borde, dando lugar a la formación de fragmentos sueltos (*mat chips*) y depresiones erosivas (*erosional pockets*).

Fragmentos de mata microbiana (mat chips):

son trozos erosionados producto de la destrucción física de las matas (Schieber 2004), que probablemente reflejan un retrabajo y transporte mayor que los dobleces (Eriksson *et al.* 2007b), relacionado con velocidades de flujo más elevadas (Hagadorn y McDowell 2012). Los fragmentos o chips son irregulares, aplanados, generalmente con los bordes redondeados, y con un comportamiento cohesivo y flexible (Fig. 7f). Tienen entre 1 y varios cm de longitud, y generalmente son más grandes cuando las matas son gruesas. Son muy numerosos tras eventos de alta energía, en especial cuando éstos suceden luego de días de prolongada exposición e intensa desecación, lo que favorece la fragmentación (agrietamiento) de la superficie. Muchos de ellos son transportados por las corrientes y completamente destruidos; otros quedan diseminados en la zona supramareal inferior pudiendo ser reincorporados a la matas por recolonización.

Depresiones y remanentes erosivos (erosional pockets and remnants): corresponden a una morfología de la superficie donde la erosión parcial de los sedimentos bioestabilizados da lugar a depresiones y a altos (sectores sin erosionar) (Noffke y Krumbein 1999). Las depresiones se caracterizan por ser de forma irregular con bordes bien definidos, en cuyo interior queda expuesto el sedimento suelto donde generalmente se forman ondulitas (Figs. 6g, 7g). Los altos son sectores donde la superficie está bioestabilizada y resistió la erosión conformando remanentes. En el área de estudio se ha observado que en los lugares donde la mata microbiana es gruesa, la presencia de grietas facilita la erosión y la formación de las depresiones. En sitios donde la mata es de menor espesor, las depresiones se forman debido a la menor resistencia de la mata, y por lo general, no sólo la frecuencia sino también la dimensión de las depresiones es mayor (5 a 7 m²) que en sectores con mata gruesa. Estos rasgos de la superficie aparecen comúnmente cuando se producen eventos de tormenta con influencia de vientos del sur.

Pliegues y arrugas (folds, wrinkle deformation): son estructuras que se generan bajo con-

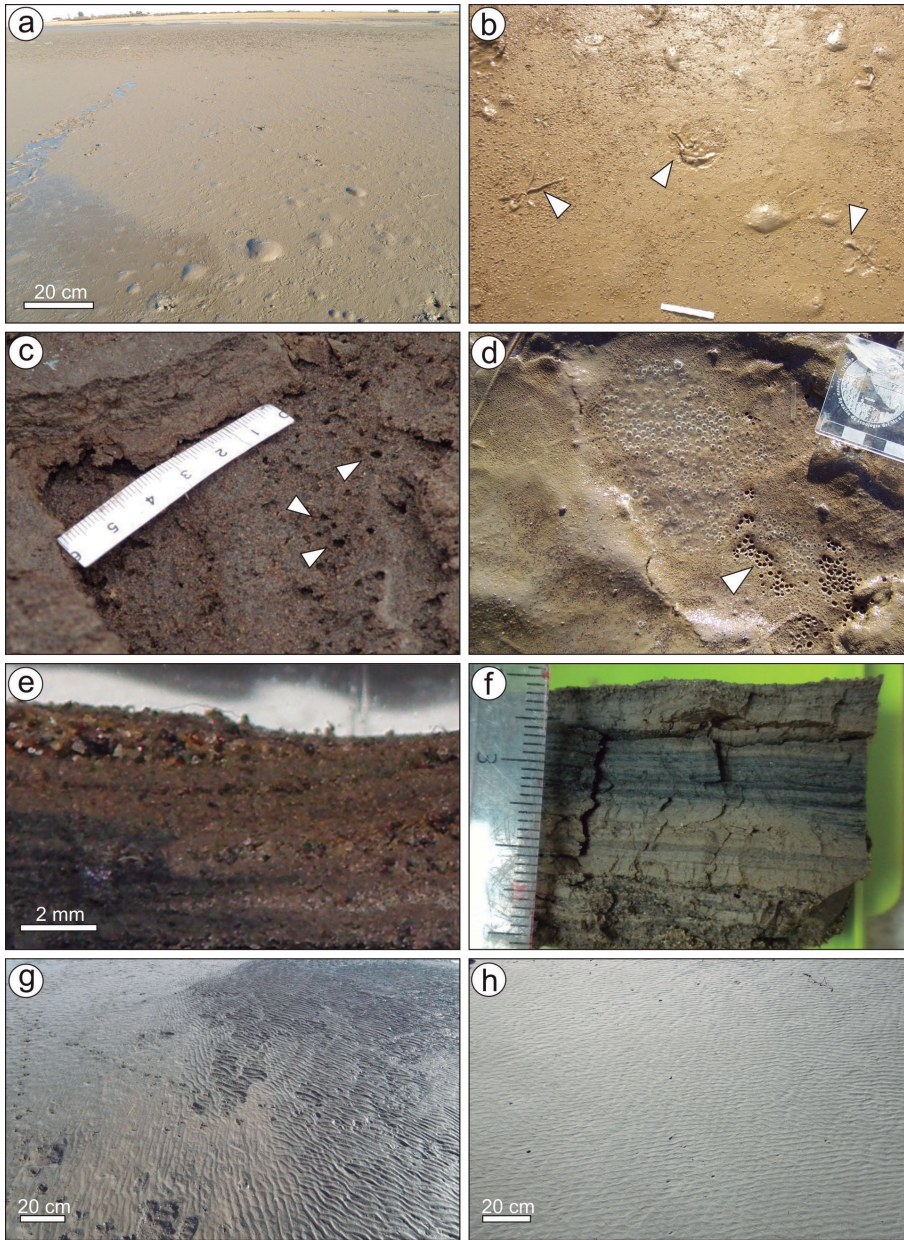


Figura 6: Estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM). a) Domos de gas. b) Arrugas formadas por el colapso de los domos de gas (flechas) (escala 10 cm). c) Fábrica porosa esponjosa en un corte vertical escalonado de la mata (flechas). d) Superficie tipo colador resultado de la impresión de las burbujas generadas por actividad microbiana (flecha). e) Nivelación de la superficie. f) Corte transversal de la planicie donde se observa la biolaminación. g) Depresión erosiva en forma de V y ondulitas multidireccionales. h) Ondulitas palimpsésticas.

diciones de alta energía y tormentas en matas epibentónicas muy coherentes. La superficie de la mata es deformada por efecto del arrastre de las corrientes. Generalmente se produce una ruptura o desgarro inicial (*tear*) a partir del cual se favorece el ingreso de la corriente que desprende la mata del sustrato (Bose y Chafetz 2009, Bouougri y Porada 2012). Los pliegues o arrugas de la superficie

poseen un hueco por debajo y demuestran el comportamiento altamente flexible de la mata (Fig. 7h).

DISCUSIÓN

Las cianobacterias y diatomeas son microorganismos que se adaptan particularmente bien a las condiciones extremas y altamente fluctuantes del sector inter

supramareal, como ser variaciones en la intensidad de radiación (incluyendo UV), temperatura, salinidad, y disponibilidad de agua (Stal 2010). *M. chthonoplastes* es la cianobacteria dominante en muchos otros lugares del mundo (Cameron *et al.* 1985, Stal *et al.* 1985, Gerdes *et al.* 1994, Noffke *et al.* 2003b), que forma matas coherentes generalmente asociada a etapas de mayor madurez (Noffke 2010). Tanto las cianobacterias como las diatomeas generan sustancias poliméricas extracelulares, de variada composición y propiedades físico-químicas, y de funciones no del todo conocidas (Decho 1990, de Winder *et al.* 1999, Decho 2000, de Brouwer *et al.* 2006, Stal 2010). Las sustancias poliméricas extracelulares secretadas por las cianobacterias son resistentes al ataque bacteriano (Gerdes *et al.* 1994) y actúan como protección ante la desecación y los cambios de presión osmótica producidos por las drásticas fluctuaciones de salinidad en la zona supramareal (Noffke 2010). Las diatomeas también producen sustancias poliméricas extracelulares y pigmentos fotoprotectores como mecanismo para resistir condiciones de alta insolación y evaporación (Gerdes *et al.* 2000), y bajo condiciones de crecimiento desbalanceado y limitación de nutrientes (Stal 2010), entre otros.

Además, las diatomeas también generan gran cantidad de sustancias poliméricas extracelulares durante su migración vertical diaria a través del sedimento, lo cual facilita su locomoción hacia la superficie durante la bajamar para realizar fotosíntesis (Hoagland *et al.* 1993, de Winder *et al.* 1999, Stal 2010). Por lo general, la movilidad de muchas diatomeas (ej. pennadas) y cianobacterias está dada por el deslizamiento (*gliding*) facilitado por las secreción de mucilago (SPE) lubricando su movimiento (Watermann *et al.* 1999, Hoizyck 2000, Apoya-Horton *et al.* 2006). Comparado con el tamaño de los granos de arena y de las cianobacterias, las diatomeas son relativamente pequeñas, por lo cual tienden a formar *biofilms* alrededor de los granos individuales (Watermann *et al.* 1999), de modo que las sustancias poliméricas extracelulares constituyen una especie de

matriz orgánica que adhiere los granos (Decho 2000). Esta migración les permite ubicarse en posiciones más óptimas dentro de los gradientes ambientales (van Gemerden 1993, Gerdes *et al.* 2000). En este sentido, *M. chthonoplastes* responde fototácticamente a los cambios de intensidad de la luz y cobertura sedimentaria (Bebout y García Pichel 1995, Gerdes *et al.* 2000). En algunos ambientes, *M. chthonoplastes* se beneficia de las menores intensidades lumínicas y el mayor contenido de humedad del sedimento en invierno y puede, por ejemplo, evitar la superficie en el verano (Gerdes *et al.* 2000). En el área de estudio, Pan *et al.* (2013a, b) encontraron variaciones a lo largo del año en la biomasa de cianobacterias y diatomeas (con máximos en meses de invierno y primavera y mínimos en verano), las cuales fueron atribuidas a factores ambientales (temperatura, radiación solar, inundación mareal) actuando como forzantes físicos de carácter estacional.

Asimismo, mediante la migración vertical el microfitobentos contrarresta la sedimentación, colonizando la superficie del reciente depósito y bioestabilizándola eficientemente debido a la exudación de sustancias poliméricas extracelulares y al entramado de los filamentos (Yallop *et al.* 1994, Noffke y Paterson 2008, Stal 2010). Sin embargo, si el depósito tiene demasiado espesor o material fino que bloquea la luz solar, las matas microbianas pueden no sobrevivir (Noffke 2010). Por tal motivo, se aduce que las matas proliferan bajo ciertas condiciones hidrodinámicas y, aunque soportan condiciones erosivas, no se pueden formar cuando el retrabajo es constante. Por ello, se desarrollan preferencialmente en lugares de circulación restringida, como estuarios y albuferas, en ambientes con tasa de sedimentación baja a nula, favorecida por un moderado accionar de olas y corrientes (Noffke *et al.* 2003b, Noffke 2010). Esta distribución en ambientes marinos someros también se ve reflejada en el registro geológico (Schieber 1998, Bouougri y Porada 2002, Noffke *et al.* 2003a y referencias allí citadas, Parizot *et al.* 2005, Sarkar *et al.* 2005, Noffke *et al.* 2006a, b, Sarkar *et al.* 2006,

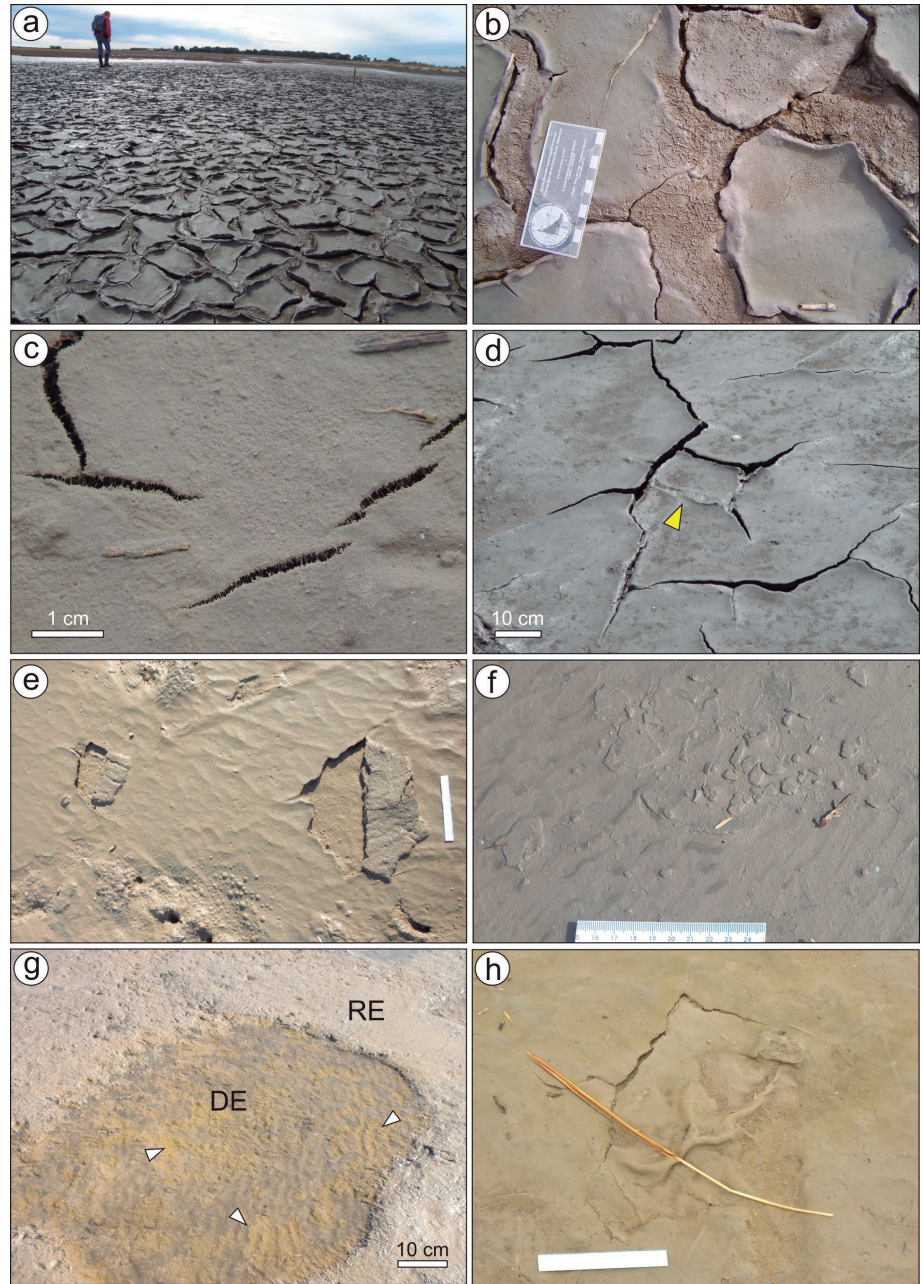


Figura 7: Estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) formadas por destrucción de la mata. a) Vista de un sector con grietas de contracción. b) Detalle de grietas con los bordes ligeramente curvados hacia arriba, en proceso de recolonización y reapertura de las grietas. c) Inicio de la formación de las grietas, con filamentos de cianobacterias y sustancias poliméricas extracelulares cruzando la grieta. d) Reapertura de grietas recolonizadas (flecha señalando una grieta aún cerrada). e) Dobleces (escala 10 cm). f) Fragmentos de mata (escala 10 cm). g) Remanentes (RE) y depresiones (DE) erosivas, en el interior de estas últimas se observan ondulitas y desarrollo de biofilms (sectores verde-amarillentos señalados por flechas). h) Desgarro de la mata y formación de pliegues y arrugas en la superficie por arrastre de las corrientes (escala 10 cm).

2008, Bouougri y Porada 2007). Las matas microbianas estudiadas en un corte vertical presentaron una disposición característica de láminas de biomasa intercaladas con capas de granos silicoclásticos, similar a lo descrito por

Gerdes *et al.* (1991, 2000), generando biolaminitas. Este arreglo en biolaminitas permite inferir la presencia de matas microbianas tanto en ambientes actuales como fósiles. Por su parte, el reconocimiento de la microfábrica constituye un

criterio fundamental para la determinación del origen biogénico de las estructuras encontradas (Noffke 2010). La presencia de granos orientados y de granos pequeños ligados por la mata es indicativa de matas epibentónicas maduras (Noffke 2010), y permite establecer vínculos entre ejemplares actuales y fósiles (Noffke *et al.* 1997, 2006b). Los granos de arena orientados son incorporados a la mata debido a procesos de adherencia (*trapping*, *sensu* Noffke *et al.* 1997) por sustancias poliméricas extracelulares en la superficie cohesiva de la misma, e incluidos gradualmente en la matriz por procesos de fijación (*binding*, *sensu* Noffke *et al.* 1997) debido al crecimiento de la biomasa de cianobacterias (Noffke *et al.* 1997, Gerdes *et al.* 2000, Noffke *et al.* 2001a). Los granos de tamaño limo son incorporados por procesos de depositación de sedimento fino producto del movimiento de los filamentos de las cianobacterias en el agua (*bafling*, *sensu* Noffke *et al.* 1997, 2001a), cuando se erigen fototácticamente en forma perpendicular a la superficie de la planicie en busca de luz solar, incrementando la viscosidad dinámica del agua.

Por otra parte, los minerales autigénicos constituyen un indicador de las condiciones geoquímicas en el sedimento, y en ocasiones pueden sugerir procesos de mineralización por degradación de matas (*mat-decay mineralization*, *sensu* Schieber 1999). La presencia de pirita framboidal evidencia el marcado contraste biogeoquímico resultado de la actividad metabólica de los diferentes grupos funcionales que componen la comunidad microbiana. Por lo general, las matas bien desarrolladas se pueden dividir en una unidad superior óxica, marrón-verdosa, donde dominan las diatomeas y cianobacterias, y una inferior anóxica, negra, donde se concentran las bacterias sulfato-reductoras (Stal *et al.* 1985, Paerl *et al.* 2000). Sin embargo, la distribución heterogénea de los framboides observada en las matas puede ser producto de su compleja fábrica interna (Gerdes 2010). Las bacterias sulfato-reductoras pueden ser abundantes y activas en la zona óxica, en íntima relación microespacial con las

cianobacterias (Baumgartner *et al.* 2006). Además, dentro de las matas se forman microzonas anóxicas debido a la reducción de la difusión del oxígeno por efecto de la laminación, el agua intersticial y las sustancias poliméricas extracelulares (Paerl *et al.* 2000), que favorecen la precipitación. La formación de minerales autigénicos constituye un proceso importante asociado a la diagénesis temprana que contribuye a la preservación de estas estructuras en el registro fósil (Noffke 2007).

Por otro lado, la preservación de la materia orgánica blanda suele ser pobre en ambientes silicoclásticos, por lo que las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana constituyen una de las pocas evidencias de la presencia de matas en dichos ambientes (Noffke *et al.* 1997). Estas estructuras aportan información relevante acerca de las condiciones paleoambientales, ya que son el producto de la respuesta ecológica de los microorganismos integrantes ante factores climatológicos, hidrológicos y sedimentológicos (Noffke *et al.* 2001b, 2003b). Las fluctuantes condiciones de humedad y energía en las planicies de marea dan lugar a la formación, destrucción, y regeneración de diversas estructuras a lo largo del año. Las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana reconocidas en este trabajo se corresponden con aquellas descritas por Noffke (2010) en zonas supramareales de ambientes silicoclásticos cubiertas por matas epibentónicas. En el área de estudio las grietas de contracción reflejan la fluctuación en el contenido de humedad debido a la inundación (saturación) y exposición (desección), tanto en invierno como en verano. Otras estructuras que surgen también de la destrucción física de las matas, como las depresiones erosivas, los fragmentos de mata, los dobleces, desgarros, pliegues y arrugas, están asociados a una alta energía hidrodinámica sobre la planicie, como la que se produce durante las tormentas, principalmente las relacionadas a vientos del cuadrante sur que generan la inundación de la planicie supramareal. Por otra parte, cuan-

do la superficie está húmeda, la actividad microbiana se hace más evidente, y los procesos metabólicos que tienen lugar producen domos de gas, fábrica porosa esponjosa y superficies tipo colador.

Diversos trabajos han evaluado el efecto de la presencia de cianobacterias, diatomeas y sustancias poliméricas extracelulares en la generación de estructuras sedimentarias, ya sea retardando o inhibiendo la formación de las formas de lecho clásicas o dando lugar a una secuencia con características particulares (Noffke *et al.* 1996, Noffke y Krumbein 1999, Noffke *et al.* 2003b, Hagadorn y McDowell 2012, entre otros). El entendimiento de los procesos involucrados en la formación de dichas estructuras permite mejorar la interpretación de la dinámica sedimentaria y la caracterización de ambientes fósiles (e.j. Noffke *et al.* 2002, 2003a, 2006a, b, Carmona *et al.* 2012). En este sentido, la identificación de rasgos indicadores de la presencia de matas microbianas (y aún mejor, la sumatoria de ellos) en el registro fósil invita a poner especial cuidado en la interpretación de estos depósitos, ya que existe la tendencia de subestimar las condiciones hidrodinámicas, permitiendo entonces ampliar y refinar las interpretaciones paleoambientales.

CONCLUSIONES

Las matas microbianas de Puerto Rosales están constituidas por una asociación de cianobacterias y diatomeas. Dentro del primer grupo, la especie dominante *M. chthonoplastes* es cosmopolita y típica de matas maduras, y las diatomeas más comunes son las pennadas, como *Nitzschia* y *Navicula*. Estos microorganismos conforman una capa orgánica, compuesta por una granulometría fina, generalmente limo grueso, con una pequeña cantidad de arena.

Estas matas se pueden reconocer en un corte vertical de la planicie con la identificación de biolaminitas, que a nivel microscópico muestran una microfábrica con granos orientados, granos pequeños ligados por la mata, y minerales autigénicos. Dichos rasgos presentes también en

el registro fósil, permiten determinar el origen biogénico de las estructuras.

Es importante remarcar que las matas microbianas proliferan en ambientes restringidos o protegidos (e.j. por vegetación) de relativamente baja energía, con una muy escasa o nula sedimentación. Sin embargo, dependiendo de su grado de madurez, las matas pueden soportar aumentos importantes de energía, como las tormentas caracterizadas por olas que alcanzan la zona supramareal. Estas diferencias en las condiciones hidrodinámicas se ven reflejadas en las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana generadas. Luego de eventos de tormenta con alta energía erosiva se registran estructuras asociadas a la destrucción física de las matas, como depresiones erosivas, fragmentos de mata, dobleces, desgarros, pliegues y arrugas. En condiciones de calma, la superficie humedecida de la planicie evidencia más la actividad biológica y los procesos metabólicos asociados (ej. fotosíntesis, fermentación, etc.) que dan lugar a domos de gas, fábrica porosa esponjosa y superficies tipo colador. La elevada producción de biomasa produce nivelación de la superficie, mientras que las fluctuaciones de humedad, tanto en invierno como en verano, generan grietas de contracción.

Por consiguiente, las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana resultan importantes indicadores de condiciones ambientales particulares, las cuales están en parte relacionadas con el clima y la hidrodinámica. De esta manera, las condiciones paleoambientales pueden inferirse a partir de las estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana fósiles identificadas en base a sus características macro y microscópicas, surgidas del conocimiento actual de los procesos involucrados en su formación.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 374-07, PICT 2011-1373 y PICTO - UNRN 2010-0199), la Secretaría General de Ciencia y Tecnología-

UNRS (PGI 24/ZH20) y por la Universidad Nacional de Río Negro (PI UNRN 2011, 40-A-158). Los autores desean agradecer al Dr. Andreas Wetzel y a Hugo Pellegrini por su apoyo en las tareas de campo, y al laboratorio de Petrotomía de la UNS (Heraclio Ortiz y Soledad Melatini) por la preparación de las secciones delgadas. Se agradecen asimismo las sugerencias realizadas por la Dra. Diana E. Fernández y un revisor anónimo que permitieron mejorar el manuscrito.

TRABAJOS CITADOS EN EL TEXTO

- Aceñolaza, G. y Aceñolaza F.G. 2001. Ichnofossils and microbial activity in the Precambrian/Cambrian transition of Northwestern Argentina. *Palaeoworld* 13: 241-244.
- Aceñolaza, F. y Aceñolaza, G. 2005. La Formación Puncoviscana y unidades estratigráficas vinculadas en el Neoproterozoico - Cámbrico temprano del noroeste argentino. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 12: 65-87.
- Apoya-Horton, M.D., Yin, L., Underwood, G.J.C. y Gretz, M.R. 2006. Movement modalities and responses to environmental changes of the mudflat diatom *Cylindrotheca closterium* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* 42: 379-390.
- Baumgartner, L.K., Reid, R.P., Dupraz, C., Decho, A.W., Buckley, D.H., Spear, J.R., Przekop, K.M. y Visscher, P.T. 2006. Sulfate reducing bacteria in microbial mats: Changing paradigms, new discoveries. *Sedimentary Geology* 185: 131-145.
- Bebout, B.M. y García Pichel, F. 1995. UV B-induced vertical migrations of cyanobacteria in a microbial mat. *Applied and Environmental Microbiology* 61: 4215-4222.
- Bosak, T., Bush, J.W.M., Flynn, M.R., Liang, B., Ono, S., Petroff, A.P. y Sim, M.S. 2010. Formation and stability of oxygen-rich bubbles that shape photosynthetic mats. *Geobiology* 8: 45-55.
- Bose, S. y Chafetz, H.S. 2009. Topographic control on distribution of modern microbially induced sedimentary structures (MISS): a case study from Texas coast. *Sedimentary Geology* 213: 136-149.
- Bouougri, E. y Porada, H. 2002. Mat-related sedimentary structures in Neoproterozoic pe-

ritidal passive margin deposits of the West African Craton (Anti-Atlas, Morocco). *Sedimentary Geology* 153: 85-106.

- Bouougri, E.H. y Porada, H. 2007. Complex structures associated with siliciclastic biolaminites. En Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. y Catuneau, O. (eds.) *Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record*, Elsevier: 111-115, Amsterdam.
- Bouougri, E.H. y Porada, H. 2012. Wind-induced mat deformation structures in recent tidal flats and sabkhas of SE-Tunisia and their significance for environmental interpretation of fossil structures. *Sedimentary Geology* 263/264: 56-66.
- Bournod, C.N., Cuadrado, D.G. y Carmona N.B. 2012. Precipitación mineral en presencia de matas microbianas. 2º Reunión Argentina de Geoquímica de la Superficie, Libro de Resúmenes: 152, Bahía Blanca.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2002. Ichnology of the Puncoviscana Formation in northwest Argentina: Anactinostrophic ecosystems and the Precambrian-Cambrian transition. *First International Palaeontological Congress, Abstracts*: 25-26, Sydney.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003a. La icnofauna de la Formación Puncoviscana en el noroeste argentino: Implicancias en la colonización de fondos oceánicos y reconstrucción de paleoambientes y paleoecosistemas de la transición precámbrica-cámbrica. *Ameghiniana* 40: 103-117.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2003b. Early colonization of the deep sea: Ichnologic evidence of deep-marine benthic ecology from the Early Cambrian of northwest Argentina. *Palaios* 18: 572-581.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2004. Terminal Proterozoic-Early Cambrian ecosystems: Ichnology of the Puncoviscana Formation, Northwest Argentina. En Webby, B.D., Mángano, M.G. y Buatois L.A. (eds.) *Trace Fossils in evolutionary palaeoecology*, *Fossils y Strata* 51: 1-16, Oxford.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2011. The Trace Fossil Record of Organism-Matground Interactions in Space and Time. En Noffke, N. y Chafetz, H. (eds.) *Microbial mats and the fossil record of siliciclastic environments*, *SEPM Special Publication* 101: 15-28, Tulsa.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 2012. An Early

- Cambrian shallow-marine ichnofauna from the Puncoviscana Formation of northwest Argentina: The interplay between sophisticated feeding behaviors, matgrounds and sea-level changes. *Journal of Paleontology* 86: 7-18.
- Buatois, L.A., Mángano, M.G., Aceñolaza, F.G. y Esteban, S.B. 2000. The Puncoviscana ichnofauna of northwest Argentina: A glimpse into the ecology of the Precambrian-Cambrian transition. En Aceñolaza, G. y Peralta, S. (eds.) *Cambrian from the southern edge*, Miscelánea 6, Instituto Superior de Correlación Geológica: 82-84, San Miguel de Tucumán.
- Buatois, L.A., Netto, R.G., Mángano, M.G. y Carmona, N.B. 2013. Global deglaciation and the re-appearance of microbial matground-dominated ecosystems in the late Paleozoic of Gondwana. *Geobiology* 11: 307-317.
- Cameron, B., Cameron, D. y Jones, J.R. 1985. Modern algal mats in intertidal and supratidal quartz sands, northeastern Massachusetts, U.S.A. En Curran, H.A. (ed.) *Biogenic Structures: their Use in Interpreting Depositional Environments*, SEPM Special Publication 35: 211-223, Tulsa.
- Capelli, A.M. y Campo, A.M. 2004. Climatología. En Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds.) *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*, Editorial de la Universidad Nacional del Sur: 79-86, Bahía Blanca.
- Carmona, N.B., Cuadrado, D.G., Ponce, J.J. y Bournod, C.N. 2010. Biostabilization vs. Bioturbation: the analysis of biogenic structures associated with modern microbial mats in the Bahía Blanca estuary. 18° International Sedimentological Congress, Abstracts: 221, Mendoza.
- Carmona, N.B., Bournod, C.N., Ponce, J.J. y Cuadrado, D.G. 2011. The role of microbial mats in the preservation of bird footprints: a case study from the mesotidal Bahía Blanca estuary (Argentina). En Noffke, N. y Chafetz, H. (eds.) *Microbial Mats in Siliciclastic Depositional Systems Through Time*, SEPM Special Publication 101: 37-45, Tulsa.
- Carmona, N.B., Ponce, J.J., Wetzel, A., Bournod, C.N. y Cuadrado, D.G. 2012. Microbially induced sedimentary structures in Neogene tidal flats from Argentina: paleoenvironmental, stratigraphic and taphonomic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 353/355: 1-9.
- Cuadrado, D.G. y Pizani, N.V. 2007. Identification of microbially induced sedimentary structures over a tidal flat. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 14: 105-116.
- Cuadrado, D.G., Carmona, N.B. y Bournod, C.N. 2011. Biostabilization of sediments by microbial mats in a temperate siliciclastic tidal flat, Bahía Blanca estuary (Argentina). *Sedimentary Geology* 237: 95-101.
- Cuadrado, D.G., Carmona, N.B. y Bournod, C.N. 2012. Mineral precipitation on modern siliciclastic tidal flats colonized by microbial mats. *Sedimentary Geology* 271/272: 58-66.
- Cuadrado, D.G., Bournod, C.N., Pan, J. y Carmona, N.B. 2013. Microbially-induced sedimentary structures (MISS) as record of storm action in supratidal modern estuarine setting. *Sedimentary Geology* 296: 1-8.
- de Brouwer, J.F.C., Neu, T.R. y Stal, L.J. 2006. On the function of secretion of extracellular polymeric substances by benthic diatoms and their role in intertidal mudflats: A review of recent insights and views. En Kromkamp, J.C., de Brouwer, J.F.C., Blanchard, G.F., Forster, R.M. y Créach, V. (eds.) *Functioning of microphytobenthos in estuaries*. Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences: 45-61, Amsterdam.
- de Winder, B., Staats, N., Stal, L.J. y Paterson, D.M. 1999. Carbohydrate secretion by phototrophic communities in tidal sediments. *Journal of Sea Research* 42: 131-146.
- Decho, A.W. 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 28: 73-153.
- Decho, A.W. 2000. Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Continental Shelf Research* 20: 1257-1273.
- Des Marais, D.J. 2003. Biogeochemistry of hypersaline microbial mats illustrates the dynamics of modern microbial ecosystems and the early evolution of the biosphere. *Biological Bulletin* 204: 160-167.
- Eriksson, P.G., Schieber, J., Bouougri, E., Gerdes, G., Porada, H., Banerjee, S., Bose, P.K., y Sarkar, S. 2007a. Classification of structures left by microbial mats in their host sediments. En Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. y Catuneanu, O. (eds.) *Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record*, Elsevier: 39-52, Amsterdam.
- Eriksson, P.G., Porada, H., Banerjee, S., Bouougri, E., Sarkar, S. y Bumby, A.J. 2007b. Mat destruction features. En Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. y Catuneanu, O. (eds.) *Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record*, Elsevier: 76-105, Amsterdam.
- Fernandez, D.E. y Pazos, P.J. 2013. Xiphosurid trackways in a Lower Cretaceous tidal flat in Patagonia: Palaeoecological implications and the involvement of microbial mats in trace-fossil preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 375: 16-29.
- Gehling, J.G. 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks. *Palaio* 14: 40-57.
- Gelós, E.M., Marcos, A.O., Spagnuolo, J.O. y Schillizzi, R.A. 2004. Textura y mineralogía de sedimentos. En Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds.) *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*, Editorial de la Universidad Nacional del Sur: 43-50, Bahía Blanca.
- Gerdes, G. 2007. Structures left by modern microbial mats in their host sediments. En Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. y Catuneanu, O. (eds.) *Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record*, Elsevier: 5-38, Amsterdam.
- Gerdes, G. 2010. What are microbial mats? En Seckbach, J. y Oren, A. (eds.) *Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems*. Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology 14, Springer: 3-25, Dordrecht.
- Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Reineck, H.E. 1991. Biolaminations - ecological versus depositional dynamics. En Einsele, G., Ricken, W. y Seilacher, A. (eds.) *Cycles and Events in Stratigraphy*, Springer: 592-607, Berlin.
- Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Reineck, H.E. 1994. Microbial mats as architects of sedimentary surface structures. En Krumbein, W.E., Paterson, D.M. y Stal, L.J. (eds.) *Biostabilization of Sediments*: 165-182, Oldenburg.
- Gerdes, G., Klenke, T. y Noffke, N. 2000. Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: a catalogue. *Sedimentology* 47: 279-308.
- Hagadorn, J.W. y McDowell, C. 2012. Microbial influence on erosion, grain transport and be-

- dform genesis in sandy substrates under unidirectional flow. *Sedimentology* 59: 795-808.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2010. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaentologia Electronica* 4: 1-9.
- Hoagland, K.D., Rosowski, J.R., Gretz, M.R. y Roemer, S.C. 1993. Diatom extracellular polymeric substances: function, fine structure, chemistry and physiology. *Journal of Phycology* 29: 537-566.
- Hoizyck, E. 2000. Gliding motility in cyanobacteria: observations and possible explanations. *Archives of Microbiology* 174: 11-17.
- Kremer, B., Kazmierczak, J. y Stal, L.J. 2008. Calcium carbonate precipitation in cyanobacterial mats from sandy tidal flats of the North Sea. *Geobiology* 6: 46-56.
- LeGresley, M. y McDermott, G. 2010. Counting chamber methods for quantitative phytoplankton analysis: haemocytometer, Palmer-Maloney cell and Sedgewick-Rafter cell. En Karlson, B., Cusack, C. y Bresnan, E. (eds.) *Microscopic and Molecular Methods for Quantitative Phytoplankton Analysis*, IOC Manuals and Guides 55: 25-30, Paris.
- Lopez de Azarevich, V.L., Aceñolaza, F.G., Azarevich M.B. y Omarini, R.H. 2010. Estructuras microbiales y algales de la zona fótica en la Formación Puncoviscana, provincia de Salta, Argentina. *Serie Correlación Geológica* 26: 75-84.
- Manassero, M., Zalba, P.E. y Morosi, M. 2012. Neoproterozoic peritidal facies of the Villa Mónica Formation, Sierra La Juanita, Tandilía. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 69: 28-42.
- Mángano, M.G., Buatois, L.A., Aceñolaza, F.G. y Esteban, S.B. 2000. La icnofauna de la Formación Puncoviscana (Proterozoico Tardío-Cámbrico Temprano): Implicancias en la colonización de los fondos oceánicos. 2º Congreso Latinoamericano de Sedimentología, Resúmenes: 107, Mar del Plata.
- Noffke, N. 1998. Multidirected ripple marks rising from biological and sedimentological processes in modern lower supratidal deposits (Mellum Island, southern North Sea). *Geology* 26: 879-882.
- Noffke, N. 2000. Extensive microbial mats and their influences on the erosional and depositional dynamics of a siliciclastic cold water environment (Lower Arenigian, Montagne Noire, France). *Sedimentary Geology* 136: 207-215.
- Noffke, N. 2007. Microbially induced sedimentary structures in Archean sandstones: a new window into early life. *Gondwana Research* 11: 336-342.
- Noffke, N. 2010. *Geobiology: Microbial mats in sandy deposits from the Archean Era to Today*. Springer, 194 p., Berlin.
- Noffke, N. y Krumbein, W.E. 1999. A quantitative approach to sedimentary surface structures countoured by the interplay of microbial colonization and physical dynamics. *Sedimentology* 46: 417-426.
- Noffke, N. y Paterson, D. 2008. Microbial interactions with physical sediment dynamics, and their significance for the interpretation of Earth's biological history. *Geobiology* 6: 1-4.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T.W. y Krumbein, W.E. 1996. Microbially induced sedimentary structures - examples from modern sediments of siliciclastic tidal flats. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie, Teil I*, 1995: 307-316.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. y Krumbein, W.E. 1997. A microscopic sedimentary succession of graded sand and microbial mats in modern siliciclastic tidal flats. *Sedimentary Geology* 110: 1-6.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. y Krumbein, W.E. 2001a. Microbially induced sedimentary structures - a new category within the classification of primary sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Research* 71: 649-656.
- Noffke, N., Gerdes, G., Klenke, T. y Krumbein, W.E. 2001b. Microbially induced sedimentary structures indicating climatological, hydrological and depositional conditions within Recent and Pleistocene coastal facies zones (southern Tunisia). *Facies* 44: 23-30.
- Noffke, N., Knoll, A.H. y Grotzinger, J.P. 2002. Sedimentary controls on the formation and preservation of microbial mats in siliciclastic deposits: a case study from the Upper Neoproterozoic Nama Group, Namibia. *Palaiois* 17: 533-544.
- Noffke, N., Hazen, R. y Nhleko, N. 2003a. Earth's earliest microbial mats in a siliciclastic marine environment (Mozaan Group, 2.9 Ga, South Africa). *Geology* 31: 673-676.
- Noffke, N., Gerdes, G. y Klenke, T. 2003b. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty and evaporitic carbonatic), *Earth-Science Reviews* 12: 1-14.
- Noffke, N., Beukes, N. y Hazen, R. 2006a. Spatial and temporal distribution of microbially induced sedimentary structures: a case study from siliciclastic storm deposits of the 2.9 Ga old Witwatersrand Supergroup, South Africa. *Precambrian Research* 146: 35-44.
- Noffke, N., Hazen, R., Eriksson, K. y Simpson, E. 2006b. A new window into early life: microbial mats in a siliciclastic early Archean tidal flat (3.2 Ga Moodies Group, South Africa). *Geology* 34: 253-256.
- Paerl, H.W., Pinckney, J.L. y Steppe, T.F. 2000. Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environments. *Environmental Microbiology* 2: 11-26.
- Pan, J., Bournod, C.N., Cuadrado, D.G., Vitale, A. y Piccolo, M.C. 2013a. Interaction between estuarine microphytobenthos and physical forcings: the role of atmospheric and sedimentary factors. *International Journal of Geosciences* 4: 352-361.
- Pan, J., Bournod, C.N., Pizani, N.V., Cuadrado, D.G. y Carmona, N.B. 2013b. Seasonal characterization of microbial mats from a siliciclastic tidal flat (Bahía Blanca estuary, Argentina). *Geomicrobiology Journal* 30: 665-674.
- Parizot, M., Eriksson, P.G., Aifa, T., Sarkar, S., Banerjee, S., Catuneanu, O., Altermann, W., Bumby, A.J., Bordy, E.M., van Rooy, J.L. y Boshoff, A.J. 2005. Suspected microbial mat-related crack-like sedimentary structures in the Palaeoproterozoic Magaliesberg Formation sandstones, South Africa. *Precambrian Research* 138: 274-296.
- Paterson, D.M. 1994. Microbiological mediation of sediment structure and behaviour. En Stal, L.J. y Caumette, P. (eds.) *Microbial Mats*, Springer: 97-109, Berlin.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Parodi, E. y Freije, R.H. 2001. The Bahía Blanca Estuary, Argentina. En Seeliger, U. y Kjerfve, B. (eds.) *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*, Ecological Studies 144, Springer: 205-217, Berlin.
- Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Palma, E., Perez, D.E. y Pierini, J. 2004. *Oceanografía física*. En Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds.) *Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca*, Editorial de la Universidad Nacional del Sur: 61-68,

- Bahía Blanca.
- Pettijohn, F.J. y Potter, P.E. 1964. Atlas and Glossary of Primary Sedimentary Structures, Springer, 370 p, Berlin.
- Pflugger, F. 1999. Matground structures and redox facies. *Palaos* 14: 25-39.
- Piccolo, M.C. y Diez, P.G. 2004. Meteorología de Puerto Coronel Rosales. En Piccolo, M.C. y Hoffmeyer, M. (eds.) Ecosistema del Estuario de Bahía Blanca, Editorial de la Universidad Nacional del Sur: 87-90, Bahía Blanca.
- Porada, H. y Bouougri, E. 2008. Neoproterozoic trace fossils vs. microbial mat structures: Examples from the Tandilia Belt of Argentina. *Gondwana Research* 13: 480-487.
- Reid, R.P., Visscher, P.T., Decho, A.W., Stolz, J.F., Beboutk, B.M., Dupraz, C., Macintyre, I.G., Paerl, H.W., Pinckney, J.L., Prufert-Beboutk, L., Stepe, T.F. y Des Marais, D.J. 2000. The role of microbes in accretion, lamination and early lithification of modern marine stromatolites. *Nature* 406: 989-992.
- Riding, R. 2000. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology* 47: 179-214.
- Sarkar, S., Banerjee, S., Eriksson, P.G. y Catuneanu, O. 2005. Microbial mat control on siliciclastic Precambrian sequence stratigraphic architecture. Examples from India. *Sedimentary Geology* 176: 195-209.
- Sarkar, S., Banerjee, S., Samanta, P. y Jeevankumar, S. 2006. Microbial mat-induced sedimentary structures in siliciclastic sediments: Examples from the 1.6 Ga. Chorhat Sandstone, Vindhyan Supergroup, M.P., India. *Journal of Earth System Science* 115: 49-60.
- Sarkar, S., Bose, P.K., Samanta, P., Sengupta, P. y Eriksson, P.G. 2008. Microbial mat mediated structures in the Ediacaran Sonia Sandstone, Rajasthan, India, and their implications for proterozoic sedimentation. *Precambrian Research* 162: 248-263.
- Schieber, J. 1998. Possible indicators of microbial mats deposits in shales and sandstones: examples from the Mid-Proterozoic Belt Supergroup, Montana, U.S.A. *Sedimentary Geology* 120: 105-124.
- Schieber, J. 1999. Microbial mats in terrigenous clastics: the challenge of identification in the rock record. *Palaos* 14: 3-12.
- Schieber, J. 2004. Microbial mats in the siliciclastic rock record: a summary of diagnostic features. En Eriksson, P.G., Altermann, W., Nelson, D., Mueller, W.U., Catuneanu, O. y Strand, K. (eds) *The Precambrian Earth: Tempos and Events, Developments in Precambrian Geology*, Elsevier: 663-672, St. Louis.
- Schieber, J., Bose, P.K., Eriksson, P.G., Banerjee, S., Sarkar, S., Altermann, W. y Catuneanu, O. 2007. Atlas of microbial mat features preserved within the clastic rock record, Elsevier, 307 p, Amsterdam.
- Seckbach, J. y Oren, A. 2010. Microbial mats: modern and ancient microorganisms in stratified systems. *Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology* 14, Springer, 606 p, Dordrecht.
- Stal, L.J. 2001. Coastal microbial mats: the physiology of a small-scale ecosystem. *South African Journal of Botany* 67: 399-410.
- Stal, L.J. 2010. Microphytobenthos as a geomorphological force in intertidal sediment stabilization. *Ecological Engineering* 36: 236-245.
- Stal, L.J. y Noffke, N. 2011. Microbial mats. En Gargaud, M. (ed.), *Encyclopedia of Astrobiology*, Springer: 1042-1045, Berlin Heidelberg.
- Stal, L.J., van Gemerden, H. y Krumbein, W.E. 1985. Structure and development of a benthic marine microbial mat. *FEMS Microbiology Ecology* 31: 111-125.
- Stolz, J.F., Botkin, D.B. y Dastoor, M.N. 1989. The integral biosphere. En Rambler, M.B., Margulis, L. y Fester, R. (eds.) *Global Ecology: towards a science of the biosphere*, Academic press: 31-50, San Diego.
- Van Gemerden, H. 1993. Microbial mats: a joint venture. En Parkes, R.J., Westbroek, P. y de Leeuw, J.W. (eds.) *Marine sediments, burial, pore water chemistry, microbiology and diagenesis*. *Marine Geology* 113: 3-25.
- Watermann, F., Hillebrand, H., Gerdes, G., Krumbein, W.E. y Sommer, U. 1999. Competition between benthic cyanobacteria and diatoms as influenced by different grain sizes and temperatures. *Marine Ecology Progress Series* 187: 77-87.
- Yallop, M.L., de Winder, B., Paterson, D.M. y Stal, L.J. 1994. Comparative structure, primary production and biogenic stabilization of cohesive and non-cohesive marine sediments inhabited by microphytobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 39: 565-582.
- Zalba, P.E., Manassero, M., Morosi, M.E. y Conconi, M.S. 2010a. Preservation of biogenerated mixed facies: a case study from the neoproterozoic Villa Mónica Formation, Sierra La Juanita, Tandilia, Argentina. *Journal of Applied Sciences* 10: 363-379.
- Zalba, P.E., Morosi, M., Manassero, M. y Conconi, M.S. 2010b. Microscale diagnostic diagenetic features in Neoproterozoic and Ordovician units, Tandilia basin, Argentina: a review. *Journal of Applied Sciences* 10: 2754-2772.
- Zhong-Wu, L. y Zhong-Qiang, C. 2013. Proliferation of MISS-forming microbial mats after the late Neoproterozoic glaciations: evidence from the Kimberley region, NW Australia. *Precambrian Research* 224: 529-550.

Recibido: 25 de marzo, 2013

Aceptado: 6 de noviembre, 2013