

RECONOCIMIENTO DE ACTIVIDAD MICROBIANA EN AMBIENTES SILICOCLÁSTICOS ACTUALES Y EN PALEOAMBIENTES. ESTUDIO COMPARATIVO PARA EL ESTABLECIMIENTO DE ANÁLOGOS

Diana G. Cuadrado ^{1,2}, Adriana M. Blasi ³

¹ Instituto Argentino de Oceanografía-CONICET- Florida 7000 - 8000, Bahía Blanca.

² Universidad Nacional del Sur. Dto Geología. San Juan 670 - 8000, Bahía Blanca. cuadrado@criba.edu.ar

³ CIC-Div. Miner. Petrol y Sedim. Museo de La Plata FCNYM-UNLP. Paseo del Bosque S/N -1900, La Plata. ablas@fcnym.unlp.edu.ar

ARTICLE INFO

Article history

Received February 22, 2018

Accepted August 28, 2018

Available online September 4, 2018

Handling Editor

Sebastian Richiano

Keywords

Laminación

Bioestabilización

Preservación de icnitas

Paleoambientes y ambientes actuales

Costa atlántica bonaerense

Argentina

RESUMEN

En este estudio se presenta la comparación de depósitos de ambientes silicoclásticos actuales con los correspondientes al Pleistoceno-Holoceno del SE de la costa bonaerense donde se ha reconocido actividad microbiana en los sedimentos. Se comparan las diversas características sedimentológicas de las acumulaciones, entre ellas la fábrica, granulometría, composición mineralógica, presencia de microorganismos o rasgos derivados y estructuras sedimentarias. El objetivo del trabajo es comprender el paleoambiente, la ocurrencia de los mecanismos de formación que actuaron en el pasado y su relación con el marco ambiental donde se han producido mediante evidencias biosedimentarias en comparación con análogos actuales.

En el ambiente actual del estuario de Bahía Blanca y el costero marginal de Paso Seco se han identificado diversas estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana, generadas por los procesos hidrodinámicos propios de la planicie supramareal donde se encuentran. También se han estudiado depósitos asociados a la presencia de actividad microbiana del Pleistoceno tardío en el sector costero de la Reserva Paleocnológica de Pehuen C6, y del Holoceno temprano-medio en los sitios arqueológicos La Olla 3 y 4 y Monte Hermoso 1. En los primeros se ha verificado la preservación de huellas de mega-mamíferos extintos y aves con notable calidad y en los segundos se ha comprobado una excelente conservación de restos óseos, vegetales y de pisadas humanas.

Además de la observación directa de estructuras sedimentarias, fábrica sedimentaria y otros rasgos texturales se han llevado a cabo diferentes análisis que permitieron corroborar la existencia de actividad microbiana en los sedimentos. Entre ellos se han realizado análisis microscópicos, petrográficos y de rayos X. Las observaciones y micrografías realizadas en microscopio electrónico de barrido (MEB) han permitido la identificación de la relación de los sedimentos con microorganismos, reconociendo la presencia de SEP (sustancias poliméricas extracelulares) y de minerales autigénicos como la pirita. Los análisis de secciones delgadas bajo microscopio petrográfico, han permitido la comparación de la fábrica entre depósitos actuales y de los paleoambientes asociado a la presencia de cianobacterias. Los análisis de rayos X permitieron determinar minerales autigénicos como calcita, calcita magnesiana y dolomita.

Los resultados del trabajo permiten reconocer las características distintivas de los

depósitos asociados a la presencia de actividad microbiana. Entre ellas se destaca la identificación de laminación de espesor milimétrico a centimétrico, que es la característica más sobresaliente de la presencia de microorganismos, reconocida como biolaminación, tanto en visión macroscópica como en secciones delgadas. Se reconocieron estructuras sedimentarias relacionadas con el metabolismo bacteriano (que involucran procesos de crecimiento, de decaimiento, etc.), el efecto impermeabilizante del *biofilm*, de plasticidad y cohesividad. Se documentaron estructuras microbianas como respuesta a los procesos físicos reinantes y se reconoció la importancia de las matas microbianas en la preservación de icnitas por medio de la litificación temprana.

EXTENDED ABSTRACT

Modern and fossil siliciclastic sediments colonized by microbial mats. A comparative study for analog determination.

The present study is based on the comparison between siliciclastic sedimentary deposits of both, paleo- and modern environments in which microbial activity has been recognized in sediments, leading to the establishment of analogues. This fact leads up to the characterization of microbial sedimentary structures and the comprehension of the physical-chemical and biological processes of their formation and modification. Different characteristics are compared in both environments: sedimentary fabrics, grain size, mineralogical composition presence of microorganisms or microbial activity remnants, and sedimentary structures. The objective is to understand the occurrence of such characteristics, the mechanisms of formation that acted in the past and their relationship with the environmental conditions. In addition, the presence of microbial mats in the fossil environment is discussed as an agent for the preservation of the ichnites and archaeological remains after an early lithification.

The archaeological localities of “La Olla” and “Monte Hermoso I” are studied (Fig. 1). They are characterized by an excellent conservation of organic remains associated with human activity, and the preservation of human footprints, respectively. Both deposits are Holocene sediments, currently located in the lower- and middle- intertidal area of a modern beach. The remarkable preservation of traces of extinct mammals (the most remarkable is the huge ground sloth *Megatherium*), birds, and vertebrates at

the Pehuen C6 paleoichnological site, has also been documented. These sediments correspond to late Pleistocene, and are currently located in the upper-intertidal zone where is sometimes covered by sand after storm events. All these fossil sedimentary deposits are located on the coast of SE Buenos Aires. Modern environments, Bahía Blanca Estuary and the paleo-channel of Paso Seco, were studied (Fig. 1). Several microbial induced sedimentary structures have been found and were related to the hydrodynamic processes.

Direct observation of microbial sedimentary structures present in the supra-tidal zone of Bahía Blanca Estuary and coastal area in Paso Seco were compared with sedimentary structures exposed in the fossil deposits. Also, various analyses to determine the sedimentary arrangement and textural features have been applied. Micrographs obtained from the scanning electron microscope (SEM) have allowed the identification of the interaction of the sediments with microorganisms, recognizing the substances generated by them (EPS, extracellular polymeric substances) and the presence of authigenic minerals, such as pyrite as geochemical product of the bacterial metabolism. Analysis of thin sections show the sedimentary fabric associated with the presence of cyanobacteria. X-ray analysis allowed determining authigenic minerals such as biogenic calcite, magnesian calcite, and dolomite.

The relevant characteristics of the deposits associated with the presence of microbial activity are documented in detail. The identification of millimeter to centimeter thickness lamination, fine and coarse sedimentation stands out (Fig. 2) which is the most remarkable characteristic of the presence of microbial activity recognized as biolamination (Fig. 4). This

alternation can be clearly documented in modern environment with specific details as light crinkled lamination and the presence of EPS that amalgamate the siliciclastic grains. Thin and coarse alternation contributes to another common characteristic that is the bimodal distribution in granulometric sediment analyses (Fig. 4). Petrographic thin sections were observed under a petrographic microscope (Fig. 5). Both environments, ancient and modern sediments, present similar characteristics. The biolamination with diffuse border in the fossil sample, sometimes waving, in light and dark brown laminae can be appreciated. The biolaminites can be discriminated in modern samples. The alternation with coarse sediment (sands) reflects the hydrodynamic conditions of the area, a change towards a greater energy level. Micrographs obtained from SEM under fossil samples reveal the presence of bacteria, EPS, diatoms, and authigenic minerals as pyrite (Figs. 6, 7). The micrographs from the modern environment show the sedimentological-biological relationship in the microbial mat and authigenic precipitates.

Several microbial sedimentary structures were recognized in La Olla site (Fig. 8). They are: a) biolamination; b) presence of bubbles generated by microorganism metabolisms and entrapped by biofilm; c) elephant skin texture; d) plant and archeological rests entrapped by the microbial mat colonization; e) microbial folds; f) mat deformation. Also, in El Pisadero site in the archaeological locality Monte Hermoso I, an special configuration were observed that was defined as deformed structure by load pressure and injection of underlying mat, related to the weight of individuals that had walked on the microbial mat surface (Fig. 8h, i). In the Pehuen C6 paleo-ichnological site, the most conspicuous structures are the huge ground sloths footprints with a marginal eroded rim exposing the lamination (Fig. 9). There is also a high ichnodiversity preservation of mammal and bird tracks showing the high vertebrate biodiversity during the late Pleistocene in southern South America. To confirm the presence of microbial mats, several others microbial sedimentary structures and textures were recognized, biolaminites, wrinkle marks, bubbles, colonized plant rests, mat chips, desiccation cracks, and preserved ripples. The laminated siltstone erosion is common. In the colonized modern supra-tidal plain in Bahía Blanca Estuary, several microbial sedimentary structures

related to physical processes as storm events were documented: flipped-over mats, erosional pockets, microbial mat chips, and desiccation cracks with recolonization due to successive inundation. In Paso Seco, the characteristic cohesive and flexible behavior of mats was recognized by the presence of microbial domes with diameter > 12 cm (Fig. 10), and deformed microbial structures as folds, and roll-ups. These structures are formed as a consequence of water friction associated to high tide-related currents flooding in an ancient channel. The mat growing in the supratidal area during calm conditions may involve several days or months when the tide reaches the zone during spring-tides. It can also grow over shells or plants in the modern or fossil sites (Figs. 8c, 11).

The mat activity can be inferred by the formation of bubbles or domes with different sizes depending on the microbial thickness and different stages of evolution (Fig. 12). Similar bubbles were found in the fossil environment and analogous process can be suggested to their formation (Fig. 13). Also, the ancient or modern desiccation cracks represent constant periods of exposition in a supratidal zone. Conversely, other sedimentary structures are formed as a response to physical process as water currents or waves acting on microbial mats (Fig. 14). In that case, erosional pockets and remnants, microbial chips, and folds were compared in the fossil and modern environments. The characteristic plasticity and cohesiveness of the microbial mat under wet conditions favors mat deformation.

Finally, the relevance of microbial mats in modifying the erosional threshold, and the conditions needed for the formation of footprints over a microbial mat are discussed. Also, the role of microbial mats in the preservation of ichnites by means of stability and early lithification is recognized.

Keywords: Lamination, Bioestabilization, Ichnites preservation, Fossil and modern records, Atlantic coast, Argentina.

INTRODUCCIÓN

La importancia de la vida microbiana en múltiples procesos de la Tierra es indiscutible y los registros fósiles de millones de años atrás demuestran que los ecosistemas formados por microbios son cruciales para entender la historia primitiva de la Tierra

(Krumbein, 1994; Margulis y Dolan, 2002; Schieber, 2004). Desde hace varias décadas se ha acentuado el estudio sobre los sedimentos silicoclásticos colonizados por microorganismos ya que se ha reconocido que los microbios juegan un rol importante en los procesos de acreción y diagénesis en este tipo de sedimentos (Davis, 1968; Schieber, 1986). Sin embargo, en muchas ocasiones dicha actividad microbiana es difícil de ser advertida, sumado a que algunas estructuras sedimentarias generadas con la participación de microbios son similares a las producidas por procesos exclusivamente físicos. Es el caso de i) laminación, laminación heterolítica ondulosa o pausas de fango generados por procesos físicos depositacionales de baja energía; ii) laminación convoluta, diques y filones capa clásticos o estructuras de escape de fluidos formados por procesos físicos deformacionales; iii) grietas de desecación, marcas de gotas de lluvia y lineación parting generados por procesos físicos post-depositacionales.

Paralelamente, se debe tener en cuenta que la actividad microbiana no sólo genera procesos biogeoquímicos en los sedimentos, sino también afecta a las propiedades físicas como su estabilidad. La bioestabilización modifica el umbral de erosión, lo que influye directamente en la respuesta de los sedimentos frente a los esfuerzos (Paterson, 1994). Es necesario diferenciar los procesos fisicoquímicos y biológicos que contribuyen a la formación de estructuras sedimentarias, ya que no considerar la influencia microbiana podría llevar a una incorrecta interpretación del paleoambiente. Por consiguiente, es importante determinar la presencia de indicadores biológicos, o biogénesis de los sedimentos (Noffke, 2010).

Mientras la identificación de microbios y su influencia son fácilmente reconocidos en el ambiente actual, su comprobación en las rocas sedimentarias es un gran desafío ya que determinar la biogénesis en algunas estructuras es muy complejo (Schieber, 1999). Por consiguiente, se propone un estudio comparativo entre depósitos silicoclásticos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano-medio y depósitos análogos actuales. Ello permite, el reconocimiento de estructuras generadas por la interacción de los sedimentos con los microbios y la comprensión de los procesos físico-químicos y biológicos que actuaron en su formación.

En estudios recientes en la localidad arqueológica

La Olla (en dos sitios de estudio, LO3 y LO4; Fig. 1), en una sucesión sedimentaria de una planicie de marea del Holoceno (Blasi *et al.*, 2013), se determinó la presencia de actividad microbiana. Llama la atención el buen grado de conservación de los restos orgánicos recuperados, tales como restos vegetales (madera y semillas) asociadas a actividad humana, los cuales son elementos que suelen tener el menor grado de preservación dentro del registro arqueológico, por lo que hallazgos tan bien conservados resultaron excepcionales. Por su parte, el sitio arqueológico Monte Hermoso I y el sitio paleoicnológico de Pehuen C6 (Fig. 1) están caracterizados por la excepcional preservación de pisadas humanas holocenas en el primero (Zavala, 1992; Bayon y Politis, 1996; Aramayo y de Bianco, 2009) y de mega-mamíferos y aves del Pleistoceno tardío en el segundo (Aramayo y Manera de Bianco, 1989; Manera de Bianco y Aramayo, 2003). Los depósitos de estos dos sitios no han sido hasta el momento definidos como ambientes con presencia de actividad microbiana.

Por su parte, las investigaciones realizadas en ambientes silicoclásticos costeros actuales del SE de la provincia de Buenos Aires han permitido el reconocimiento de la formación de diversos rasgos y estructuras sedimentarias inducidas por la actividad microbiana (ESIAM, *sensu* Bournod *et al.*, 2014), conocidas mundialmente como MISS (*Microbially Induced Sedimentary Structures, sensu* Noffke *et al.*, 2001). Los ambientes actuales corresponden a planicies de marea del estuario de Bahía Blanca y al sector costero restringido de Paso Seco (en cercanías de Bahía San Blas; Fig. 1), donde la observación y medición de los procesos físicos permitió no sólo la clasificación de las ESIAM sino su vinculación con los procesos biológicos y sedimentológicos que indujeron a su generación (Cuadrado *et al.*, 2011; 2015).

Por lo expuesto, el presente trabajo compara y relaciona diversas características observadas en paleoambientes con las documentadas en el ambiente costero actual. Entre ellas se reconocen estructuras sedimentarias primarias, presencia de microorganismos o rasgos derivados, y se determina la granulometría y composición mineralógica en los paleodepósitos de La Olla, Monte Hermoso I y el yacimiento de Pehuen C6. Tareas equivalentes se realizaron en sedimentos del ambiente actual del estuario de Bahía Blanca y el sector costero de Paso Seco. El objetivo es comprender la ocurrencia de

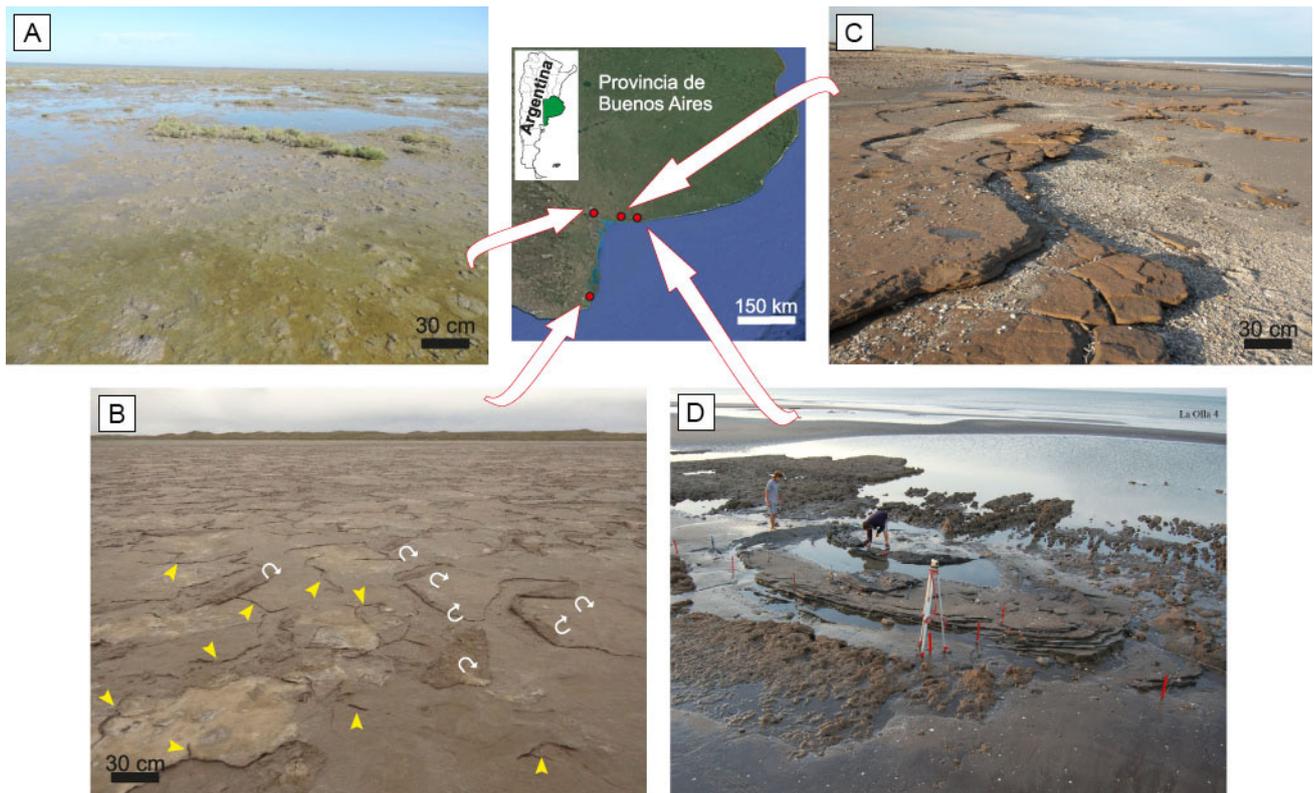


Figura 1. Ubicación de las áreas de estudio. a) Ambiente actual: planicie supramareal del estuario de Bahía Blanca. b) Ambiente actual: costero de Paso Seco. Se observan numerosos dobleces de mata microbiana (flechas blancas) y grietas de desecación (flechas amarillas) (ver detalles en Cuadrado *et al.*, 2015). c) Paleoambiente: sitio icnológico de Pehuen C6. d) Paleoambiente: sitio arqueológico La Olla-Monte Hermoso I (modificado de Blasi *et al.*, 2013).

Figure 1. Location of the study area. a) Modern environment: supratidal plain in Bahía Blanca Estuary. b) Paso Seco coastal plain. Several folded over mats (white arrows) and desiccation cracks (yellow arrows) are observed (see details in Cuadrado *et al.*, 2015). c) Fossil environment: paleoichnological site Pehuen C6. d) Fossil environment: archaeological localities La Olla and Monte Hermoso I.

tales características, los mecanismos de formación que actuaron en el pasado y su relación con el marco ambiental donde se han producido, de tal manera de realizar una ajustada reconstrucción paleoambiental. Además se discute la presencia de actividad microbiana en los paleo-depósitos como agente de preservación de las icnitas y restos arqueológicos.

CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DE LA ACTIVIDAD MICROBIANA EN PLANICIES DE MAREAS

Estudios sobre la biota que colonizan los sedimentos indican que las comunidades microbianas bentónicas están dominadas por cianobacterias, y microalgas como las diatomeas (Noffke *et al.*, 2003; Gerdes *et al.*, 2000). En condiciones propicias de luz, temperatura y humedad se pueden formar *biofilms*

(o biopelículas) sobre la superficie sedimentaria (Stolz, 2000). Luego, estos microorganismos junto con hongos y otras bacterias pueden desarrollarse estableciendo matas microbianas (llamados tapetes microbianos en estricto español en España y algunos países de Latinoamérica como México y Chile), las cuales están caracterizadas por un fuerte gradiente químico presentando capas de poblaciones microbianas diferentes en forma estratificada (Stolz, 2000). Las cianobacterias filamentosas se entrelazan entre los granos de sedimentos formando un tejido, y simultáneamente se produce la aglutinación de granos y partículas de sedimento por la producción de sustancias poliméricas extracelulares (SPE conocido en inglés por las siglas EPS, *Extracellular Polymeric Substances*) segregadas por cianobacterias y diatomeas. La interacción entre el crecimiento

microbiano y la dinámica sedimentaria genera la formación de biolaminitas (Gerdes, 2000), que es una sucesión de matas microbianas con intercalaciones de sedimentos clásticos.

Una consecuencia importante de la formación de una mata microbiana es la generación de una capa cohesiva sobre la superficie sedimentaria generando bioestabilización con una consecuente mayor resistencia a la acción erosiva (Paterson, 1994). Los sedimentos silicoclásticos colonizados por microbios responden a la acción de olas y corrientes de modo diferente a los sedimentos sin colonizar. Como resultado de la interrelación entre los procesos físicos (olas y corrientes) y los sedimentos colonizados por microorganismos se forman determinadas estructuras ESIAM (depresiones erosivas, remanentes de mata, fragmentos de mata, dobleces, pliegues, arrugas, entre otras). Ello significa que estas estructuras sólo se pueden generar si los sedimentos están colonizados por microorganismos. Otras ESIAM están relacionadas directamente con el ciclo de vida de los microorganismos (desde las etapas iniciales de crecimiento hasta los estadios finales de destrucción por diagénesis temprana e intemperismo), entre las que se encuentran la biolaminación, textura piel de elefante, domos de gas, burbujas, entre otras (Schieber, 2004). Por otra parte, la actividad microbiana crea condiciones geoquímicas específicas que promueven la precipitación de minerales carbonáticos como calcita, calcita magnesiana y dolomita, entre otros, que ayuda a la preservación de estructuras debido a una rápida litificación (Van Lith *et al.*, 2003).

ÁREAS DE ESTUDIO

Paleoambientes

Localidad Arqueológica La Olla (LO3: 38°59'22,5"S; 61°21'3,3"O y LO4: 38°59'22,44"S; 61°21'8,16"O, Fig. 1). Está ubicada en el tramo sur de la costa actual de la región pampeana a 110 km hacia el E de Bahía Blanca y a 6 km al O de la ciudad de Monte Hermoso. Los sitios La Olla 3 y La Olla 4, se encuentran en la zona de playa, específicamente en la zona intermareal baja y permanecen casi constantemente sumergidos y cubiertos por arenas saturadas en agua, excepto en condiciones excepcionales de bajamar en sicigia en simultáneo con vientos del norte. En este ámbito se identifica una playa arenosa afectada

por un régimen mesomareal semidiurno flanqueada por un sistema de dunas activas e inactivas que la separa de la zona continental. Durante la bajamar se exhibe una plataforma de erosión (restinga) parcialmente descubierta, elaborada sobre sedimentitas pleistocenas donde se identificaron microcubetas de forma circular a oval rellenas de material sedimentario (ver detalles en Blasi *et al.*, 2013), el cual está conformado por arenas limosas y limos arenosos.

La sucesión sedimentaria está integrada por cuatro facies, de base a techo: D, C, B y A (Blasi *et al.*, 2013), donde las facies B y C presentan biolaminitas y son las que se utilizaron en la comparación del presente estudio. Esta asociación de facies se interpretó como planicie de marea del Holoceno temprano-medio, que evolucionó de áreas supramareales a intermareales como consecuencia del ascenso del nivel del mar del último hemicycle de glacial (transgresión Holocena) cuyo máximo se estableció en diferentes regiones de la costa atlántica argentina entre 6.500 y 6.000 años A.P. (Schnack *et al.*, 2005).

Localidad Arqueológica Monte Hermoso I (38°59'16" S; 61°21'1"O). Se localiza al oeste de los sitios La Olla 3 y 4 antes mencionados (Fig. 1). Su extensión es de aproximadamente 1.200 m a lo largo de la playa y tiene la misma dinámica de mareas que el sitio La Olla. A diferencia del anterior, Monte Hermoso I se encuentra en el sector intermareal medio y por lo tanto esta zona es afectada por la erosión fuerte de olas de tormenta. Zavala *et al.* (1992) reconocieron dos unidades estratigráficas informales, la unidad de vaques inferiores de edad Pleistocena que está cubierta por la unidad de pelitas grises del Holoceno temprano. En la unidad de pelitas grises, Zavala *et al.* (1992) describieron cuatro facies: 1) pelitas discontinuas, 2) vaques bioturbados, 3) pelitas deformadas y 4) areniscas fétidas. Para este sitio de edad holocena los autores sugirieron la existencia de una laguna de interduna polimesohalobia poco profunda.

En el sector oriental del sitio Monte Hermoso I, Bayón y Politis (1996) mapearon un área de 438 m² donde se registraron un total de 472 huellas humanas. También se hallaron icnitas de aves y artiodáctilos aunque se han encontrado muy pocos registros culturales (artefactos) en este sector.

Yacimiento Paleocnológico de Pehuen Có (entre

39°00'13" S; 61°32'30" O y 38°59'23" S; 61°27'30" O; Fig. 1). Este sitio actualmente se encuentra en la zona supra e intermareal donde depósitos del Pleistoceno tardío son mayormente cubiertos por arena y expuestos luego de tormentas costeras. La icnofauna de este yacimiento muestra más de 100 trayectos de locomoción y cientos de huellas aisladas de diferentes especies (Bayón *et al.*, 2011). Hay icnofósiles de animales grandes, la mayoría de ellos extintos, donde la fauna representada incluye los mamíferos más llamativos de la fauna del Pleistoceno de Sudamérica, los enormes perezosos terrestres (*Neomegatherichnum pehuencoensis*). Se han realizado numerosos estudios icnotaxonómicos (Aramayo y Manera de Bianco, 1987; 2009) y aún se siguen describiendo nuevos especímenes y arribando a nuevas conclusiones a partir de los detalles expuestos por la excelente preservación (Aramayo *et al.*, 2015). Sin embargo, no se han efectuado hasta el momento estudios sobre el mecanismo que favoreció la alta conservación de las huellas. Los estratos que contienen estas huellas están formados por capas de arenisca de grano fino y arcilla, los cuales se superponen a una sucesión de areniscas, areniscas limosas y diamictitas (Aramayo *et al.*, 2015).

Ambientes actuales

Puerto Rosales (38°55,5' S; 62°03' O; Fig. 1). Se encuentra en la zona intermedia del estuario Bahía Blanca donde la amplitud media de la marea oscila entre 2,5 y 3,4 m durante la marea de cuadratura y sicigia respectivamente, con predominio de mareas semi-diurnas. Esta zona del estuario se caracteriza por grandes superficies de planicies intermareales de 1000 m de ancho con una pendiente muy suave. El sector supramareal queda expuesto durante varios días y sólo es cubierto por el mar en sicigia o en eventos de tormentas. Está compuesto por sedimentos silicoclásticos, predominantemente clastos de cuarzo (subangulares a redondeados), asociados con mica, feldespatos, minerales pesados, partículas de arcilla y materia orgánica (Cuadrado y Pizani, 2007). Los microorganismos que colonizan los sedimentos formando *biofilm* y finas matas microbianas consisten principalmente en diatomeas pennadas (*Diploneis*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Gyrosigma*, *Cylindrotheca* y *Pleurosigma*) y céntricas (*Thalassiosira*, *Coscinodiscus*, *Cyclotella-meneghiniana* y *Paraliasulcata*); y cianobacterias

como *Microcoleus chthonoplastes*, *Oscillatoria sp.* y *Arthrospira sp.* (Pan *et al.*, 2013a; b).

Paso Seco (40°33'S; 62°14'O; Fig. 1). Se encuentra ubicado al sur de la Provincia de Buenos Aires y geomorfológicamente comprende un antiguo canal de marea con una extensión de 2,5 × 0,3 km, cuya superficie sedimentaria actualmente está expuesta y colonizada por espesas matas microbianas. El canal de marea quedó disfuncional desde que se formó una espiga de arena en su desembocadura y el sector es inundado por el mar de manera intermitente, sólo cuando olas de tormenta durante pleamar superan la espiga costera. Es un ambiente marino marginal, restringido y evaporítico como lo demuestran los minerales precipitados a partir de agua de mar: halita, yeso, carbonatos y óxidos de Fe (Quijada *et al.*, 2017). Los sedimentos silicoclásticos característicos son de tamaño arena fina y limos. Los microorganismos presentes en los sedimentos y que forman las matas microbianas son similares a los presentes en el estuario de Bahía Blanca (Cuadrado y Pan, 2018).

METODOLOGÍA

Para los depósitos del Pleistoceno-Holoceno se realizó el muestreo sedimentológico. El mismo consistió, dependiendo de las características del sitio, en la extracción de bloques de sedimentos orientados (base y techo) y de testigos de sedimento en tubos de PVC de 8 cm de diámetro y de longitud variable que dependió de la profundidad del contacto con el sustrato consolidado (restinga). En los testigos obtenidos se determinó la presencia de estructuras sedimentarias, color, contenido de materia orgánica, granulometría, composición mineralógica y contenido biológico. El análisis granulométrico y contenido de materia orgánica de las muestras fue realizado por el Instituto de Ciencias de la Tierra y Ambientales de La Pampa (INCITAP) de la Universidad Nacional de La Pampa. Las mismas fueron sometidas a pre-tratamiento para eliminación de cementos y materia orgánica con ácido acético al 5%, agua oxigenada al 30%, utilizando hexametáfosfato de sodio al 1% como defloculante, y se procedió a la dispersión con ultrasonido. El análisis se realizó con un contador de partículas marca Malvern, modelo Mastersizer 2000, que mide tamaños inferiores a 2 mm por medio de difracción laser. Los valores obtenidos fueron procesados

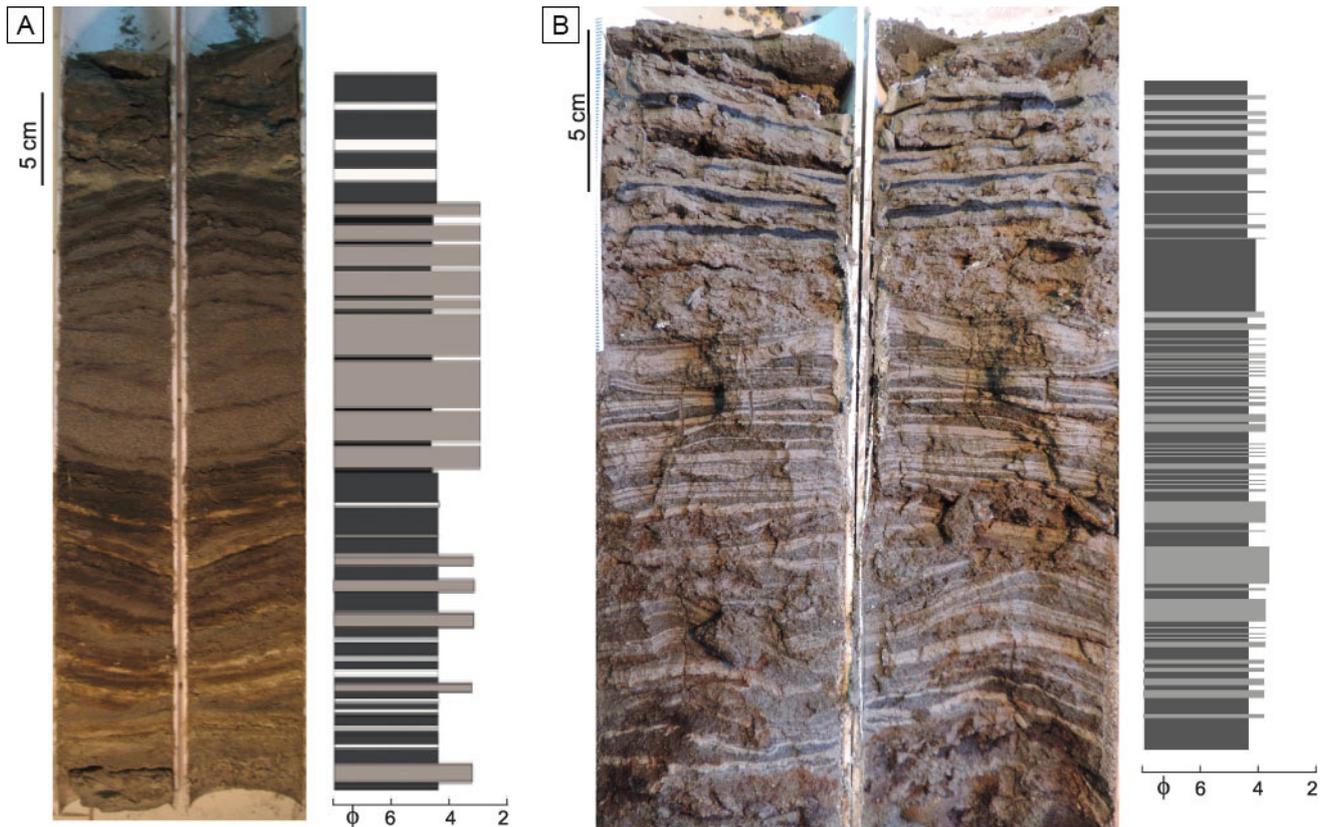


Figura 2. Sucesión sedimentaria en testigos donde se observan biolaminitas como alternancia de láminas de arena y limos. a) Sitio arqueológico La Olla. b) Ambiente costero de Paso Seco.

Figure 2. Sedimentary core. Biolaminites can be seen as sand and silt lamination. a) La Olla archaeological site. b) Paso Seco coastal plain.

estadísticamente y diagramados mediante histogramas. Los sedimentos fueron clasificados según Folk (1954). Para determinar el contenido de materia orgánica se utilizó el método de Walkley y Black (1934). La composición mineralógica de arenas se realizó por microscopía de polarización de muestras preparadas a grano suelto con líquido de inmersión y las de material pelítico por difracción de rayos X (DRX) de muestras orientadas. También se realizó DRX para muestra total en polvo. Se utilizó microscopio electrónico de barrido (MEB) para el estudio de recubrimiento de granos por minerales autígenicos y de material microbiológico.

En el ambiente actual se extrajeron testigos de sedimentos por duplicado mediante tubos de PVC de 2,5 cm de diámetro de las planicies de marea para determinar por un lado la granulometría en perfil, desde la superficie hasta 4-5 cm de profundidad; y por el otro para determinar el porcentaje de materia

orgánica. El análisis de tamaño de partículas se determinó con el equipo Mastersizer 2000 perteneciente al Instituto Argentino de Oceanografía, previa eliminación de materia orgánica con agua oxigenada al 30%. La determinación del contenido de materia orgánica se realizó por diferencia, luego de su eliminación por calcinación de la muestra en mufla a 500°C. La determinación de los minerales presentes en las muestras de sedimentos se realizó por medio de un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 1500. Las secciones delgadas se realizaron en el Laboratorio de Petronomía de la Universidad Nacional del Sur y se analizaron con un microscopio petrográfico Nikon YS2-T perteneciente al Instituto Argentino de Oceanografía. Se prepararon muestras (secadas y recubiertas de oro) para su análisis con un MEB (SEM, JEOL35 CF 8 Tokio, Japón) para estudiar la relación entre los sedimentos, los microorganismos y los productos de su actividad.

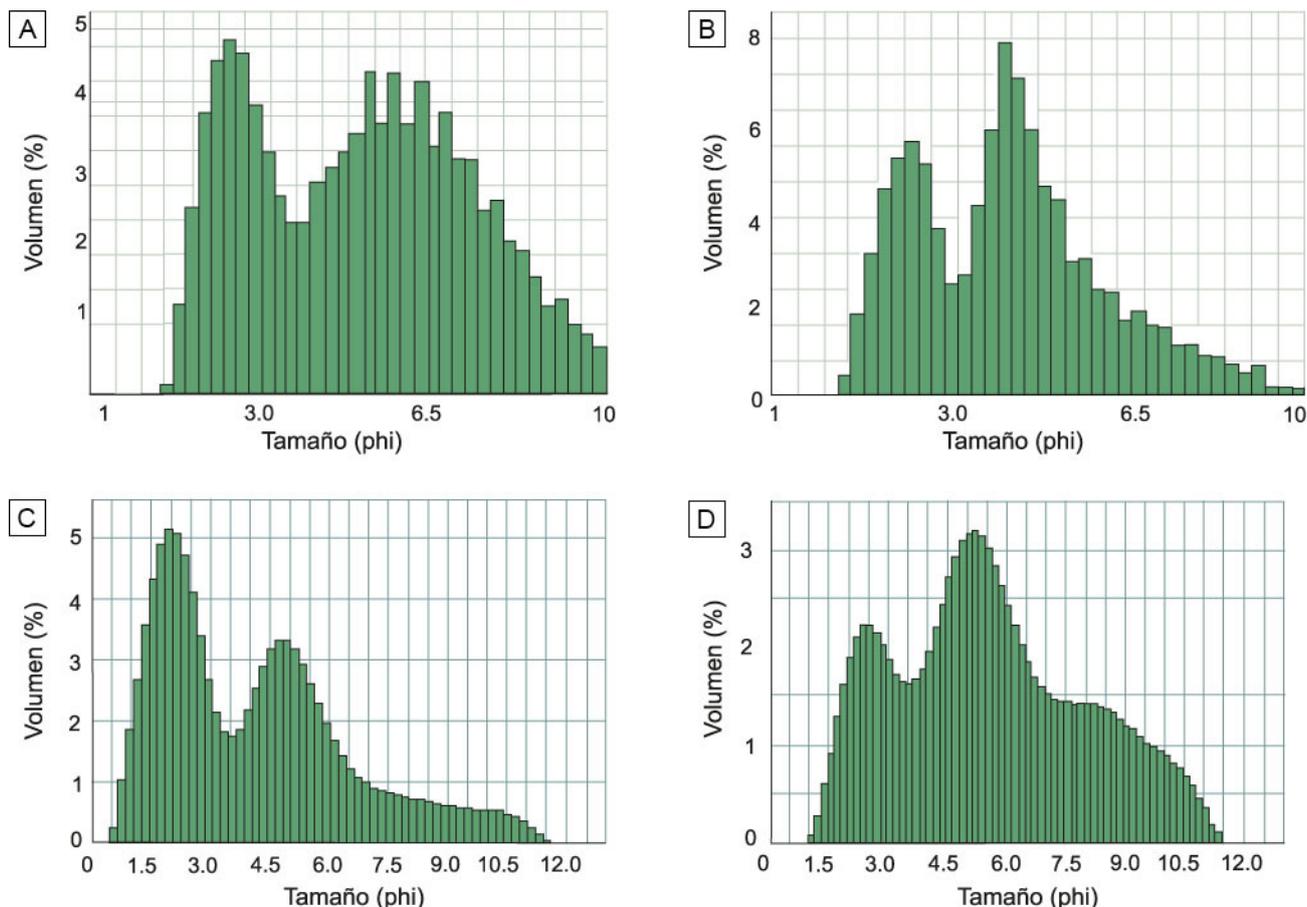


Figura 3. Distribución granulométrica de los sedimentos silicoclásticos de las matas microbianas. a) Sitio arqueológico La Olla 4. b) Sitio arqueológico Monte Hermoso I. c) Planicie supramareal del estuario de Bahía Blanca. d) Ambiente costero de Paso Seco.
Figure 3. Granulometric distribution of silicoclastic sediments of microbial mats. a) La Olla archaeological site. b) Monte Hermoso I archaeological site. c) Supratidal plain of the Bahía Blanca Estuary. d) Coastal site of Paso Seco.

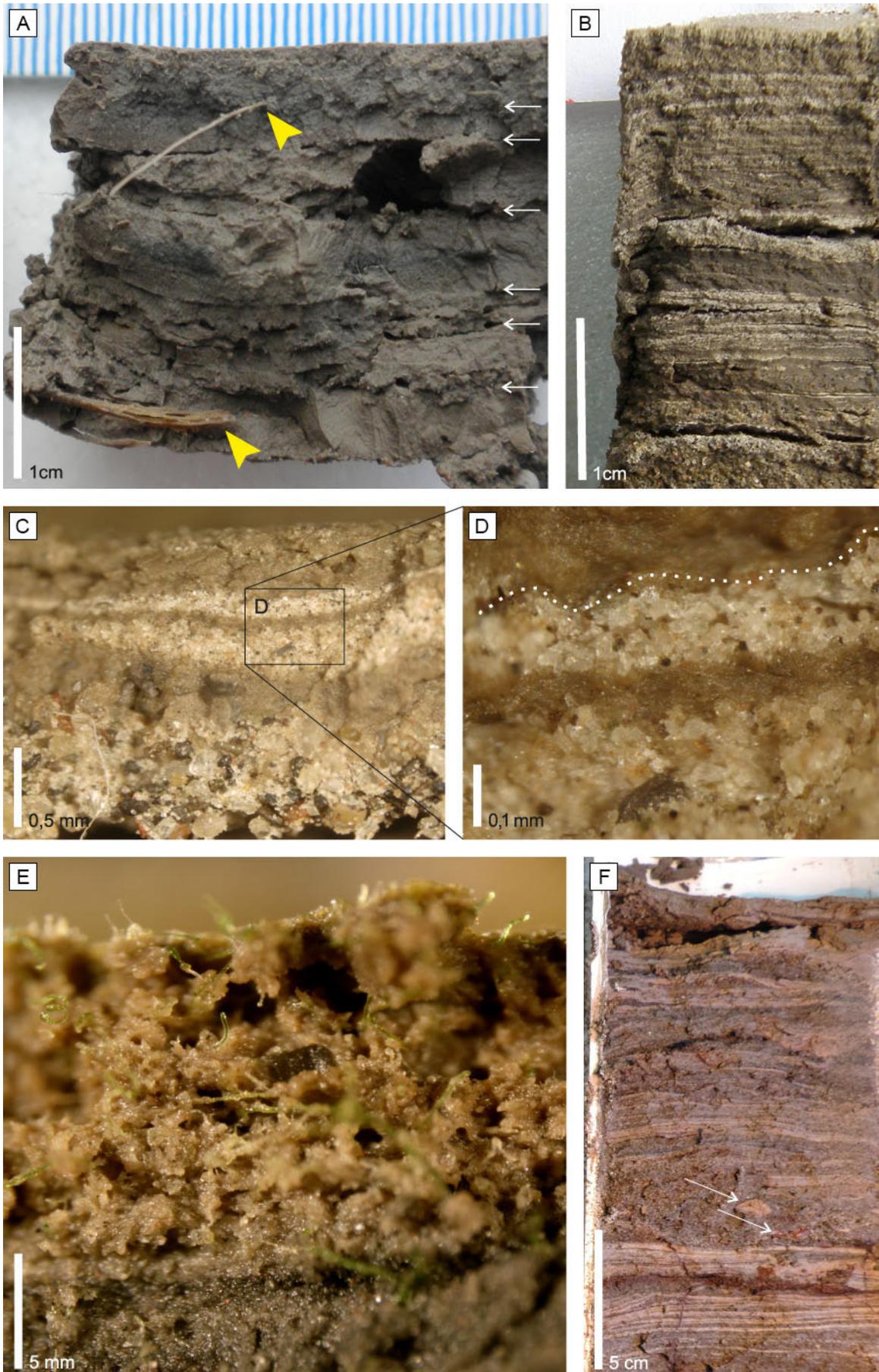
RESULTADOS

Sedimentología de los casos de estudio

Paleoambiente. En los sitios arqueológicos La Olla 3 y 4 se reconoció una alternancia de capas de limos arenosos (LA) de colores gris oscuro y arenas limosas (Al) gris a gris claro correspondientes a las facies B y C identificadas por Blasi *et al.* (2013). Tanto los LA y Al presentaron mínimos espesores y en su conjunto constituyeron intervalos entre 2 a 15 cm (Fig. 2a). En los LA de las facies B se reconocieron láminas gris oscuro y por encima láminas claras (blancas) de diatomeas planctónicas (reconocidas en el MEB). Los LA presentaron el mayor valor de materia orgánica (entre 2 % y 3,5 %), mientras que las Al tuvieron un menor contenido (entre 0,5 % y

1,10 %). Cabe destacar que los LA de la Facies C, contiene intraclastos de limos arenosos ricos en materia orgánica.

Con respecto a la granulometría, en el sitio La Olla 3-4, los LA presentan distribuciones bimodales a polimodales y aun en estos últimos siempre aparecen dos modas muy marcadas (Fig. 3a). Las modas principal y secundaria varían su ubicación, pero en cualquiera de los casos se encuentran en la fracción arenosa (arena fina) y en la limosa (limo grueso o medio). Los valores de la media granulométrica (Mz) se ubican en 4,11 phi y 5,52 phi (arena muy fina o limo grueso). Las Al también presentan distribuciones unimodales a bimodales con moda muy marcada siempre en la fracción arena fina. Los valores de Mz se ubican en 2,75 phi y 3,17 phi (arena fina a muy fina).



En el nivel denominado “El Pisadero” en el sitio arqueológico Monte Hermoso I se identificaron 20 cm de espesor sedimentario donde se presentan estratos delgados a láminas de material limoso, compactados y deformados sobre un nivel carbonático con una importante deformación en la base, apoyando en discordancia sobre un sedimento de textura arenosa y con estructura interna masiva. En otra superficie de estratificación, topográficamente más baja y más cercana a la costa, se observó la depositación de un limo arenoso con presencia de icnitas y numerosas grietas suprayaciendo al sedimento consolidado de la restinga.

El análisis granulométrico del sedimento limoso de la parte superior del sector estudiado realizado en Monte Hermoso I, del ha sido clasificado como limo arenoso (LA), con distribución bimodal (Fig. 3b), con moda principal en el intervalo 5-6 phi (limo medio) y moda secundaria en el intervalo 2-3 phi (arena fina). Los valores de Mz se ubican en 5,23 phi. Para la capa areno limosa (Al) se obtuvo una distribución de tamaños con tendencia unimodal con moda muy marcada en arena media y un valor de Mz en 2,81 phi.

Ambiente Actual. Los sedimentos de la planicie supramareal del estuario de Bahía Blanca están

colonizados por matas microbianas epibentónicas (caracterizadas por un abundante contenido de SPE) y se distinguen por presentar una superficie plana muy coherente. El corte vertical de la planicie en el estuario interior presenta sedimentos finos formando capas homogéneas (menores a 1 cm) que en conjunto tiene apariencia uniforme respecto a su textura y color (Fig. 3a). En la zona media del estuario, que se caracteriza por la presencia de sedimentos más gruesos (arenas), el perfil sedimentario muestra biolaminitas con presencia de delgadas capas de arena fina (Fig. 4b). Las superficies de las matas suelen mostrar ondulaciones a escala milimétrica (Fig. 4c, d) y están compuestas de filamentos de cianobacterias, SPE, diatomeas y sedimento fino. La actividad microbiana se evidencia en el contraste de oxigenación que muestra la capa superficial, de color castaño (óxica) con espesor variable de alrededor de 1 cm, con el resto del sedimento en profundidad, de color negro, anóxico (Fig. 4e). El porcentaje de materia orgánica en la capa superficial (2 cm de espesor) varió entre 2 y 6% disminuyendo en profundidad.

La granulometría en el estuario de Bahía Blanca muestra que la capa superficial correspondiente a la mata microbiana activa (0,5 cm de espesor) posee un sedimento con distribución bimodal compuesta por

Figura 4. Cortes sedimentarios en testigos mostrando la formación de matas microbianas. a) Testigo extraído de la zona interna del estuario de Bahía Blanca formado por sedimentos finos colonizados por matas microbianas formando capas, indicadas por flechas blancas. En algunos contactos entre capas se observan restos vegetales (flechas amarillas). b) Alternancia característica de láminas de sedimentos finos (oscuros) y arena (claros) debido a la colonización de matas microbianas. Se aprecia que hay separación en las capas o láminas de arena, al secarse. c) Láminas oscuras de sedimento fino y claras de arena con diferente espesor. En la base del testigo, la arena es de mayor tamaño. d) Los planos de laminación del sedimento fino puede presentar ondulaciones. Se observa el contenido de sustancias generadas por los microorganismos, SPE (sustancias poliméricas extracelulares), que actúa como aglutinante. e) Vista de las cianobacterias filamentosas (de color verde) entretejiendo los granos de sedimentos en los primeros centímetros superficiales. Se distingue la capa superficial óxica y la capa sub-superficial anóxica (color negro). f) Testigo extraído de Paso Seco donde las biolaminitas (finas láminas alternadas de sedimentos finos y gruesos de diferente color) se encuentran formadas por capas de arena (> 1 cm). Las flechas señalan clastos de mayor tamaño cerca de la base de la capa de arena.

Figure 4. Sedimentary record in cores showing the formation of microbial mats. a) Core extracted from the inner area of the Bahía Blanca Estuary formed by fine sediments colonized by microbial mats in layers (indicated by white arrows). In some contact-layers, vegetable remains are observed (yellow arrows). b) Characteristic alternation of fine (dark) and sandy (light) sediment laminae due to the colonization of microbial mats. There is a separation between layers of sand, when drying. c) Dark lamina of fine sediment, and light lamina of sand presenting different thickness. At the base of the core, the sand sediment is coarse. d) Fine sediment lamination may present wavy aspect. The substances generated by microorganisms, EPS (extracellular polymeric substances), acting as glue is observed. e) View of the filamentous cyanobacteria (green) by interweaving the grains of sediments at the surface forming the oxic layer. The anoxic subsurface layer (black color) is distinguished below. f) Core extracted from Paso Seco where the biolaminites (thin alternating sheets of fine and coarse sediments of different color) are formed by sand layers (> 1 cm). Arrows indicate larger grains near the base of the sand layer.

limo grueso ($\sim 30 \mu\text{m}$; 5 phi) y en menor proporción arena media (Fig. 3c). Los mismos resultados se obtuvieron para la profundidad entre 0,5 y 1,5 cm. El sedimento subyacente también es bimodal aunque la mayor frecuencia porcentual se encuentra en arena fina a media.

En el ambiente costero de Paso Seco se caracteriza por la presencia de biolaminitas con capas de arena de mayor espesor que las registradas en el estuario de Bahía Blanca (Figs. 2b, 4f). El espesor de la capa de arena (hasta tamaño de arena media que puede contener algún clasto de tamaño sábulo y guija) puede alcanzar los 3-4 cm, y el espesor de la mata microbiana puede llegar a 1 cm en su conjunto, separados por muy delgadas láminas de arena < 1 mm. Las matas microbianas en algunos casos se presentan con una leve a moderada ondulación. También se presentan láminas muy delgadas de carbonato de calcio ($< 0,1$ mm) en relación con las capas de las matas microbianas, que se repiten en profundidad. En la superficie sedimentaria se han encontrado minerales evaporíticos formando finas láminas de yeso ($< 0,3$ mm) y cristales cúbicos de halita. El porcentaje de materia orgánica varió entre 1 y 1,8% para la capa superficial (2 cm de espesor) y son menores a 0,8% para las capas inferiores. Sin embargo, para los primeros 0,5 cm superficiales el valor de la materia orgánica aumenta entre 3 y 4%.

La capa superficial de mata microbiana en Paso Seco posee un espesor mayor que en el estuario de Bahía Blanca (1 cm) y presenta una distribución bimodal cuyas modas varían su posición en los intervalos limo medio (5-6 phi) y arena fina (2-3 phi) (Fig. 4d). Los espesores de arena mayores a 1 cm tienen una distribución unimodal y corresponden a tamaños de arena fina (entre 2 y 3 phi). Estas capas de arena pueden contener clastos de sábulos y guijas, hasta 2-3 mm de diámetro.

Mineralogía y petrología

Los sedimentos de la Olla 3-4 están constituidos por clastos líticos sedimentarios (cuarcita) y por minerales livianos translúcidos redondeados a subredondeados como granos de cuarzo, feldspatos y vidrio volcánico cubiertos en general por pátinas de hierro y minerales pesados representados por piroxenos, anfíboles y minerales opacos también muy redondeados. Son estériles con respecto al contenido diatomológico y contienen restos de ostrá-

codos, escamas de peces, fragmentos de conchillas rotas indeterminadas, fragmentos de hueso, restos vegetales, etc. Resultados del análisis de DRX sobre los limos arenosos identificaron picos de reflexión del cuarzo y feldspatos, calcita y anhidrita. En los análisis de muestras orientadas se observó illita como argilomineral presente. Por su parte, en el estrato carbonático del sitio arqueológico Monte Hermoso I se reconoció, por medio de DRX, la presencia de cuarzo, plagioclasas, calcita con alto contenido en magnesio y dolomita.

Los resultados de la identificación de minerales en el ambiente actual del estuario de Bahía Blanca indicaron que predomina cuarzo (clastos subangulares a redondeados), asociados con mica, feldspato y minerales pesados. Los granos de cuarzo y feldspato presentan una fábrica grano-soportada que contiene SPE, que aglutina partículas de sedimento. En Paso Seco los sedimentos están compuestos mineralógicamente por feldspatos y cuarzo acompañados por piroxeno y magnetita.

La petrología de los paleo-depósitos se realizó sobre secciones delgadas provenientes del yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Fig. 5a). Presentan micro-láminas con algunos bordes difusos, levemente onduladas, de tonos opacos castaño claros y oscuros similares a los que presentan las muestras del ambiente actual. Entre ellas, se encuentran micro-láminas pardo rojizo de clastos de grano más grueso, las cuales también se muestran alineadas y levemente onduladas. En conjunto presenta una laminación horizontal a subhorizontal.

En el ambiente actual, las secciones delgadas correspondientes al estuario medio de Bahía Blanca revelan una textura típica de biolaminación, donde alternan láminas de matas microbianas (las más nuevas crecen sobre las más antiguas) de tono pardo oscuro, separadas por láminas y/o capas de material más grueso constituidas por granos de arena (Fig. 5b). Estas lineaciones oscuras están formadas por materia orgánica, sustancias poliméricas extracelulares, el entramado de filamentos de las cianobacterias y diatomeas. También existen algunos granos alineados de arena fina ($> 100 \mu\text{m}$) que responden al material adherido por el SPE, formando un límite neto y claro. Las secciones delgadas correspondientes a Paso Seco muestran claramente láminas de alrededor de 0,5 mm, típicas de matas microbianas epibentónicas (con un límite bien definido), con intercalaciones de capas de arena cuyo espesor a

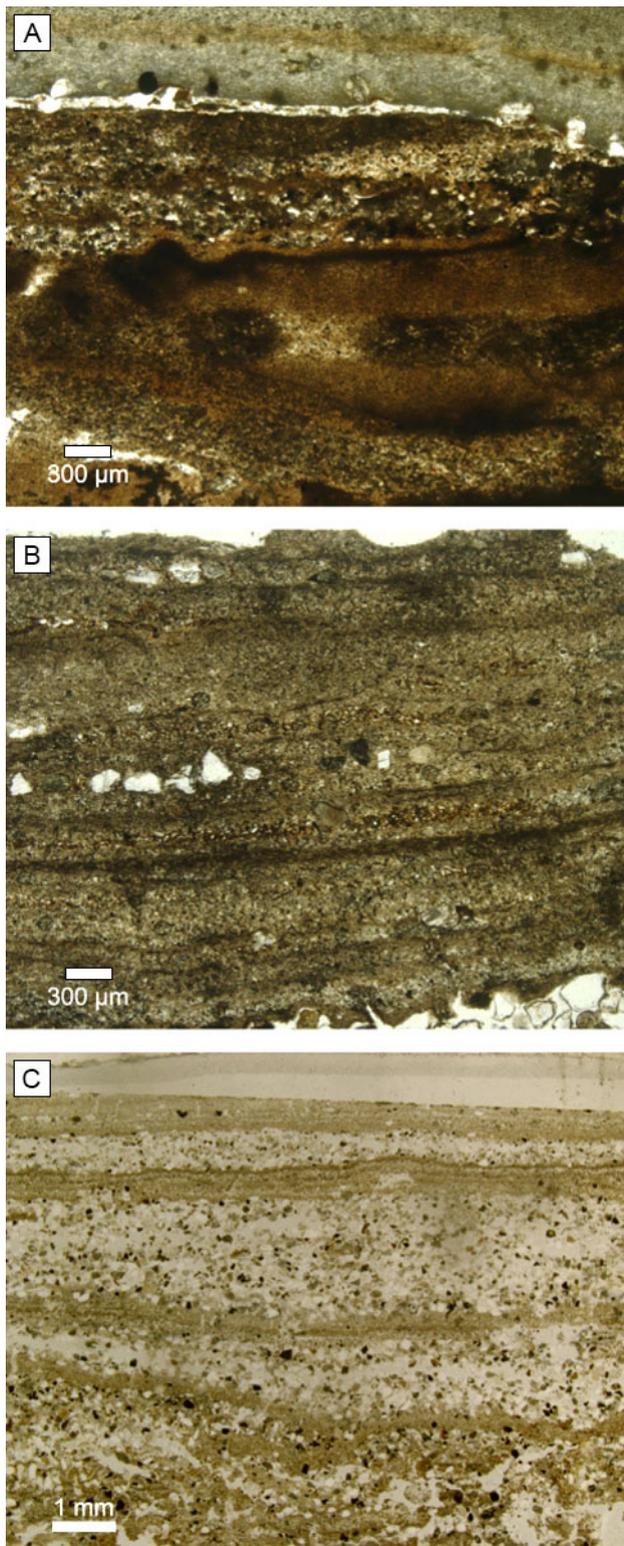


Figura 5. Secciones delgadas. Las capas oscuras representan la actividad microbiana interpretada como materia orgánica a diferencia de los sedimentos clásticos, más claros. a) Yacimiento paleoicnológico de PehuenCó. b) Estuario medio de Bahía Blanca. c) Sector costero de Paso Seco.

Figure 5. Thin sections. Darker layers represent microbial activity as organic matter in contrast to lighter clastic sediments. a) Paleoichnological site of Pehuen C6. b) Middle zone of Bahía Blanca Estuary. c) Coastal zone of Paso Seco.

Análisis de micrografías obtenidas con MEB

En las micrografías obtenidas en muestras de los sitios La Olla 3 y 4 se reconoció la presencia de bacterias cocoides, granos silicoclásticos adheridos a SPE, heterocistos y acinetos (componentes resistentes de los filamentos de cianobacterias) y otros microorganismos como hongos y diatomeas (Fig. 6 a-c). Los frústulos de éstas últimas corresponden a especies oligohalobias halófilas y mesohalobias y con predominancia de formas centrales, en las capas de diatomitas, tales como *Cyclotella meneghiniana* y *Chaetoceros* sp. En la mata microbiana predominan las formas pennadas como *Surirella striatula* (Turpin), *Campylodiscus* sp. y *Navicula* sp. (Fig. 6c). Se observaron minerales autigénicos representados por pirita octaédrica en cristales, mayormente maclados (macla en cruz de hierro) y microcristales agrupados, anhedrales a euhedrales, que no llegan a formar framboides (Fig. 7a-c) como así también cristales de dolomita (Fig. 6e) y *biofilm* (Fig. 6f). En el sitio arqueológico Monte Hermoso I (nivel “El Pisadero”) se ha observado *biofilm* sobre granos y atrapando partículas y granos.

En las micrografías tomadas en muestras del ambiente actual se identificó la presencia de diatomeas pennadas, cianobacterias y EPS, entre los sedimentos (Fig. 6d, g). En Paso Seco, las micrografías permitieron observar una gran densidad de cianobacterias en conjunto con diatomeas y SPE (Fig. 6g), y el *biofilm* forma un revestimiento que cubre los sedimentos y microorganismos presentes (Fig. 6h). Se han encontrados minerales autigénicos donde se ha identificado la presencia de pirita frambooidal, tanto en el estuario de Bahía Blanca como en el antiguo canal de Paso Seco (Fig. 7d). El tamaño de los framboides oscila entre 5-30 µm, siendo comúnmente de ~10 µm.

veces es > 1 cm (Fig. 5c). Las matas microbianas tienen color pardo oscuro, de disposición horizontal a subhorizontal y en ocasiones se relacionan con láminas de carbonatos.

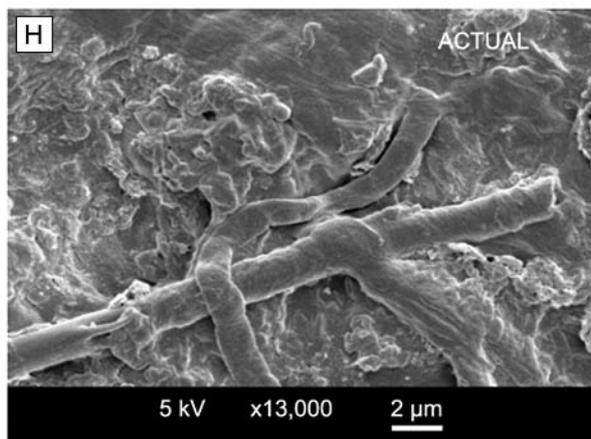
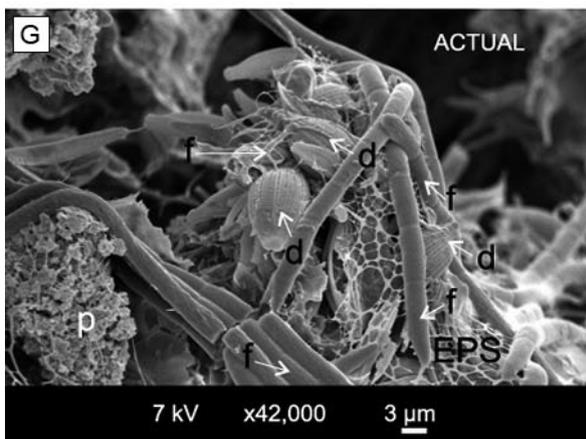
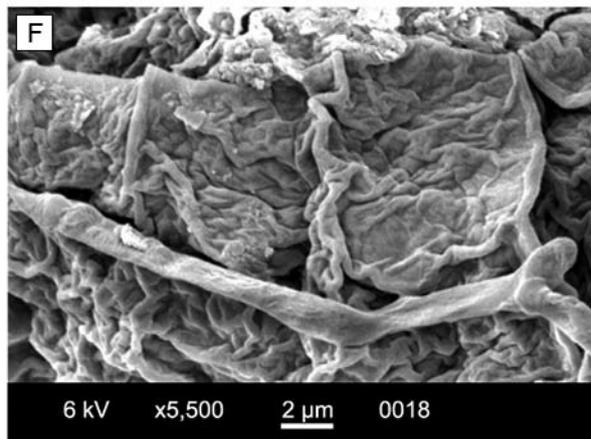
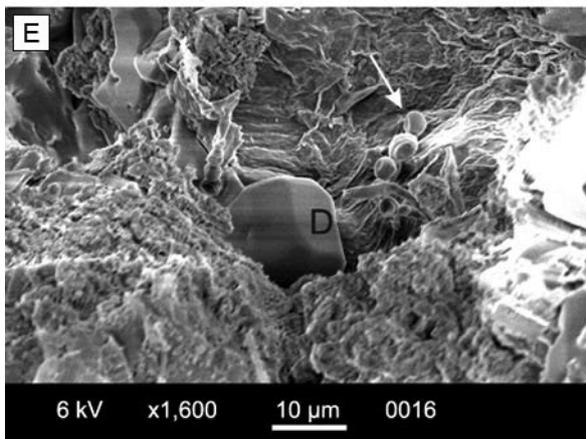
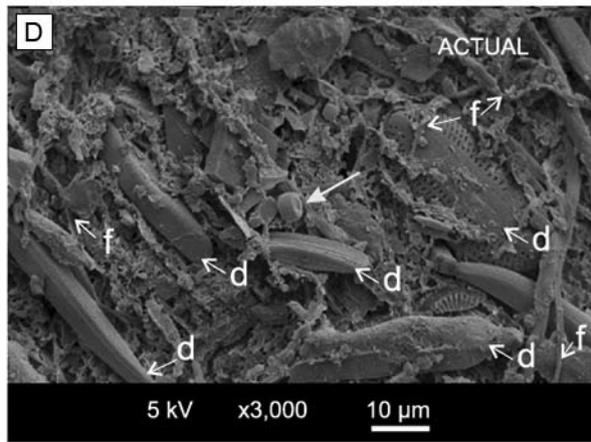
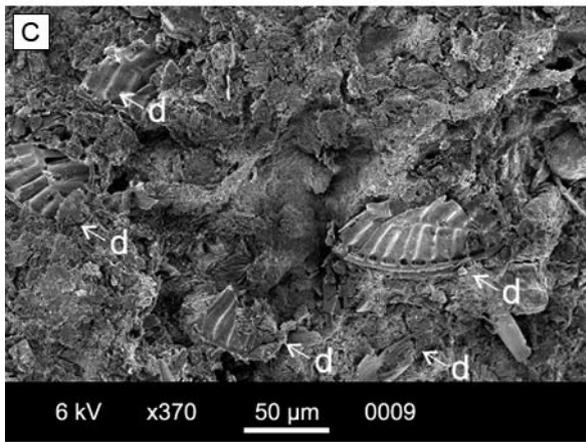
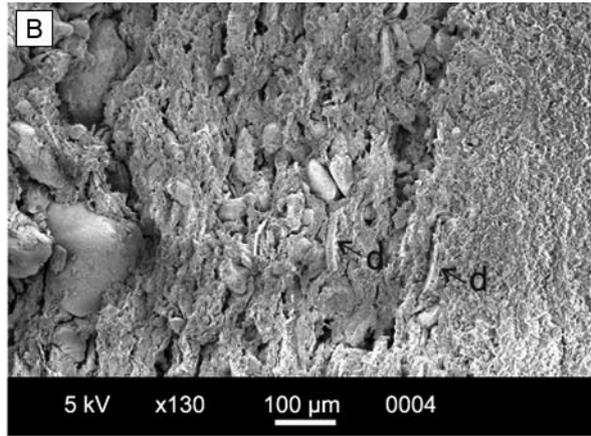
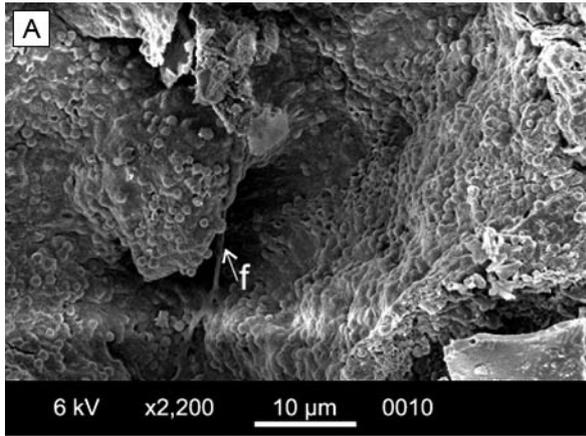


Figura 6. Micrografías obtenidas del MEB. a) Bacterias cocoides recubiertas en parte por SPE. Se observan filamentos de cianobacterias (f). b) Granos de arena adheridos por SPE y restos de diatomeas (d). c) d) Diatomeas pennadas (d) y filamentos de cianobacterias (f) en una matriz de sedimentos y SPE. La flecha blanca señala un posible acineto. e) Cristal de dolomita (D) y posibles acinetos (señalados con flecha). f) SPE recubriendo posibles filamentos de cianobacterias. g) Diatomeas pennadas (d), filamentos de cianobacterias (f) con SPE en forma de red, en conjunto con posible precipitación autigénica de arcilla (p). h) SPE recubriendo filamentos de cianobacterias. Muestra extraída en Paso Seco. Se puede apreciar la similitud con la muestra extraída del paleoambiente (f). a), b), c), e), f) muestras extraídas de La Olla 4. d) muestras extraídas del estuario de Bahía Blanca. g), h) muestras extraídas de Paso Seco. Las figs. a), b), c), e), f) son modificadas de Blasi *et al.* (2013).

Figure 6. Micrographs obtained from MEB. a) Coccoid bacteria partially coated by EPS. Filaments of cyanobacteria (f) can be seen. b) Sand grains adhered by EPS and broken diatom (d). c) d) Pennate diatoms (d), and filaments of cyanobacteria (f) in a sediments-EPS matrix. The white arrow indicates a possible akinete. e) Dolomite crystal (D) and possible akinetes (marked with arrow). f) EPS covering possible filaments of cyanobacteria. g) Pennate diatoms (d), filaments of cyanobacteria (f) with EPS in a network display, with possible authigenic precipitation of clay (p). h) EPS coating cyanobacteria threads. Sample extracted from Paso Seco. The similarity with the fossil sample (f) is shown. a), b), c), e), f) Samples taken from La Olla 4. d) Sample taken from the Bahía Blanca Estuary. g), h) Samples taken from Paso Seco. Figs. a), b), c), e), f) were modified after Blasi *et al.* (2013).

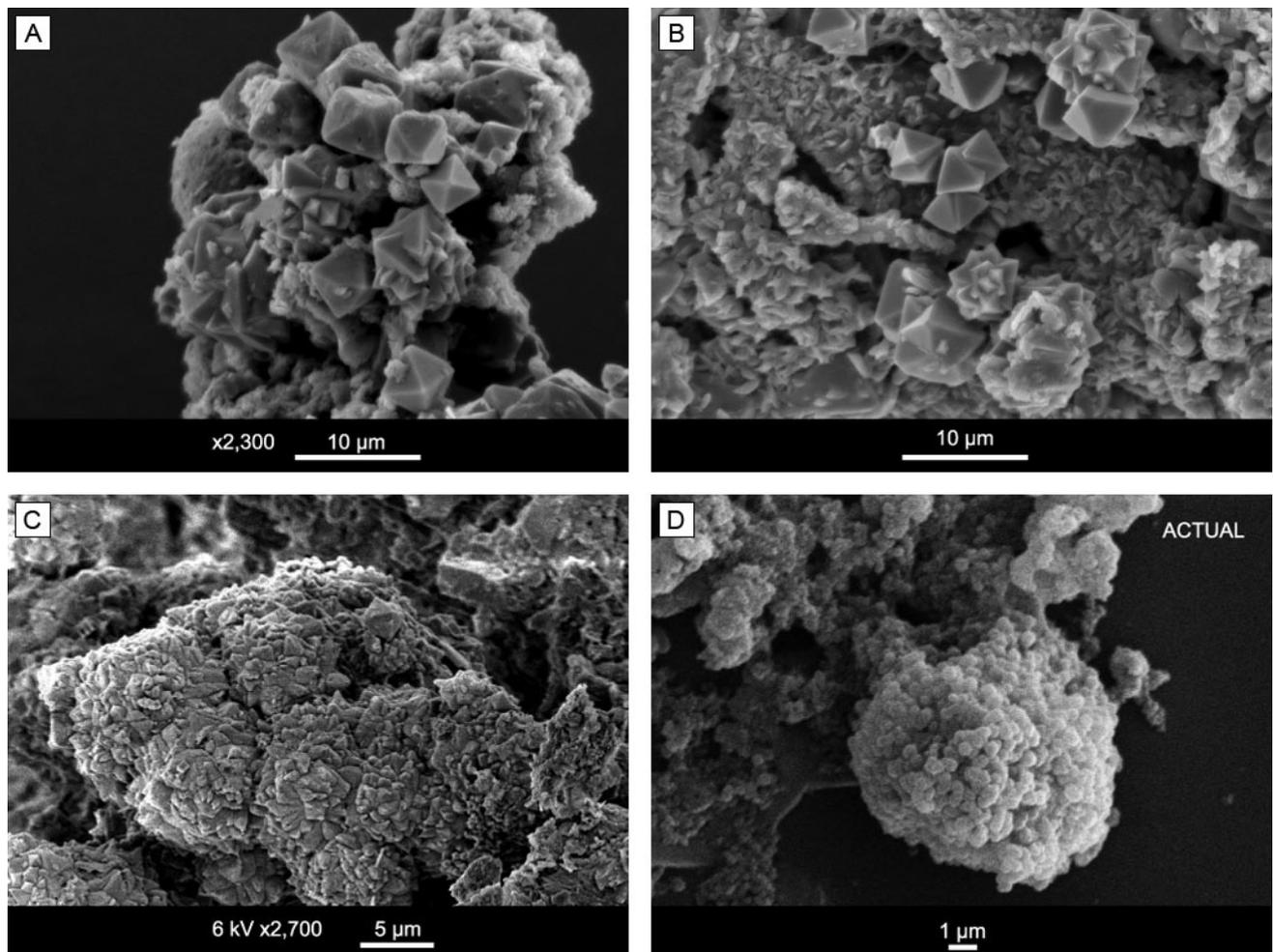
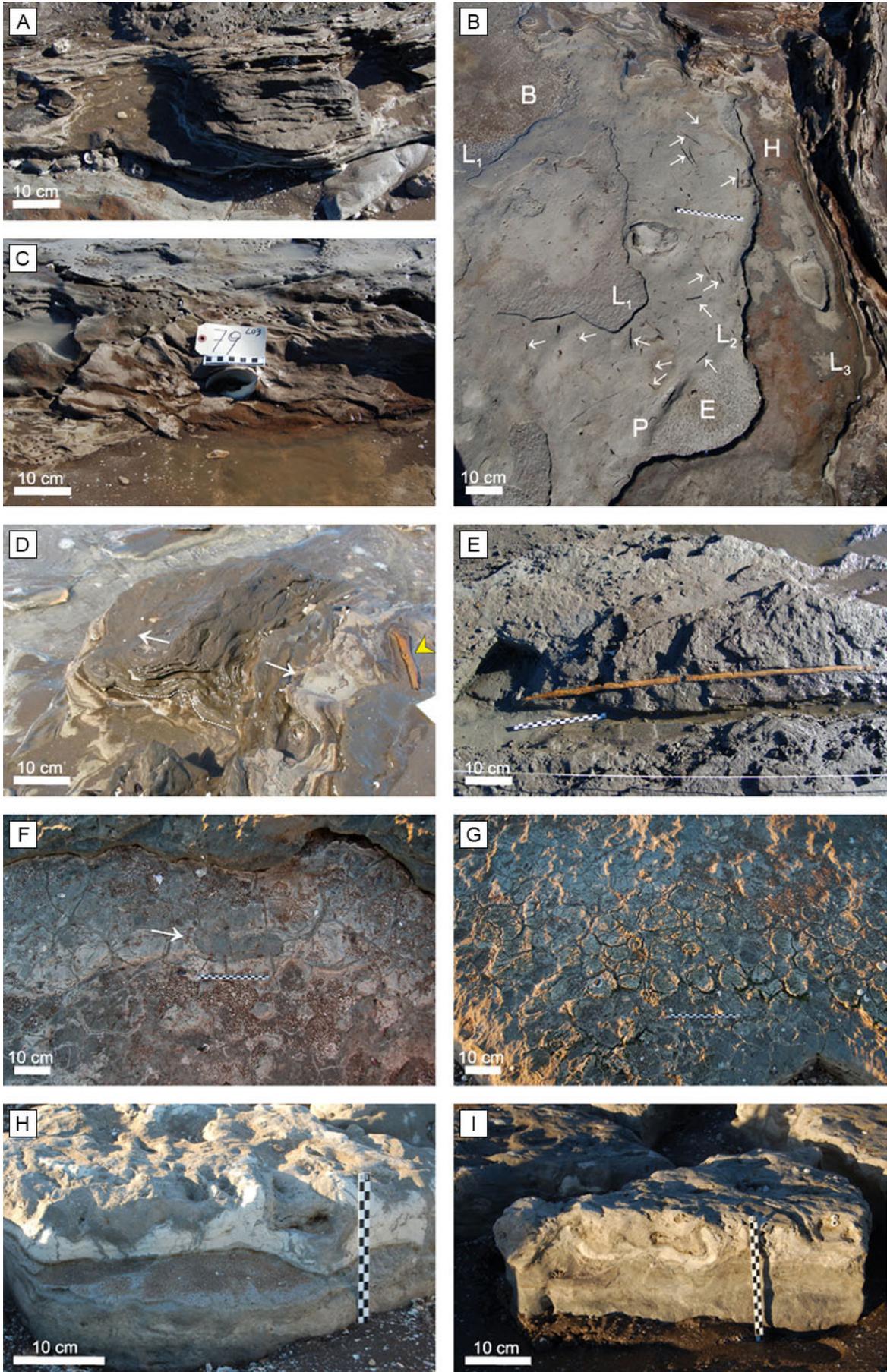


Figura 7. Micrografías obtenidas del MEB mostrando la precipitación autigénica de pirita. a) Pirita octaédrica en cristales. b) Pirita octaédrica mostrando maclas en cruz de hierro. c) Microcristales anhedrales a subhedrales de pirita. d) Pirita framboidal comúnmente formada en el ambiente actual (estuario de Bahía Blanca y Paso Seco). a), b), c) corresponden a muestras del paleoambiente de La Olla 4. Las figs. a), b) y c) son modificadas de Blasi *et al.* (2013).

Figure 7. Micrographs obtained from MEB showing the autigenic precipitation of pyrite. a) Octahedral pyrite in crystals. b) Octahedral pyrite showing twins in iron cross. c) Anhedral to subhedral microcrystals of pyrite. d) Framboidal pyrite commonly formed in the current environment (Bahía Blanca Estuary and Paso Seco). a), b), c) Correspond to samples from the fossil environment of La Olla 4. Figs. a), b) and c) were modified after Blasi *et al.* (2013).



Caracterización de las estructuras microbianas

En La Olla 3-4 se observaron varias estructuras en las biolaminitas de las facies B y C (Fig. 8). Entre las estructuras reconocidas se destacan: a) biolaminación; b) presencia de burbujas por entrapamiento de gases generados por microorganismos; c) arrugas o piel de elefante; d) restos vegetales y restos arqueológicos tapizados por mata microbiana y muy bien preservados; e) pliegues; y f) deformación de las matas siguiendo las irregularidades del sustrato (producida por la presencia de una valva de gasterópodo; Fig. 8c). En algunos sectores de las biolaminitas se observó diferente coloración entre láminas, rojas ricas en hierro, que por efecto de la erosión actual generan un patrón muy característico (Fig. 8b).

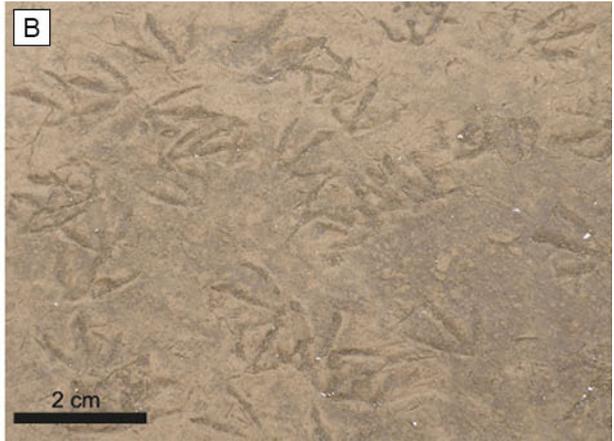
En el sitio arqueológico Monte Hermoso I, tanto en el nivel "El Pisadero" como en un nivel topográficamente más bajo y cercano a la costa, se observaron diversas estructuras que tienen su mayor representación en dos sectores de la unidad de Pelitas Grises, las que se corresponden con las superficies de estratificación de las pelitas deformadas y pelitas discontinuas definidas por Zavala *et al.* (1992). Entre las estructuras reconocidas se destacan: a) asocia-

ción de grietas con patrones tri-radiados, unidos formando un patrón poligonal; b) grietas en forma de lágrima o sub-circulares y de bordes curvos; c) grietas de contracción con patrón reticulado; d) grietas con bordes arqueados; e) relleno de grietas con cordones o *petee*; f) grietas de contracción con nuevo crecimiento de mata (Fig. 8f, g). En este sitio arqueológico se encontró una estructura más compleja: en sección transversal se observa la introducción de sedimentos a través de grietas, mientras que en la superficie de estratificación se corresponde con el desarrollo de un patrón poligonal del material con crestas romas (Fig. 8h, i). En el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6, además de las huellas de grandes mamíferos y aves (Fig. 9a, b), existen numerosos rasgos característicos de la colonización de sedimentos por microorganismos. Una de las texturas reconocidas como producto de la actividad microbiana son las marcas de arrugas (*wrinkle marks*) o piel de elefante (Fig. 9c, d), a las que se suman colonización de vegetales (Fig. 9e), estratificación de diferentes capas con preservación de distintas estructuras tales como grietas de desecación, laminación y óndulas (Fig. 9f), huellas con rotura de mata y conteniendo fragmentos de mata (Fig. 9g).

En el estuario de Bahía Blanca se han identificado

Figura 8. ESIAM reconocidas en el paleoambiente de La Olla (a-e) y Monte Hermoso I (f-i). a) Biolaminación. b) Superficies de estratificación de varias láminas expuestas por erosión diferencial (L_n). En L_1 se observa un conjunto de impresiones de burbujas de diámetro < 1cm (B). En la capa subyacente L_2 se reconoce la textura piel de elefante (E), se encuentran impresiones de restos de vegetales (indicados con flechas) y se observa un pliegue de pequeñas dimensiones (P). En la capa L_3 , por debajo de la anterior, se observa una coloración roja (H) indicando presencia de Fe. c) Gasterópodo cubierto por mata microbiana continuando la irregularidad de la superficie. d) Pliegue de los estratos indicado por la línea blanca. En superficie, las flechas indican la dirección opuesta de los limbos. La flecha amarilla sobre el lateral derecho de la figura indica un trozo de madera semi-enterrado en la superficie sedimentaria, indicado la colonización por mata microbiana, similar a (c). e) Restos arqueológico (instrumento de madera-arp6n) muy bien conservado, apoyado en la superficie de estratificación inclinada y colonizado por mata microbiana. f) Asociación de grietas formando un patr6n poligonal. La flecha indica una huella humana recolonizada con nueva mata, de diferente color. g) Grietas con bordes arqueados, algunas recolonizadas (rellenadas) con mata de color m6s oscuro. h) i) Deformación de la mata por carga (peso del individuo al caminar) e inyección de mata desde abajo.

Figure 8. MISS recognized in the fossil environment of La Olla (a-e) and Monte Hermoso I (f-i). a) Biolamination. b) Layered surfaces exposed by differential erosion (L_n). In L_1 a set of impressions of bubbles of diameter <1cm (B) is observed. In the underlying layer L_2 , elephant skin texture (E) was recognized; there are impressions of plants remains (indicated by arrows); and a small fold (P) is observed. In layer L_3 , underlying the previous one, a red coloration (H) indicates the presence of Fe. c) Gasteropod covered by microbial mat continuing the irregularity of the surface. d) Fold of the strata indicated by the white line, the opposite direction of the limbs is indicated by arrows on the surface. The yellow arrow on the right side of the figure indicates a piece of semi-buried wood on the sedimentary surface. The microbial mat colonization is similar to (c). e) Archaeological remains (wood instrument) very well preserved supported on the surface of oblique stratification and colonized by microbial mat. f) Association of cracks forming a polygonal pattern. The arrow indicates the recolonized human footprint with newer mat in different color. g) Cracks with arched edges, some recolonized (filled with newer mat) in dark color. h) i) Deformation of the mat by load (weight of the individual when walking) and injection of mat from below.



las siguientes ESIAM: grietas de desecación con recolonización, dobleces de mata, fragmentos, bolsillos de erosión y remanentes, arrugas de mata, así como también ondulitas multidireccionales (Bournod *et al.*, 2014). Todas ellas están relacionadas con un ambiente de planicie supramareal con inundaciones esporádicas de la marea. Asimismo, en el ambiente costero de Paso Seco, algunas de las estructuras microbianas encontradas se encuentran en contacto con un canal de marea: grietas por desecación, dobleces de mata, fragmentos y ondulitas multidireccionales. Sin embargo, también es común observar la formación de domos de tamaño mayores a 12 cm de diámetro cuando la planicie está inundada, que mantiene su forma al quedar expuesto al aire (Fig. 10a, b). Empero, las estructuras más notables que se desarrollan en la mayor superficie del área del antiguo canal de marea son pliegues y enrollamientos de mata de gran envergadura (> 3 cm de altura y > 3 cm de amplitud, Fig. 10c, d). Estas estructuras sedimentarias se forman como producto de la rotura y deformación de la mata microbiana superficial que posee alrededor 1 cm de espesor.

DISCUSIÓN

Las comunidades microbianas están presentes en muchos ambientes silicoclásticos, aunque su manifestación es muy sutil y por ese motivo, a menudo, se omite su identificación (Schieber, 2004). Los componentes orgánicos de estas comunidades, en general, son degradados en el soterramiento y sólo en pocos casos hay evidencias directas de matas microbianas con el reconocimiento de filamentos en las rocas sedimentarias (Knoll, 2008). En caso que no se posea

una evidencia directa, el indicio más indicativo que refleja la actividad microbiana en los sedimentos es la laminación (Schieber, 1999). Lamentablemente esta característica también responde a procesos físicos (mecánicos) y por lo tanto es necesario buscar la asociación de la presencia de laminación con otros indicadores de actividad microbiana. Cuanta mayor cantidad de indicadores se posea, mayor seguridad se tendrá en aceptar la hipótesis de que el sedimento fue colonizado por microorganismos. Una manera de advertir la presencia de actividad microbiana es distinguir señales que afectaron las condiciones físico-químicas. En ese sentido se debe tener en cuenta la erodabilidad, cohesión, impermeabilidad, condiciones redox, presencia de minerales autigénicos, los cuales son utilizados como indicadores indirectos fundamentalmente frente a la presencia de laminación. Pero además, es importante explorar para identificar la presencia de otras estructuras microbianas.

A continuación se documentan los rasgos y estructuras estudiados en el ambiente actual que indican la actividad microbiana en sedimentos y que han sido utilizados como bioindicadores en los paleoambientes estudiados. Paralelamente se explica el proceso sedimentario asociado con la presencia de dichas estructuras. Los resultados se han resumido en la Tabla 1.

Formación de biolaminitas

Es importante conocer las características de la actividad microbiana para identificar su interacción con los sedimentos. Para que se desarrolle un *biofilm*, además de contar con las condiciones de humedad

Figura 9. ESIAM reconocidas en el sitio paleoicnológico de Pehuen C6. a) Huellas de pisadas de mega-mamífero bioestabilizada, característica sobresaliente del sitio. b) Conjunto de pisadas de aves. c) Textura de arrugas (wrinkle marks) en alineaciones. d) Textura piel de elefante sobre la lámina superficial. Es común observar la erosión en láminas. e) Molde de resto vegetal recubierto en parte por la mata microbiana (flecha amarilla). Se puede observar la erosión en láminas (flechas blancas). f) Diferentes capas con estructuras sedimentarias microbianas. De abajo hacia arriba se observan óndulas preservadas y erosionadas en su cresta, laminación, y grietas de desecación parcialmente erosionadas en la capa superficial. g) Huella de vertebrado con rotura y pequeños fragmentos de mata preservados en su interior.

Figure 9. MISS recognized in the paleoichnological site of Pehuen C6. a) Biostabilized track way of megatheres, outstanding feature of the site. b) Set of bird footprints. c) Aligned wrinkle marks. d) Elephant skin texture on the surficial layer. Laminar erosion is common. e) Mold of plant rest covered in part by microbial mat (yellow arrow). Laminar erosion can be observed (white arrows). f) Different layers with microbial sedimentary structures. From below upwards, preserved ripples and eroded in their crest, lamination, and partially eroded desiccation cracks at the top surface. g) Vertebrate footprint with broken mat and preserved small microbial chips inside.

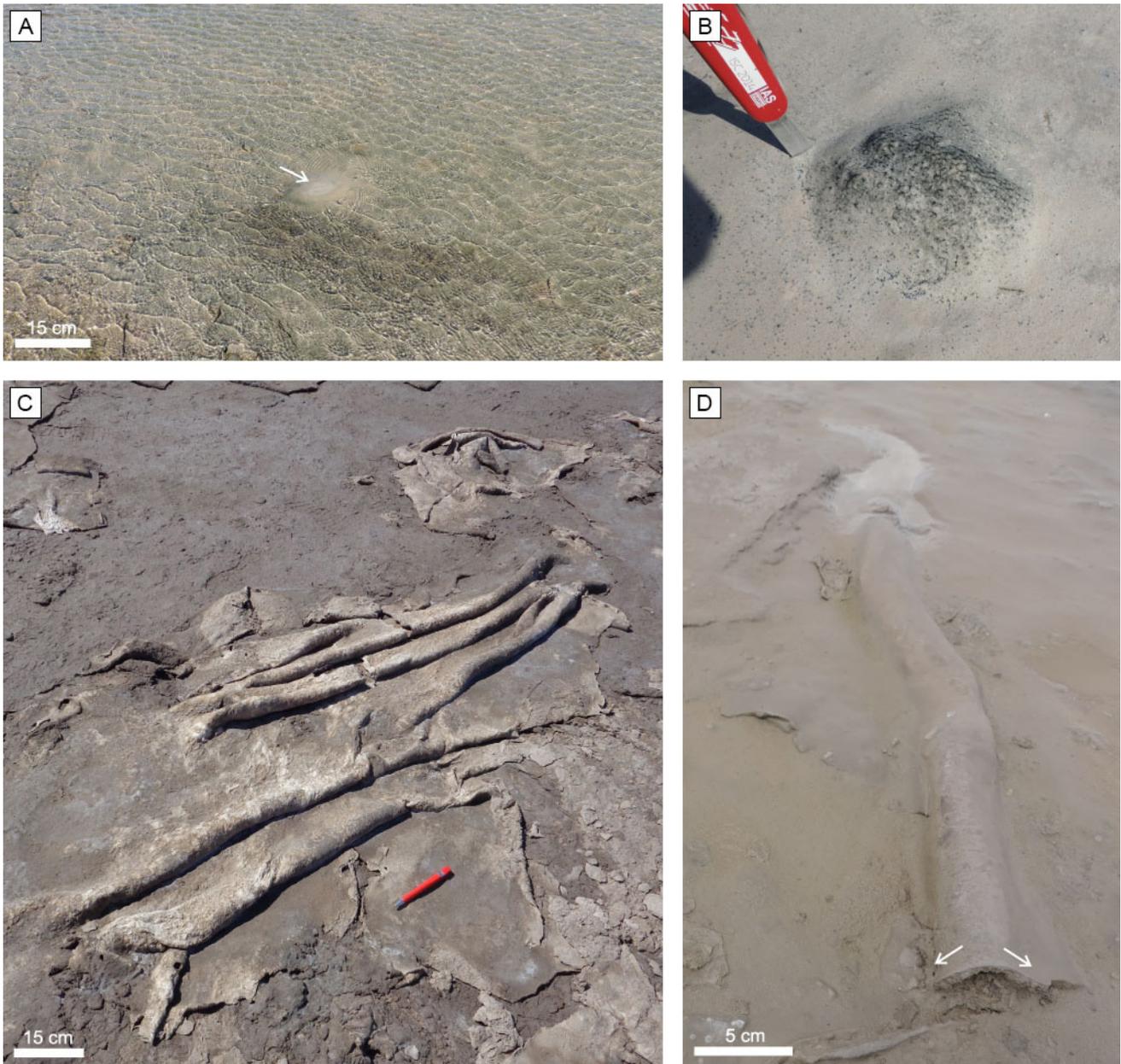


Figura 10. Principales ESIAM formadas en el ambiente costero de Paso Seco. a) Domo sumergido excepto la parte superior que está expuesta al aire (flecha)(columna de agua: 5 cm). Se demuestra la gran flexibilidad de la mata microbiana formando un domo en condiciones de inundación. El proceso de formación se explica en el texto. b) Domo expuesto al aire conservando la deformación. La parte superior presenta retículas características del crecimiento de cianobacterias filamentosas (detalles en Cuadrado y Pan, 2018). c) Estructuras de deformación de matas microbianas formando una sucesión de pliegues, característica relevante de este sitio. d) Ejemplo de pliegue formado por el arrastre de la mata microbiana sobre la superficie subyacente al aumentar el esfuerzo tangencial provocado por el ingreso de la corriente de agua al sector. Se indican los limbos divergentes con flechas blancas. Cortaplumas: 9 cm.

Figure 10. MISS formed in the coastal environment of Paso Seco. a) Submerged dome except the upper part that is exposed to the air (arrow) (depth: 5 cm). The great flexibility of the microbial mat is demonstrated forming a mat dome under inundation. The forming process is explained in the text. b) Dome exposed to the air, conserving deformation. The upper part presents mat reticles characteristic of the growth of filamentous cyanobacteria (see details in Cuadrado and Pan, 2018). c) Microbial deformation structures forming several folds, a relevant feature of this site. d) Example of a fold formed by the dragging of the microbial mat over the underlying surface, after the tangential stress rise caused by the income water current into the area. The diverging limbs are indicated by white arrows. Knife: 9 cm.

Mecanismo desencadenante	Indicadores macroscópicos de presencia de microorganismos	Proceso relacionado	Paleoambiente	Ambiente Actual
Actividad microbiana	Desarrollo de matas microbianas	Crecimiento de biomasa (baja energía del ambiente)	Fig. 8	Fig. 3 Fig. 11
	Biolaminitas (mata microbiana con alternancia de arena)	Baja sedimentación con eventos de mayor energía	Fig. 2	Fig. 2 Fig. 3
	Burbujas	Fotosíntesis	Fig. 12e, f Fig. 13e	Fig. 12b, c, d Fig. 13a, b, c, d
	Domos	Respiración de microorganismos/ Impermeabilidad de mata		Fig. 10a, b Fig. 13a, b
	Grietas de desecación	Efecto de la exposición a radiación solar	Fig. 8f, g Fig. 9f	Fig. 15a
	Huellas	Bioestabilización	Fig. 8f Fig. 9a, g Fig. 15b, c, e, f	Fig. 15a, d
	Deformación de las matas siguiendo las irregularidades del sustrato	Crecimiento de la mata microbiana (coherencia y plasticidad)	Fig. 8c, d, e Fig. 9e	Fig. 11a, b
	Arrugas o piel de elefante	Presencia de microorganismos filamentosos	Fig. 9c, d	
	Adhesión de restos vegetales y granos silicoclásticos	Efecto adhesivo de la mata por SPE	Fig. 9e	Fig. 3a, c, d Fig. 5b Fig. 11c
Procesos físicos	Bolsillos de erosión y superficie remanente	Erosión parcial de la mata superficial		Fig. 14i
	Fragmentos de mata	Erosión y transporte de mata por aumento de energía por ola o corrientes	Fig. 14d, f	Fig. 14c, e, g
	Pliegue microbiano	Separación y deslizamiento de la mata microbiana superficial por corriente de agua	Fig. 8d	Fig. 10c, d

Tabla 1. Estructuras microbianas reconocidas en el ambiente actual y paleoambiente, formadas por la actividad de los microorganismos y generadas por la acción de procesos físicos. Se indica el proceso de generación y las figuras que lo documentan.

Table 1. Microbial structures found in the Recent- and paleo-environments induced by microbial activity, and by the physical processes over colonized sediments. The generation process is indicated besides the figures where is documented.

adecuadas que propician la actividad microbiana, tales como el crecimiento de células, su replicación, producción de SPE y movilidad de los filamentos (Stoodley *et al.*, 1999; 2002), se requiere una muy baja o nula sedimentación (Noffke, 2010). Si se mantienen estas condiciones, la evolución del *biofilm* generará la formación de una mata microbiana cohesiva y esta superficie microbiana será capaz de registrar los

procesos dinámicos del ambiente sedimentario.

Durante el crecimiento de la mata microbiana se pueden incorporar objetos depositados en la superficie que coloniza, tal como se observa en la figura 11a donde el caparazón entero de un molusco fue parcialmente integrado a la mata microbiana superficial en la planicie supramareal del estuario de Bahía Blanca. El crecimiento de mata

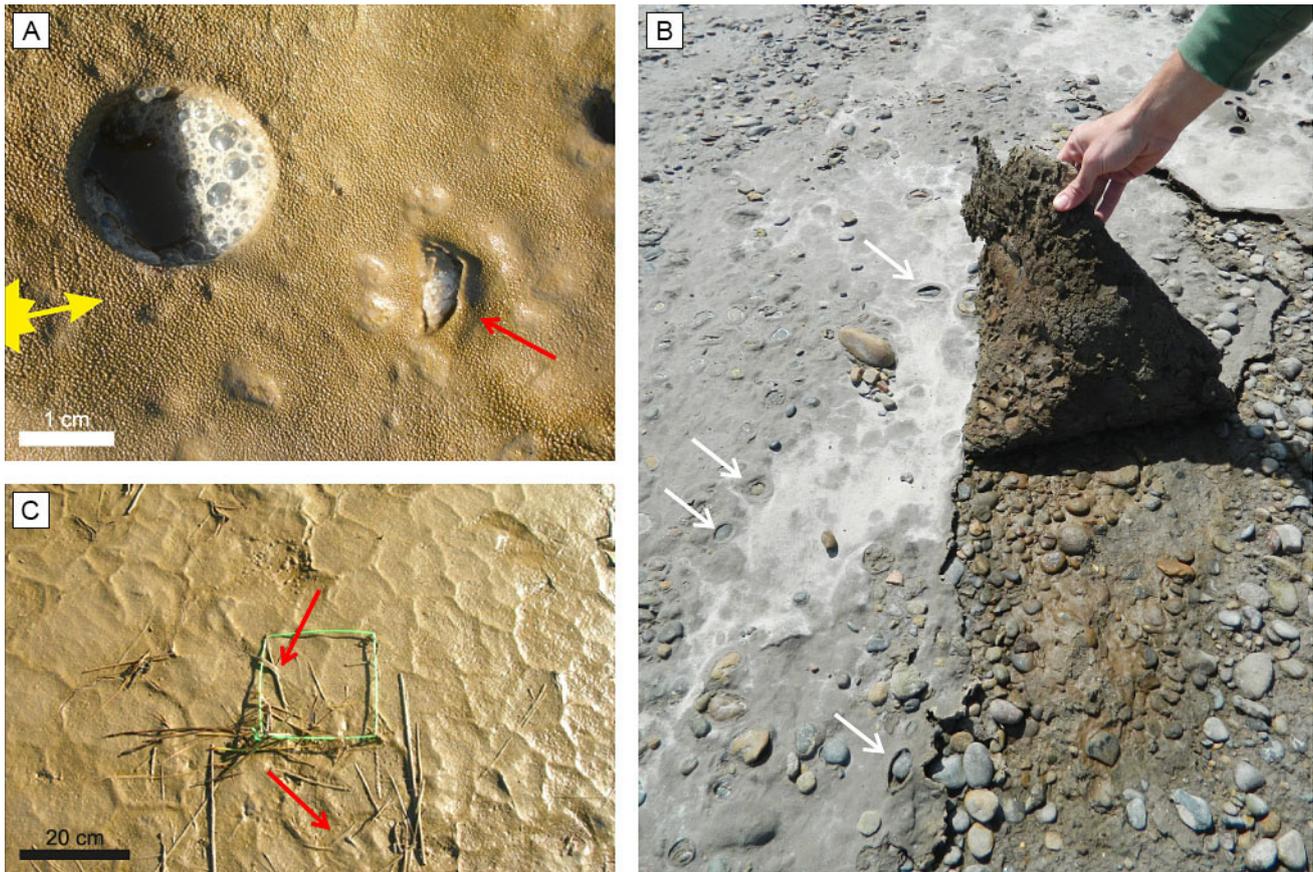


Figura 11. Ambiente actual. a) Crecimiento de la mata microbiana recubriendo parte de una conchilla (flecha roja). Se puede observar el agua subyacente en el hoyo dejado por la extracción de un testigo, demostrando la impermeabilidad de la mata microbiana. Se indica la dirección de la iluminación solar (amarillo). b) Colonización de mata microbiana sobre rodados preexistentes (comunes en la zona) en Paso Seco. Las flechas indican rodados semi-colonizados por la mata microbiana. c) Restos vegetales (señalados con flechas) colonizados por la mata microbiana.

Figure 11. Modern environment. a) Growth of the microbial mat covering part of a shell (red arrow). The underlying water can be observed in the hole left by the extraction of a core, demonstrating the impermeability of the microbial mat. The direction of the solar illumination is indicated (yellow). b) Colonization of microbial mat on pre-existing gravels (common in the area) in Paso Seco. Arrows indicate initial colonization of gravels by the microbial mat. c) Plant remains (marked with arrows) colonized by microbial mat.

microbiana epibentónica de gran espesor sobre rodados (sedimentos preexistentes) en Paso Seco (Fig. 11b) constituyen otro claro ejemplo. Esta misma situación se ha encontrado en el paleo-depósito de La Olla 4 donde se observa una conchilla entera de molusco cubierta por una capa de mata microbiana conservando su posición en la superficie sedimentaria (Fig.8c). Asimismo, restos vegetales depositados en la superficie de la planicie también pueden ser incorporados a la superficie. Ello se ha observado en el ambiente actual sobre la superficie de la planicie estuarina (Fig. 11c), y en un testigo vertical donde se reconocen restos de *Spartina*

(Fig. 4a). En la superficie de estratificación de La Olla 3 (Fig. 8b) y en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Fig. 9e) se han preservado restos vegetales en forma an6loga a la encontrada en las planicies actuales.

El espesor de la capa org6nica es una respuesta al crecimiento continuo *in-situ* de la comunidad microbiana sobre la superficie sedimentaria en condiciones de baja tasa de sedimentaci6n, o baja energ6a (Gerdes, 2010). Este concepto est6 relacionado a la generaci6n de SPE de algunos microorganismos en condiciones de exposici6n de la planicie (Decho, 1990). En consecuencia, los espesores desiguales

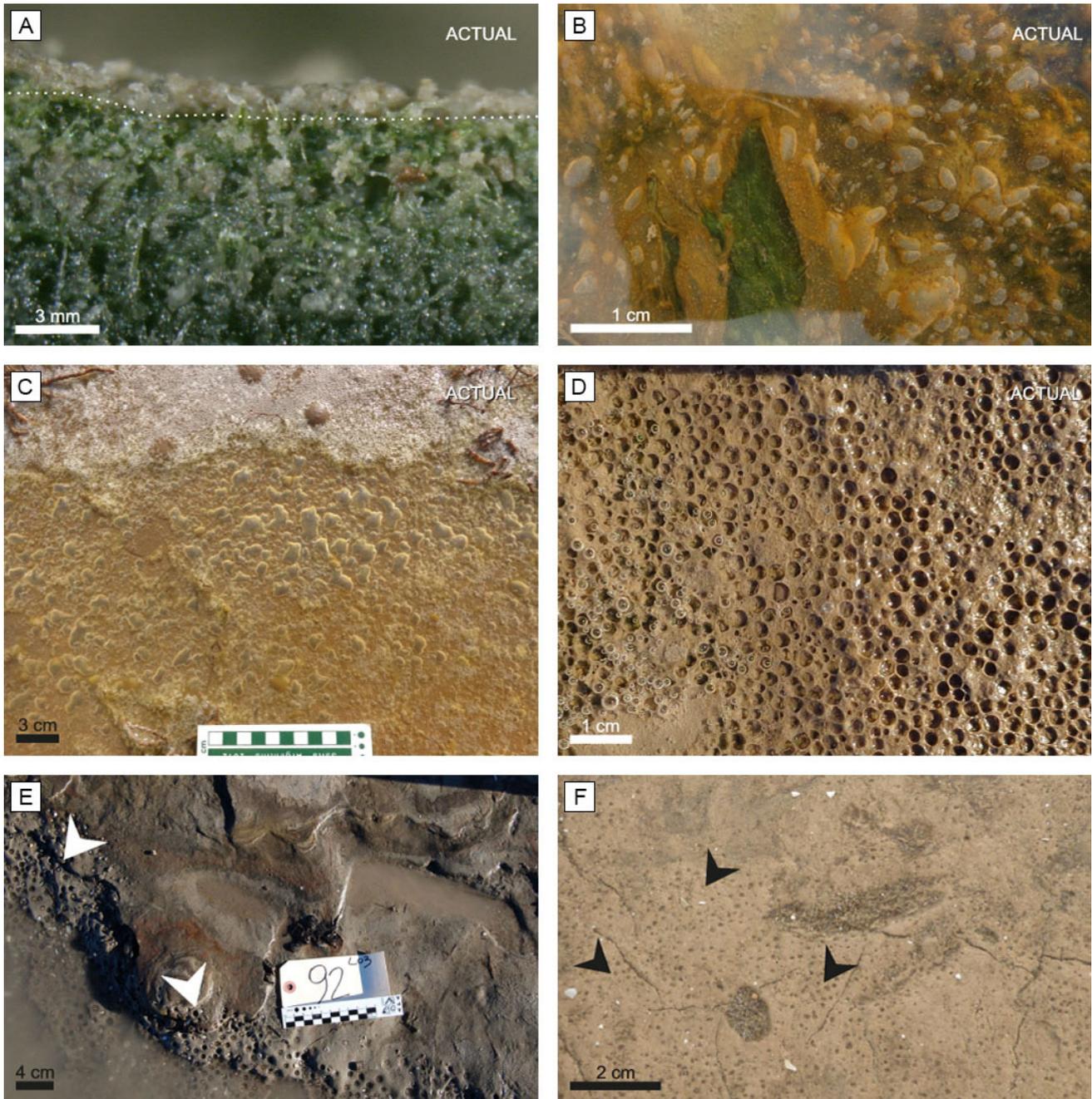
exhibidos en los testigos extraídos del ambiente actual se relacionan con el tiempo de crecimiento de la mata microbiana en condiciones de calma del ambiente (Fig. 4b-d). Cuanto mayor es el espesor de la biomasa, mayor es el período de calma sin sedimentación. Por otro lado, las generaciones de matas microbianas más antiguas están cubiertas por las más jóvenes, formándose pilas de capas orgánicas formando biolaminitas (Noffke, 2010), matas microbianas del orden de milímetros a pocos centímetros, y que a veces están separadas por láminas o capas de arena. Estas biolaminaciones, que se reconocen en secciones transversales verticales, están formadas por sedimentos, SPE, células inmóviles, células muertas y vainas vacías que quedan luego de su enterramiento somero, mientras que los tricomas móviles se mueven hacia la superficie (Gerdes, 2010). En los sedimentos superficiales en el ambiente actual del estuario de Bahía Blanca se observa la comunidad activa con los filamentos de cianobacterias entrelazados a los granos de sedimentos, en conjunto con la identificación de SPE en la capa óxica, la cual se encuentra sobre la anóxica (Fig. 4e). La comunidad activa de la mata sobre la superficie sedimentaria se puede extender a pocos milímetros de profundidad; sin embargo, su impacto químico puede extenderse en el sedimento por decímetros y hasta metros por debajo de la superficie debido al gradiente geoquímico vertical (Gerdes, 2010).

Las láminas o capas de arena, desarrolladas entre las matas microbianas que registran el enterramiento episódico de las generaciones anteriores de matas microbianas, responden a un aumento de energía del ambiente. En la comparación entre testigos del ambiente actual extraídos de un estuario y de un antiguo canal de marea se observan diferentes espesores en las capas de arena. Por un lado, en el estuario medio de Bahía Blanca, las láminas de arena de hasta 0,2 cm de espesor que se presentan en las biolaminitas responden a eventos de tormentas con importante actividad de olas (Fig. 4b). Estas láminas de arena tienen un espesor menor que los identificados en los testigos del antiguo canal de Paso Seco (~2 cm; Fig. 4f). Si bien Paso Seco es un ambiente de muy baja a nula energía (cuando la superficie microbiana está expuesta), en ocasiones presenta periodos de alta energía cuando ingresa el agua de mar. Este aumento en la dinámica sedimentaria queda reflejado en los espesores de estas capas de arena entre matas microbianas, en el testigo sedimentario.

El ambiente actual permite identificar con precisión las biolaminitas con intercalaciones de delgadas láminas de arena, tal como se puede apreciar en los testigos mencionados extraídos del estuario medio de Bahía Blanca (Fig. 4b-d) y Paso Seco (Fig. 4f). Los resultados del análisis granulométrico reflejan la presencia de matas microbianas, evidenciado por el carácter bimodal de las distribuciones. Ello se verifica tanto en el ambiente actual como en el paleoambiente (Fig. 3).

Estructuras Sedimentarias Microbianas Generadas Durante Períodos de Baja Energía

La planicie de Paso Seco generalmente presenta una coloración castaña amarillenta, producto de aceites y carotenoides dentro de las células de diatomeas que colonizan la superficie formando un *biofilm* superficial, bajo el cual se presentan las cianobacterias filamentosas de coloración verdosa (Fig. 12a). Además de la biolaminación se pueden reconocer otras estructuras microbianas relacionadas directamente con la actividad de los microorganismos en condiciones de baja energía. Cuando el *biofilm* se encuentra sumergido a poca profundidad (del orden de centímetros) en depresiones someras de la planicie y su espesor es delgado como una piel, se pueden formar pequeñas burbujas circulares o ampollas (entre 1 y 5 mm de diámetro) (Fig. 12b). En algunos casos se unen varias ampollas formando una de mayor tamaño de forma irregular debido a que el *biofilm*, por su efecto impermeable, reduce la difusión de los gases y éstos son atrapados por debajo (Fig. 12c). Sin embargo, también puede suceder que los gases rompan el *biofilm*, generando pequeñas burbujas de aire en el agua y quedando la impresión circular de la burbuja en el *biofilm* (Fig. 12d). Estas burbujas se generan a partir de la fotosíntesis realizada por los microbios ubicados por debajo del *biofilm* (Gerdes *et al.*, 2000) y la textura formada se denomina superficie de colador o tamiz (Bose y Chafetz, 2009). La preservación de las impresiones de las burbujas es fortalecida por la precipitación de sales por evaporación del agua. Esta textura también fue encontrada en la superficie de los paleo-depósitos de La Olla 3 (Fig. 12e) y en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Fig. 12f). En ocasiones, estas impresiones pueden ser interpretadas como gotas de lluvia, las que también pueden quedar preservadas si el impacto de la gota



se produce sobre el *biofilm* generado por actividad microbiana.

La generación de gases por debajo de la mata microbiana de espesor > 1 cm puede formar grandes domos (diámetros > 20 cm) al flexionarse parte de la mata cuando se encuentra sumergida debido a su impermeabilidad (Paso Seco; Fig. 10a), manteniendo la forma en condiciones de exposición (Fig. 10b). Estos domos probablemente se generen a partir de la actividad microbiana que producen gases de O₂,

CO₂, H₂S o CH₄, como producto de la respiración y decaimiento de materia orgánica (Aref *et al.*, 2014; Bose y Chafetz, 2009). Domos más pequeños o burbujas (5 a 10 cm de diámetro) son los más comunes y se han encontrado en las planicies del estuario de Bahía Blanca en diferentes etapas de evolución (Fig. 13a). Su menor tamaño se debe probablemente al menor espesor de la mata microbiana (< 0,5 cm) (Bose y Chafetz, 2009). Diferentes tamaños de domos o burbujas pueden coexistir generando una superficie

Figura 12. a) Visualización de la colonización de filamentos de cianobacterias (color verde) en perfil de un testigo vertical, donde la superficie es colonizada por diatomeas (color castaño, indicada por línea punteada). b) Vista en planta de biofilm roto de color castaño formado por diatomeas, con entrapamiento de burbujas. Las burbujas (generadas mayormente por la fotosíntesis de las cianobacterias que se encuentran por debajo) quedan alojadas en el biofilm por su impermeabilidad. c) Vista en planta de biofilm que atrapa burbujas de forma irregular. d) Vista en planta de la superficie de mata microbiana, en parte sumergida (sector izquierdo de la foto), donde se puede observar un delgado biofilm que mantiene los rastros de la formación de burbujas perfectamente circulares formando la superficie en colador o tamiz (ver texto). En la parte sumergida (profundidad < 1 cm) se observan los gases en el agua (mismo diámetro) que han roto el biofilm. e) Rastros de la formación de pequeñas burbujas en el sitio arqueológico La Olla 3 (flechas). f) Rastros de la formación de pequeñas burbujas en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen Có (flechas). a), b), c), d) corresponden al ambiente costero de Paso Seco.

Figure 12. a) Filaments of cyanobacteria (green color) in a sedimentary core, where the surface is colonized by diatoms (brown color). b) Plant view of broken biofilm formed by diatoms, with the presence of bubbles in it. The bubbles (generated mainly by the photosynthesis of the green cyanobacteria below) are entrapped by the impermeability of the biofilm. c) Plan view of biofilm that entraps bubbles of irregular shape. d) Plan view of the microbial mat surface, partly submerged (left side of the photograph), where a thin biofilm keeps signs of perfectly circular bubbles forming the sieve-like surface (see text). In the submerged part (depth < 1 cm) the gases in the water that have broken the biofilm (same diameter) are observed. e) Traces of small bubbles in La Olla 3 site (arrows). f) Traces of small bubbles in the Pehuen Có site (arrows). a), b), c), d) correspond to the coastal environment of Paso Seco.

rugosa o textura de blister (Eriksson *et al.*, 2010). Luego de algunos días de exposición aérea, los domos pueden colapsar por decaimiento de la mata o rotura de la mata (Schieber, 2004; Eriksson *et al.*, 2007) (Fig. 13c, d). El aumento en la radiación solar o del periodo expuesto al aire produce el desecamiento de la planicie, lo que genera la desecación de las burbujas que se pueden encontrar en conjunto con grietas de desecación. Ejemplo de burbujas se han encontrado en la superficie sedimentaria del yacimiento paleoicnológico de Pehuen Có donde se observan superficies circulares convexas de diámetro < 1 cm, en conjunto con pequeñas superficies rugosas de similar tamaño sobre una lámina inferior, expuestas a partir de la erosión de la lámina superficial de la burbuja (Fig. 13e).

El efecto de la radiación solar sobre la planicie supramareal durante varias horas hasta días, genera la contracción y desecación de las matas microbianas produciendo grietas de desecación en líneas rectas a ligeramente curvas. Sólo la mata se agrieta y la superficie por debajo permanece húmeda. De esta manera se forma un patrón poligonal donde, si las condiciones de sequedad persisten, los márgenes de las grietas pueden doblarse hacia arriba, característica de la presencia microbiana en los sedimentos (Porada y Druschel, 2010) (Fig. 13f). Una nueva inundación de la marea genera una recolonización entre las grietas, como nueva mata microbiana. En el paleoambiente, este tipo de estructura es característica del nivel analizado más cercano a la costa

en el sitio Monte Hermoso I (Fig. 8f, g) y en el sitio de Pehuen Có (Fig. 9f). Las más conspicuas son las grietas producidas por deshidratación de mata y posterior contracción, que también se vinculan con estructuras relacionadas con decaimiento y muerte de matas (Schieber, 2004).

Estructuras sedimentarias generadas por un aumento de energía

Los sedimentos resisten mayores condiciones de energía cuando están colonizados por microorganismos pues la bioestabilización incrementa su cohesividad. Sin embargo, en ocasiones, la superficie colonizada puede presentar rasgos erosivos sin llegar a romperse en su totalidad (ambiente actual, Fig. 14a; paleoambiente, Fig. 14b). Un aumento de energía puede generar pequeños fragmentos de mata, los cuales pueden ser transportados cerca de su lugar de origen, manteniendo los bordes angulosos (ambiente actual, Fig. 14c; paleoambiente, Fig. 14d); o lejos de su lugar de origen donde exhiben bordes redondeados. A veces, muy cerca del fragmento se puede reconocer la forma erosiva asociada al mismo (ambiente actual, Fig. 14e; paleoambiente, Fig. 14f) confirmando su procedencia e infiriendo la acción de olas como el proceso generador de esta estructura, por su alto poder erosivo y poca capacidad de transporte. En su nuevo lugar de depositación, los fragmentos de mata son posteriormente recolonizados por un *biofilm* que incorpora el fragmento a la nueva superficie

sedimentaria (Fig. 14g). Esta situación puede ser reconocida también en un testigo del ambiente actual (Fig. 14h). La presencia de fragmentos de mata microbiana dentro de sedimentos clásticos también fueron identificados macroscópicamente en la litofacies Al (facies C) del sitio La Olla 4 como intraclastos ricos en materia orgánica. Estos fragmentos (de granulometría psefítica y angulosos) pueden ser interpretarlos como intraclastos en una matriz arenosa o pelítica, lo que permitiría definir al depósito como un vaque real, o un diamicto y cuya génesis distaría de la real mayormente en relación a las condiciones hidrodinámicas de depositación (viscosidad y energía).

Frente a condiciones de energía muy intensa (corrientes de marea $>160 \text{ cm s}^{-1}$ según Noffke, 2010) se puede erosionar la superficie colonizada generando las estructuras microbianas conocidas como bolsillos de erosión y superficies remanentes (Noffke, 1999), que se forman por erosión de la capa superior de la mata, a causa de corrientes de marea y/u olas (Fig. 14i). El sedimento subyacente menos colonizado que queda expuesto, presenta estructuras mecánicas como óndulas generadas por la misma corriente de agua que erosionó la mata superficial.

La gran plasticidad que tienen las matas microbianas, en conjunto con el alto grado de cohesividad, frente a la tracción de una corriente de agua queda expresada en el canal antiguo de Paso Seco, donde se forman dobleces de matas, pliegues y enrollamientos de mata (Fig. 10c, d). La morfología del área permite el ingreso de agua de mar en condiciones de tormenta alcanzando hasta 60 cm de profundidad en 5 horas (Pan *et al.*, 2015). En este contexto se produce el desplazamiento de la mata microbiana sobre el sedimento infrayacente saturado en agua, generalmente a partir de estructuras de debilidad como pueden ser las grietas de desecación. Una estructura análoga de menores dimensiones ha sido documentada en el paleoambiente de La Olla 3 (Fig. 8b, d).

Asociación de microorganismos y precipitación mineral

Los microbios que forman la mata microbiana tienen una baja probabilidad de ser preservados como cuerpos fósiles en rocas (Noffke y Paterson, 2008). Sin embargo, en la presente contribución se han reconocido posibles filamentos de cianobacte-

rias cubiertos por SPE en el paleoambiente (Fig. 6f, h). Las diatomeas se identifican fácilmente por sus frústulos silíceos, tanto en sedimentos del ambiente actual como en el paleoambiente. En las planicies de marea del estuario de Bahía Blanca se han encontrado especies pennadas, presentes comúnmente en la mata microbiana (Fig. 6d, g) y las mismas especies fueron identificadas también en muestras del sitio arqueológico La Olla 3 y 4 (Fig. 6b, c) junto a diatomeas centrales. En la Olla 4 se observó una tanatosenosis de diatomeas oligohalobias halófilas y mesohalobias, con predominancia de formas centrales, *Cyclotella meneghiniana* y *Chaetoceros* sp., sobre las formas pennadas *Surirella striatula* (Turpin), *Campylodiscus* sp. y *Navicula* sp. (Blasi *et al.*, 2013). La tanatosenosis, representada por una diatomita de delgado espesor, podría estar asociada a un evento de inundación en la zona costera con gran cantidad de sedimento en suspensión que impide la fotosíntesis de las especies planctónicas (Pisani *et al.*, 2006). Además, se han encontrado acinetos tanto en muestras del ambiente actual como en el paleoambiente (Fig. 6d, e).

Uno de los impactos más importantes del metabolismo bacteriano es la generación de condiciones favorables para la precipitación o disolución mineral (Gallagher *et al.*, 2014). Es común la formación de piritita (FeS_2) debido a la actividad conjunta de las bacterias reductoras de hierro con las bacterias sulfurreductoras (Dupraz y Vissher, 2005; Vissher y Stolz, 2005; Baumgartner *et al.*, 2006). En el paleoambiente de La Olla 4 se ha encontrado la formación de piritita en cristales octaédricos (Fig. 7a) y de pseudo-framboides, y como piritita framboidal en su análogo moderno del estuario de Bahía Blanca y Paso Seco (Fig. 7d). Por otra parte, la precipitación de minerales está determinada por dos procesos fundamentales: microbiológicos y físico-químicos. Los microbiológicos ocurren bajo ciertas características como calidad y cantidad del SPE que dependen del tipo de comunidad bacteriana y del metabolismo microbiano (respiración y fotosíntesis). Éstos pueden influir en los procesos físico-químicos (cambiando las condiciones de pH, concentración de ion calcio-bicarbonato o índice de saturación de CaCO_3) para favorecer la precipitación o disolución de minerales (Dupraz *et al.*, 2009). Efectos físicos como la desecación estimulan la precipitación de carbonatos y otros minerales autigénicos, en forma de cementos. La precipitación de carbonato

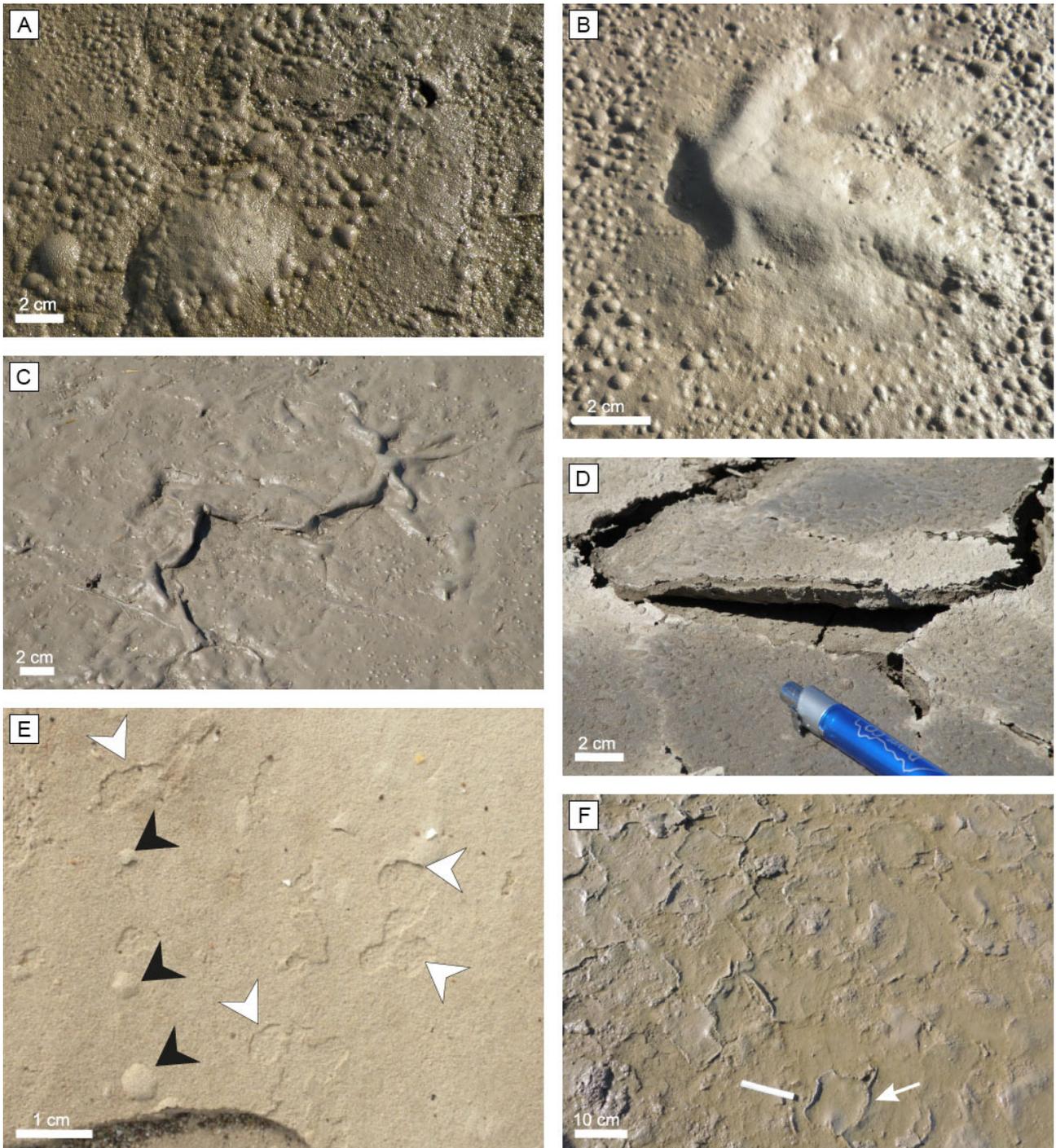
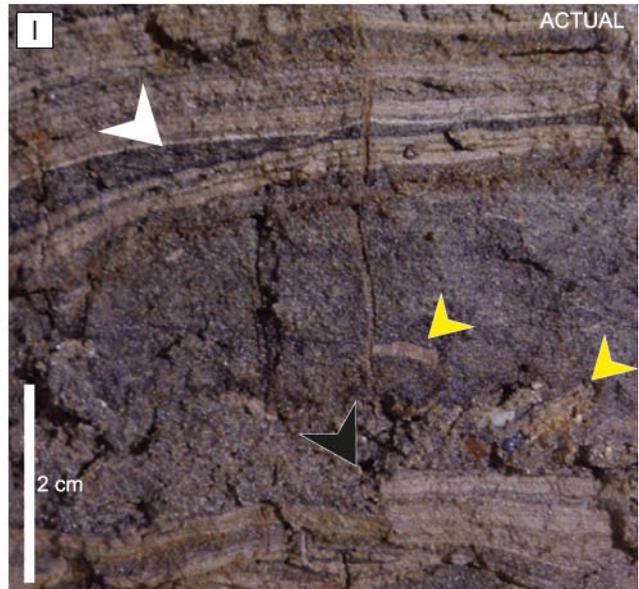


Figura 13. Evolución de domos o burbujas en matas. a) Formación de pequeños domos o burbujas de diferentes tamaños en la planicie del estuario de Bahía Blanca. b) c) Colapso del domo por exposición aérea y/o pérdida del gas interior. d) Coexistencia de pequeñas burbujas preservadas (algunas irregulares) y grietas de desecación, luego de varios días de radiación solar. e) Presencia de burbujas en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen Có (flechas negras). En algunas se ha roto la parte superficial de la burbuja mostrando la lámina inferior (flechas blancas). f) Formación de grietas de desecación con posterior inundación produciendo recolonización en las grietas (flecha). Algunas presentan una curvatura hacia arriba en los bordes.

Figure 13. Evolution of domes or bubbles in mats. a) Formation of small domes or bubbles of different sizes in the Bahía Blanca Estuary plain. b) c) Collapse of the dome due to air exposure and / or loss of internal gas. d) Coexistence of small preserved bubbles (some irregular) and desiccation cracks, after several days of solar radiation. e) Presence of bubbles in Pehuen Có site (black arrows). The superficial part of some bubble had been broken showing the lower layer (white arrows). f) Formation of desiccation cracks with a subsequent flooding producing recolonization in the cracks (arrow). Some cracks have an upward curvature at the edges.



de calcio fue replicada por Chafetz y Buczynski (1992) en laboratorio a partir de matas microbianas vivas, muertas y esterilizadas en autoclave, con y sin inoculación bacteriana. Los resultados obtenidos demostraron que solo ante la presencia de inoculación bacteriana se formó carbonato. También se observó que las cianobacterias muertas eran recubiertas con carbonato de calcio mucho más rápido, en comparación con lo ocurrido en matas vivas. La organo-mineralización *sensu lato*, estudiada por Dupraz *et al.* (2009) en ambientes carbonáticos, permite la precipitación de carbonatos, tanto altamente magnesianos (dolomita) como cálcicos (calcita). También puede ocurrir precipitación de sulfatos. Este es el caso del ambiente silicoclástico de Paso Seco donde el agua de mar retenida en depresiones, en presencia de microorganismos, incrementa el pH (alrededor de 8) y en condiciones de alta radiación solar (alta temperatura), por evaporación precipita CaCO_3 , luego yeso y por último halita. La presencia de CaCO_3 ha sido identificada en secciones delgadas (Maisano *et al.*, 2017; Quijada *et al.*, 2017) y está siendo estudiada actualmente. En tanto, en los paleoambientes de La Olla y Monte Hermoso I, se ha identificado la presencia de dolomita, calcita magnesiada y calcita.

Preservación de huellas. bioestabilización, plasticidad y litificación temprana

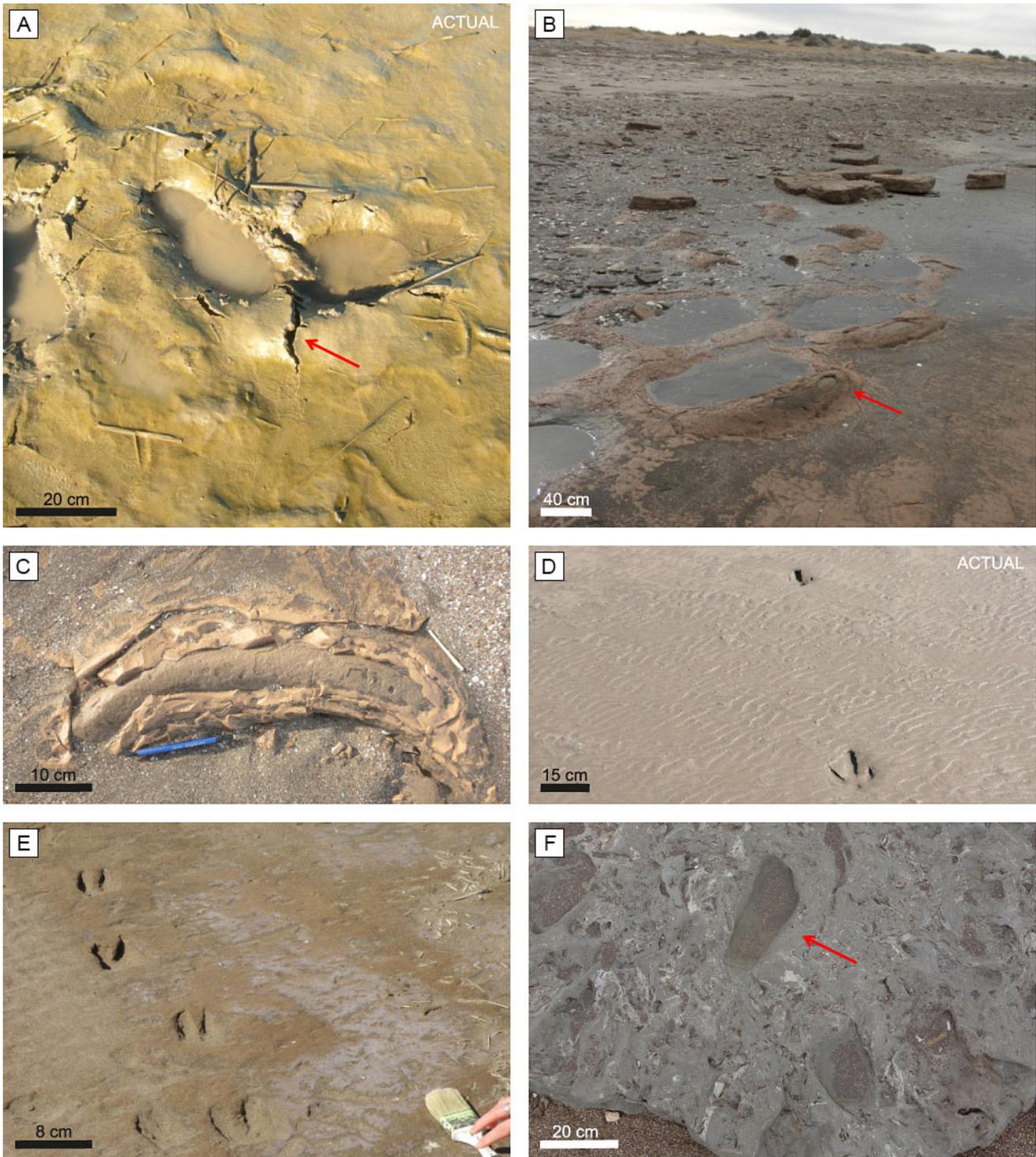
La preservación de huellas fósiles de vertebrados es frecuentemente explicada por la actividad relacio-

nada con matas microbianas, ya que bioestabilizan las huellas impidiendo el retrabajo del sustrato por agentes erosivos como corrientes ácuas o viento (de Souza Carvalho *et al.*, 2013), sumado a la ocurrencia de una litificación temprana (Freyt *et al.*, 2003; Marty *et al.*, 2009). Asimismo, la plasticidad y coherencia de la mata evitan que las paredes de la huella colapsen, con la consecuente modificación de su aspecto en forma sustancial. Otra característica destacable de las matas microbianas es su efecto impermeabilizante que permiten la preservación de estas estructuras efímeras como pisadas y huellas de locomoción (Gall, 1998) y aún de tejidos blandos (McNamara *et al.*, 2009).

La colonización de los sedimentos por parte de los microorganismos es relativamente rápida. En estudios experimentales se ha determinado que algunos microorganismos filamentosos poseen una rápida movilidad (hasta $1,3 \mu\text{m s}^{-1}$) y un crecimiento exponencial, duplicando su biomasa en 1 día en condiciones normales de crecimiento y extendiéndose a 1 semana en condiciones extremas de pH o salinidad y poca luz (Shepard *et al.*, 2010). Ello significa que frente a una modificación de la superficie sedimentaria como puede ser una huella, o depositación de restos vegetales u otro elemento, hay una respuesta inmediata de los microorganismos moviéndose a la superficie para realizar fotosíntesis, entretejiendo los granos de sedimento junto con otro material que se encuentre en la superficie. De esta manera disminuye la movilidad de los granos de sedimentos definiendo a la bioestabilización como

Figura 14. ESIAM generadas por procesos mecánicos. a) Pequeños sectores de la mata superficial erosionados frente a fuerzas erosivas moderadas en el estuario de Bahía Blanca y en b) yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6. c) Pequeños trozos de mata transportados y depositados sobre la planicie en el estuario de Bahía Blanca y en d) yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6. e) Fragmento de mata levemente movido de su lugar de origen en el estuario de Bahía Blanca y en f) yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6. g) Fragmento de mata luego de ser transportado y recolonizado, formando parte de una nueva superficie microbiana. h) Bolsillos de erosión y remanentes de mata en Paso Seco. i) Testigo vertical donde se reconocen las estructuras mostradas en a), d), h) Erosión de la mata microbiana (flecha negra), capa de arena donde se reconocen fragmentos de mata (flechas amarillas) en la matriz arenosa. Matas microbianas por encima de la capa de arena (flecha blanca). Se indica la dirección de la iluminación solar (amarillo) en c), d).

Figure 14. MISS generated by mechanical processes. a) Small sectors of the surface mat are eroded after moderate erosive forces in Bahía Blanca Estuary and in b) Pehuen C6 site. c) Microbial chips transported and deposited on the plain in Bahía Blanca Estuary and in d) Pehuen C6 site. e) Mat chip moved from its place of origin in Bahía Blanca plain and in f) Pehuen C6 site. g) Recolonized mat chip forming part of a new microbial surface. h) Mat erosional pockets and remnants in Paso Seco. i) Microbial structures shown in a), d), h) can be recognized in a sedimentary core. Erosion of the microbial mat (black arrow); sand deposition on microbial mat where mat chips are presented in the sandy matrix (yellow arrows). Microbial mats observed above the sand layer (white arrow). The direction of the solar illumination is indicated (yellow) in c), d).



el primer paso para la preservación de la forma o elemento incorporado a la superficie (Fig. 11).

Los estudios realizados sobre seguimiento de huellas en matas microbianas en la planicie de marea del estuario de Bahía Blanca (Carmona *et al.*, 2011) coinciden con Marty *et al.* (2009) y Dai *et al.* (2015)

donde se ha identificado que la naturaleza de la mata (espesor y contenido de agua) y las características del sedimento subyacente (tamaño de sedimento, laminación, contenido de agua) son factores cruciales para la preservación de la morfología de la huella. El contenido de agua intersticial en los sedimentos

Figura 15. Preservación de huellas. a) Huella generada por pisadas sobre mata microbiana actual con el sedimento subyacente saturado en agua. Se puede observar la gruesa mata microbiana de ~1 cm al romperse en el reborde de la huella (flecha). Planicie supramareal del estuario de Bahía Blanca. b) Reborde en las huellas de los mega-mamíferos en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6, señaladas con la flecha. c) Detalle del reborde de las huellas presentadas en b). Se observa la erosión de las diferentes láminas superficiales que componen el reborde. d) Huellas de ave (ñandú) sobre matas microbianas en Paso Seco. Se observan óndulas en la superficie de la planicie colonizada. e) Huellas de mamíferos (posiblemente camélidos) preservadas en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6. f) Pisada de humano preservada en el sitio arqueológico Monte Hermoso I, en el nivel El Pisadero.

Figure 15. Preservation of footprints. a) Footprints on modern microbial mat with the underlying sediment saturated in water. The thick microbial mat of ~1 cm can be observed, on the cracked rim of the footprint. Supratidal plain of the Bahía Blanca Estuary. b) Footprint track of the mega-mammals in the Pehuen C6 site. The rim in the border of the footprint is marked with an arrow. c) Detail of the rim of the footprints showed in b) The lamination in the mat is exposed in the upper part of the eroded rim. d) Footprints of bird (*Rhea americana*) on microbial mats of Paso Seco. Ripples are observed on the surface of the colonized plain. e) Footprints of mammals (probably camelid) preserved in the Pehuen C6 site. f) Human footprint preserved in the Monte Hermoso I archaeological site, on the El Pisadero level.

de una planicie está determinado por la frecuencia de inundación de la marea. Cuando el agua de mar inunda el sector durante varios días consecutivos, los sedimentos están totalmente saturados en agua, como sucede en eventos de tormenta sumado a condiciones de sicigia (Fig. 15a, donde la planicie supramareal ha sido inundada 32 veces de 60 en un mes). Esta situación hace que la presión ejercida sobre un material con comportamiento plástico (una pisada sobre la mata microbiana) en conjunto con el sedimento subyacente saturado en agua, genere un reborde en la huella. Este mecanismo explicaría la morfología de las huellas de mega mamíferos encontradas en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Fig. 15b, c). En estos paleo-depósitos también se ha reconocido otro tipo de huellas de mamíferos y aves comparables con huellas actuales (Fig. 15d, e).

En la preservación de pisadas humanas del sitio arqueológico Monte Hermoso I (Bayon y Politis, 1996; Aramayo y de Bianco, 2009) (Fig. 15f) se observó que el sustrato está constituido por biolaminitas. En el nivel "El Pisadero", se ha reconocido intrusión de material en estado plástico de matas subyacentes a través de grietas o fracturas de esfuerzo generadas en el sedimento superior por el transitado de muchos individuos (Fig. 8h, i). La intrusión de las matas subyacentes por las fracturas de esfuerzo, generaron cordones redondeados de mata en superficie, las que experimentaron una litificación temprana con formación principalmente de dolomita y calcita magnesiana. En la superficie de estratificación se ha

podido observar un patrón irregular con tendencia a patrón poligonal de grietas de esfuerzo. La estructura sub-superficial con inyección o intrusión de mata a través de las grietas de esfuerzo (*intrudect cracks*) son similares a las reportadas por Tanner (1998). Asimismo, observaciones similares fueron realizadas por Morrow (1972), quien documentó protrusiones de crestas redondeadas en el sedimento suprayacente similares a las encontradas en el presente estudio.

Importancia de la determinación de presencia de actividad microbiana en la reconstrucción paleoambiental

Se ha comprobado que la presencia de matas microbianas enmascara el ambiente de depositación, ya que los sedimentos colonizados resisten un aumento en las condiciones hidrodinámicas de energía sin erosionarse. Así lo demuestran los trabajos de Noffke (2010) y Cuadrado *et al.* (2014) donde se han reportado mediciones de estabilidad de sedimentos en matas microbianas por la acción de corrientes y olas respectivamente, en relación con el diagrama de Shield's. Por su parte, Hagadorn y McDowell (2012) han demostrado en estudios de laboratorio, que las comunidades de microorganismos que crecen sobre la arena aumentan la velocidad de flujo requerida para desarrollar erosión (50 - 100% de aumento) según lo establecido en el diagrama de Hjulstr6m para sedimentos estériles. Estos resultados indican que las matas microbianas claramente modifican el umbral de erosión, aumentando el esfuerzo tan-

gencial necesario para erosionar la superficie sedimentaria (Andersen y Pejrup, 2011).

En la reconstrucción paleoambiental, la presencia de sedimento fino en alternancia con sedimento más grueso es interpretada como fluctuaciones de la energía. En el caso particular de ambientes costeros (estuarios, planicies de mareas) es frecuente la formación de estructuras heterolíticas que responden a la acumulación de arenas relacionadas con corrientes de marea y posterior depositación de finos en suspensión cuando ésta cesa. En las sucesiones sedimentarias también pueden existir pausas de fango, interrumpiendo la acumulación de arenas finas y originando una alternancia arena-finis. Sin embargo, rasgos semejantes también pueden corresponder a la presencia de biolaminaciones como las documentadas en el presente trabajo. Entonces, es imprescindible estudiar con detalle las laminaciones que se observan en un registro sedimentológico para poder inferir correctamente las condiciones dinámicas en un paleoambiente. Es necesario confirmar o desestimar la presencia de microorganismos en los sedimentos laminados dentro del contexto paleoambiental (p.e. en un ambiente costero). Su omisión puede conducir a una interpretación equivocada, ya que si los sedimentos están colonizados, el ambiente de formación podría ser de mayor energía del que reflejan los sedimentos *per se*.

Los resultados presentados en esta comparación entre el paleoambiente y el ambiente actual, con el reconocimiento de texturas y estructuras distintivas en sedimentos colonizados por microorganismos, junto con el análisis sedimentológico, microscópico, mineralógico han podido corroborar el desarrollo análogo al ambiente moderno en los sitios arqueológicos e icnológicos estudiados. Las localidades arqueológicas de La Olla y Monte Hermoso I se corresponderían con el desarrollo de una costa restringida como un estuario o laguna costera, confirmando la propuesta de Blasi *et al.* (2013). Por otro lado, se ha podido confirmar que las huellas preservadas en los paleoambientes Monte Hermoso I y yacimiento de Pehuen C6 se deben a la bioestabilización de la superficie, ya que las icnitas se encuentran asociadas con un conjunto de estructuras generadas por actividad microbiana.

CONCLUSIONES

La interacción de los microorganismos bentónicos

con la dinámica de los sedimentos ha sido subestimada durante mucho tiempo, a pesar que los procesos bióticos junto con los físicos desempeñan un papel importante en la formación de secuencias sedimentarias. El ambiente depositacional silico-clástico actual nos brinda respuestas acerca de estos procesos bióticos y físico-químicos que en conjunto generan características sedimentológicas particulares en los depósitos asociados con la presencia de actividad microbiana.

Uno de los primeros pasos para reconocer la presencia de microorganismos en las sedimentitas es encontrar analogías con estructuras o texturas mediante su observación directa en el ambiente actual. Los sedimentos que conforman los paleoambientes estudiados han expuesto texturas y diversas estructuras sedimentarias que en su conjunto son similares a las encontradas en sedimentos actuales colonizados por microorganismos, cumpliendo con este primer paso.

Luego, otros análisis como microscopía electrónica por barrido, permitieron corroborar la presencia de microorganismos (diatomeas bentónicas pennadas), minerales autigénicos como piritita y el aspecto general que demuestran presencia de SPE, de cianobacterias cocoides y posiblemente de filamentos de cianobacterias. Los análisis de difracción de rayos X permitieron corroborar la formación de minerales autigénicos en los depósitos del Pleistoceno-Holoceno. Asimismo, los análisis de secciones delgadas de sedimentitas muestran fábricas similares a las encontradas en el ambiente actual asociada a presencia de cianobacterias.

Los resultados de la comparación entre los depósitos del ambiente actual y los paleoambientes estudiados (La Olla, Monte Hermoso I y yacimiento de Pehuen C6) han permitido determinar las características sedimentológicas más comunes asociadas a la presencia de actividad microbiana, las que se pueden enumerar de la siguiente manera:

- Formación de laminación de espesor milimétrico a centimétrico, a veces con micro-ondulaciones, donde quedan registradas las unidades de bio-sedimentación y el ritmo de crecimiento de la biomasa, alternada con sedimentos clásticos. Esta alternancia está relacionada con las condiciones de calma (espesor de sedimentos finos con matriz orgánica) con condiciones de alta energía (sedimentos silico-clásticos de mayor tamaño).
- Distribución granulométrica bimodal, con modas

en las fracciones arena fina y limo, procedentes de las matas microbianas. Distribuciones con tendencia a la unimodalidad en las correspondientes a las capas de arena intercaladas entre las matas microbianas.

- Bioestabilización de sedimentos conduciendo a la preservación de huellas y rasgos erosivos.
- Porcentajes más elevados de materia orgánica de la sucesión en las láminas correspondientes a actividad microbiana.
- Reconocimiento de una micro-fábrica laminada en secciones delgadas.
- Formación de estructuras microbianas específicas (textura blíster, burbujas, domos) asociadas a la actividad microbiana: fotosíntesis, respiración.
- Efecto impermeabilizante del *biofilm* que permite la formación de ciertas estructuras microbianas (burbujas, domos, etc.) y la conservación de material orgánico tales como restos de vegetales (tallos, semillas) y madera.
- Efecto de plasticidad y cohesividad, que favorece la formación de ciertas estructuras (domos, pliegues, improntas, etc.) que complementa la bioestabilización de la superficie sedimentaria.
- Presencia de frústulos de diatomeas pennadas, bentónicas y de aguas mesohalobias a oligohalobias, reconocidas por microscopía electrónica.
- Presencia de carbonatos (calcita, aragonita, calcita magnésiana y dolomita), sulfatos (yeso, anhidrita), cloruros (halita).
- Presencia de minerales autigénicos como piritita, reconocidos bajo el microscopio electrónico.

Agradecimientos

El presente trabajo ha sido subsidiado con los proyectos PIP-CONICET N° 1282, ANPCyT 2015 N° PICT 2777 y PGI SECyT-UNS N° 24/H138. Se agradece la colaboración de C. Gutiérrez-Ayesta por la operación técnica del MEB; H. Ortiz y el equipo del Laboratorio de Petronomía de la UNS por la realización de los cortes delgados, a J. Spagnuolo por la determinación mineralógica en muestras actuales y a T. Manera por la visita al sitio icnológico Pehuen C6. A G. Politis por brindar algunas fotografías. Los autores agradecen al Editor de la revista, S. Richiano, por las sugerencias que permitieron mejorar la presentación del trabajo, como así también a H. Beraldi y un evaluador anónimo por los comentarios realizados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersen, T.J. y M. Pejrup, 2011. Biological influences on sediment behavior and transport. En E. Wolanski y D.S. McLusky (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science 2*. Academic Press, Waltham: 289-309.
- Aramayo, S.A. y T. Manera de Bianco, 1987. Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno tardío) en la localidad de Pehuen C6, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *IV Congreso Latinoamericano de Paleontología Actas Parte II: Carnívora, Artiodactyla y Aves:532-547*, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Aramayo, S.A. y T. Manera de Bianco, 1989. Nuevos hallazgos de mamíferos pleistocénicos en el yacimiento de Playa del Barco, provincia de Buenos Aires. *1° Jornadas Geológicas Bonaerenses Actas:701-712*, Tandil.
- Aramayo, S.A. y T. Manera de Bianco, 2009. Late Quaternary palaeoichnological sites from the southern Atlantic coast of Buenos Aires Province, Argentina: Mammal, Bird and Hominid Evidence. *Ichnos* 16:25-32.
- Aramayo, S.A., T. Manera de Bianco, N. Bastianelli y R. Melchor, 2015. Pehuen C6: Updated taxonomic review of a late Pleistocene ichnological site in Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 439:144-165.
- Aref, M., M.H. Basyoni y G.H. Bachmann, 2014. Microbial and physical sedimentary structures in modern evaporitic coastal environments of Saudi Arabia and Egypt. *Facies* 60:371-388.
- Baumgartner, L.K., R.P. Reid, C. Dupraz, A.W. Decho, D.H. Buckley, J.R. Spear, K.M. Przekop y P.T. Visscher, 2006. Sulfate reducing bacteria in microbial mats: Changing paradigms, new discoveries. *Sedimentary Geology* 185:131-145.
- Bayon, C. y G. Politis, 1996. Estado actual de las investigaciones en el sitio Monte Hermoso I. *Revista Arqueología* 6:83-115.
- Bay6n, C., T. Manera, G. Politis y S. Aramayo, 2011. Following the Tracks of the First South Americans. *Evolution: Education and Outreach* 4-2:205-216.
- Blasi, A., G. Politis y M.C. Bay6n, 2013. Palaeo-environmental reconstruction of La Olla, a Holocene archaeological site in the Pampean coast. *Journal of Archaeological Science* 40:1554-1567.
- Bose, S. y H.S. Chafetz, 2009. Topographic control on distribution of modern microbially induced sedimentary structures (MISS): a case study from Texas coast. *Sedimentary Geology* 213:136-149.
- Bournod, C.N., D.G. Cuadrado, N.B. Carmona, J.J. Ponce y J. Pan, 2014. Estructuras sedimentarias inducidas por actividad microbiana (ESIAM) en la planicie de marea de Puerto Rosales, estuario de Bahía Blanca. *Revista de la Asociaci6n Geol6gica Argentina* 71:331-344.
- Carmona, N.B., C.A. Bournod, J.J. Ponce y D.G. Cuadrado, 2011. The role of microbial mats in the preservation of bird footprints: a case study from the mesotidal Bahía Blanca estuary (Argentina). En N. Noffke y H.S. Chafetz (Eds.), *Microbial mats in siliciclastic depositional systems through time*. Society for Sedimentary Geology, Special Publication 101:37-45.
- Chafetz, H. y C. Buczynski, 1992. Bacterially Induced Lithification of Microbial Mats. *Palaios* 7:277-293.
- Cuadrado, D.G. y J. Pan, 2018. Field observations on the evolution of microbial reticulates in a modern siliciclastic coastal environment. *Journal of Sedimentary Research* 88:24-37.
- Cuadrado, D.G. y N.V. Pisani, 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., N.B. Carmona y C.N. Bournod**, 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., G.M.E. Perillo y A. Vitale**, 2014. Modern microbial mats in siliciclastic tidal flats: Evolution, structure and the role of hydrodynamics. *Marine Geology* 352:367-380.
- Cuadrado, D.G., J. Pan, E.A. Gómez y L. Maisano**, 2015. Deformed microbial mat structures in a semiarid temperate coastal setting. *Sedimentary Geology* 325:106-118.
- Dai, H., L. Xing, D. Marty, J. Zhang, W. Persons, H. Hu y F. Wang**, 2015. Microbially-induced sedimentary wrinkle structures and possible impact of microbial mats for the enhanced preservation of dinosaur tracks from the Lower Cretaceous Jiagan Formation near Qijiang (Chongqing, China). *Cretaceous Research* 53:98-109.
- Davis, R.A.**, 1968. Algal stromatolites composed of quartz sandstone. *Journal of Sedimentary Petrology* 38:953-955.
- Decho, A.W.**, 1990. Microbial exopolymer secretions in ocean environments: their role(s) in food webs and marine processes. *Oceanography Marine Biology* 28:73-153.
- de Souza Carvalho, I., L. Borghia y G. Leonardi**, 2013. Preservation of dinosaur tracks induced by microbial mats in the Sousa Basin (Lower Cretaceous), Brazil. *Cretaceous Research* 44:112-121.
- Dupraz, C. y P. Visscher**, 2005. Microbial lithification in marine stromatolites and hypersaline mats. *Trends in Microbiology* 13:429-38.
- Dupraz, C., R. Reid, O. Braissan, A. Decho, R. Norman y P. Visscher**, 2009. Processes of carbonate precipitation in modern microbial mats. *Earth-Science Reviews* 96:141-162.
- Eriksson, P.G., J. Schieber, E. Bouougri, G. Gerdes, H. Porada, S. Banerjee, P.K. Bose y S. Sarkar**, 2007. Classification of structures left by microbial mats in their host sediments. En J. Schieber, P.K. Bose, P.G. Eriksson, S. Banerjee, S. Sarkar, W. Altermann y O. Catuneanu (Eds.), *Atlas of Microbial Mat Features Preserved Within the Siliciclastic Rock Record*. Atlases in Geoscience 2. Elsevier, Amsterdam:39-52.
- Eriksson, P.G., S. Sarkar, P. Samanta, S. Banerjee, H. Porada y O. Catuneanu**, 2010. Paleoenvironmental Context of Microbial Mat-Related Structures in Siliciclastic Rocks. En J. Seckbach y A. Oren (Eds), *Microbial Mats. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology* vol. 14. Springer, Dordrecht: 73-110.
- Folk, R.**, 1954. The Distinction between grain size and mineral composition in sedimentary-rock nomenclature. *The Journal of Geology* 62:344-359.
- Freytet, P.**, 2003. Analyse d'un exemple de fossilization d'une trace de pas de Dinosaur (Liasinférieur des Causses). *Le Naturaliste Vendéen* 3:63-67.
- Gall, J.C.**, 1998. *Paleoecologie: paysages et environnements disparus*. Masson, Paris, 239 pp.
- Gallagher K.L., C. Dupraz y P.T. Visscher**, 2014. Two opposing effects of sulfate reduction on carbonate precipitation in normal marine, hypersaline, and alkaline environments: COMMENT. *Geology* 42: e313-e314.
- Gerdes, G., W.E. Krumbein y N. Noffke**, 2000. Microbial signatures in peritidal siliciclastic sediments: a catalogue. *Sedimentology* 47, 279-308.
- Gerdes, G.**, 2010. What are microbial mats? En J. Seckbach y A. Oren (Eds.), *Microbial Mats. Modern and Ancient Microorganisms in Stratified Systems*. Springer, Dordrecht: 5-28.
- Hagadorn, J.W. y C. McDowell**, 2012. Microbial influence on erosion, grain transport and bedform genesis in sandy substrates under unidirectional flow. *Sedimentology* 59:795-808.
- Knoll, A.**, 2008. Cyanobacteria and Earth History. En A. Herrero y E. Flores (Eds), *The Cyanobacteria: Molecular Biology, Genomics and Evolution*. Caister Academic Press, UK:1-20.
- Krumbein, W.E.**, 1994. The year of the slime. En W.E. Krumbein, D.M. Paterson y L.J. Stal (Eds.), *Biostabilization of sediments*. Biblioteks- und Information system der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg, (BIS) -Verlag, Oldenburg: 1-7.
- Maisano, L., I.E. Quijada, J. Pan y D.G. Cuadrado**, 2017. Precipitación temprana de carbonato en presencia de matas microbianas en un ambiente silicoclástico. *XX Congreso Geológico Argentino*, Actas: 76-80, San Miguel de Tucumán.
- Manera de Bianco, T. y S.A. Aramayo**, 2003. Primer registro de huellas de Equidae en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen C6 (Pleistoceno tardío) provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 40: Suplemento: 61R.
- Margulis, L. y M.F. Dolan**, 2002. *Early life: evolution on the Precambrian Earth*. Jones and Bartlett Publishers, UK, 168 pp.
- Marty, D., A. Strasser y C.A. Meyer**, 2009. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: Implications for the study of fossil footprints. *Ichnos* 16:127-142.
- McNamara, M.E., P. J. Orr, S.L. Kearns, L. Alcalá, P. Anadón y E. Peñalver**, 2009. Soft-tissue preservation in Miocene frogs from Libros, Spain: Insights into the genesis of decay microenvironments. *Palaios* 24:104-117.
- Morrow, D.**, 1972. An injection structure in a Permian limestone. *Journal of Sedimentary Petrology* 4:230-235.
- Noffke, N.**, 1999. Erosional remnants and pockets evolving from biotic-physical interactions in a Recent lower supratidal environment. *Sedimentary Geology* 123:175-181.
- Noffke, N.**, 2010. *Microbial Mats in Sandy Deposits from the Archean Era to Today*. Springer-Verlag, Berlin, 200 pp.
- Noffke, N. y D. Paterson**, 2008. Microbial interactions with physical sediment dynamics, and their significance for the interpretation of Earth's biological history. *Geobiology* 6:1-4.
- Noffke, N., G. Gerdes, T. Klenke y W.E. Krumbein**, 2001. Microbially induced sedimentary structures - a new category within the classification of primary sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Research* 71:649-656.
- Noffke, N., G. Gerdes y T. Klenke**, 2003. Benthic cyanobacteria and their influence on the sedimentary dynamics of peritidal depositional systems (siliciclastic, evaporitic salty, and evaporitic carbonatic). *Earth-Science Reviews* 62:163-176.
- Pan, J., C.N. Bournod, N.V. Pizani, D.G. Cuadrado y N.B. Carmona**, 2013. Characterization of microbial mats from a siliciclastic tidal flat (Bahía Blanca estuary, Argentina). *Geomicrobiology Journal* 30:665-674.
- Pan J., C.N. Bournod, D.G. Cuadrado, A. Vitale y M.C. Piccolo**, 2013. Interaction between estuarine microphytobenthos and physical forcings: the role of atmospheric and sedimentary factors. *International Journal of Geosciences* 4:352-361.
- Pan J., Cuadrado D.G., Gómez E.A., Raniolo L.A. y Maisano L.**, 2015. Tidal sedimentation under high-energy influence: physical and biological interactions. *9th International Conference on Tidal Sedimentology* Actas en CD, Puerto Madryn, Argentina.
- Paterson, D.M.**, 1994. Microbiological mediation of sediment

- structure and behaviour. En L.J. Stal y P. Caumette (Eds.), *Microbial Mats*. Springer-Verlag, Berlin: 97-109.
- Pisani, N.V., D.G. Cuadrado y E.R. Parodi**, 2006. Estudio preliminar de los efectos del dragado sobre aspectos bio-sedimentológicos de las planicies de marea. *Geoacta* 31:33-39.
- Porada, H. y G. Druschel**, 2010. Evidence for participation of microbial mats in the deposition of the siliciclastic "ore formation" in the Copperbelt of Zambia. *Journal of African Earth Sciences* 58:427-444.
- Quijada, I.E., D.G. Cuadrado, L. Maisano y J. Pan**, 2017. Carbonate precipitation in microbial mats developed in a siliciclastic coastal environment. *33rd International Meeting of Sedimentology*. IAS Abstract: 734, Toulouse, Francia.
- Schieber, J.**, 1986. The possible role of benthic microbial mats during the formation of carbonaceous shales in shallow Mid-Proterozoic basins. *Sedimentology* 33:521-536.
- Schieber, J.**, 1999. Microbial mats in terrigenous clastics: the challenge of identification in the rock record. *Palaios* 14:3-12.
- Schieber, J.**, 2004. Microbial mats in the siliciclastic rock record: a summary of diagnostic features. En P.G. Eriksson, W. Altermann, D. Nelson, W.U. Mueller, O. Catuneanu y K. Strand (Eds.), *The Precambrian Earth: Tempos and Events*, Developments in Precambrian Geology, Elsevier: 663-272.
- Shepard, R.N. y D.Y. Sumner**, 2010. Undirected motility of filamentous cyanobacteria produces reticulate mats. *Geobiology* 8:179-190.
- Schnack, E.J., F.I. Isla, F.D. De Francesco y E.E. Fucks**, 2005. Estratigrafía del Cuaternario marino tardío en la Provincia de Buenos Aires. En R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías, (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, Relatorio 16° Congreso Geológico Argentino*: 159-182, La Plata.
- Stolz, J.F.**, 2000. Structure of Microbial Mats and Biofilms. En R. Riding y S. Awramik (Eds.), *Microbial Sediments*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 1-8.
- Stoodley, P., I. Dodds, J.D. Boyle y H.M. Lappin-Scott**, 1999. Influence of hydrodynamics and nutrients on biofilm structure. *Journal of Applied Microbiology* 85:19S-28S.
- Stoodley, P., K. Sauer, D.G. Davies y J.W. Costerton**, 2002. Biofilms as complex differentiated communities. *Annual Review of Microbiology* 56:187-209.
- Tanner, P.W.**, 1998. Interstratal dewatering origin for polygonal patterns of sand-filled cracks: a case study from late Proterozoic metasediments of Islay, Scotland. *Sedimentology* 45:71-89.
- Van Lith, Y.V., R. Warthmann, C. Vasconcelos y J.A. McKenzie**, 2003. Microbial fossilization in carbonate sediments: a result of the bacterial surface involvement in dolomite precipitation. *Sedimentology* 50:237-245.
- Walkley, A. y I.A. Black**, 1934. An examination of Degtjareff method for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science* 37:29-38.
- Zavala, C., S. Grill, D. Martínez, H. Ortiz y R. González**, 1992. Análisis paleoambiental de depósitos cuaternarios. Sitio paleoicnológico Monte Hermoso I, Provincia de Buenos Aires. *3ras Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses Actas*: 31-3, La Plata.