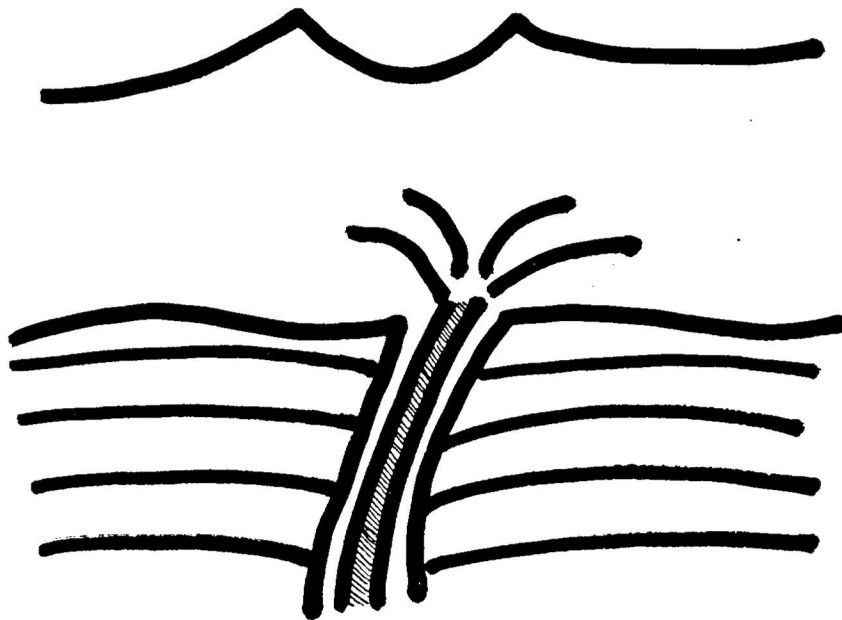


ICNOLOGIA
DE LES CONQUES MARINES PLIOCENES DEL MARGE
NORD-OCCIDENTAL DE LA MEDITERRÀNIA



043 GIBERT ATIENZA
Jordi Maria de Gibert Atienza
Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona
Novembre 1995



Departament de Geologia dinàmica, Geofísica i Paleontologia

UNIVERSITAT DE BARCELONA

**ICNOLOGIA
DE LES CONQUES MARINES PLIOCENES DEL MARGE
NORD-OCCIDENTAL DE LA MEDITERRÀNIA**

Memòria realitzada per JORDI MARIA DE GIBERT ATIENZA al Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia de la Universitat de Barcelona sota la direcció del Dr. Jordi Martinell Callicó per optar al grau de Doctor en Geologia.

Barcelona, Novembre de 1995

El Doctorant, Jordi M. de Gibert

El Director, Jordi Martinell

Aquest treball ha estat finançat per una beca de Formació de Professorat Universitari del Ministeri d'Educació i Ciència emmarcada dintre dels projectes PB 90-0489 i PB 94-0946 de la DGICYT.

Primera cuestión: ¿Si durante el período pliocénico superaba en belleza nuestra comarca á la época actual, la hubiera también superado en utilidades para el hombre?

Consideradas á la luz de las necesidades humanas las condicionaes físicas del país, y comparadas las utilidades que el hombre hubiera podido sacar de las condiciones en que se presentaba la comarca con las que reporta y puede reportar en la actualidad, se concluye fácilmente que éstas superan a aquéllas.

Efectivamente; de este brazo de mar y bahía poblados de toda suerte de peces, crustáceos, moluscos y radiados, según las épocas, las utilidades que hubiera podido sacar el hombre, á más de los productos de la pesca ordinaria, hubieran podido ser el establecimiento fácil de viveros para especies litorales útiles, y otras varias pesquerías; el disponer de un puerto grande y segurísimo para sus embarcaciones; el poderse edificar quintas de recreo en toda esta ribera, de vegetación entonces exuberante, y gozar de bellísimo panorama y de clima más igual y agradable.

Pero en cambio sus viviendas hubieran debido estar emplazadas en el terreno desigual y montañoso que circuía el mar, en vez de poderlas tener, como hoy, en terreno llano y sumamente igual; los productos útiles de la tierra hubieran sido escasos y nada variados en comparación del rico surtido de frutas, cereales, hortalizas y legumbres que de continuo los deltas de Besós y Llobregat, á la sazón por el mar ocupados, suministran á la capital y suburbios; los de la caza se hubieran reducido á los animales silvestres y aves de paso, y apenas se hubiera conocido la de las aves acuáticas y amigas de pantanos y lagunas; la ciudad no hubiera podido desarrollarse con tanta holgura, y, por tanto, no hubiera podido ser, como ahora Barcelona, capital floreciente é industriosa, y emporio del trabajo y del comercio en el Mediterráneo.'

Catálogo de la fauna y flora fósiles contenidas en los depósitos pliocénicos de la cuenca del Bajo Llobregat y llano de Barcelona

Jaime Almera, 1907

ÍNDEX

0. PRESENTACIÓ DE L'OBRA	
0.1. Motius i objectius d'aquest estudi.....	1
0.2. Metodologia.....	1
0.3. Pla de l'obra.....	2
1. ICNOLOGIA. CONCEPTES I APLICACIONS	
1.1. Introducció.....	5
1.2. Icnotaxonomia.....	10
1.3. Biologia de les traces.....	13
1.4. Tafonomia de les traces.....	33
1.5. Ecologia de les traces.....	39
1.6. Glossari terminològic.....	54
2. LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL INTRODUCCIÓ GEOLÒGICA	
2.1. Marc estructural.....	61
2.2. Origen i evolució de les conques pliocenes del marge nord-occidental de la Mediterrània.....	63
3. ICNOLOGIA DE LES CONQUES PLIOCENES DE LA MEDITERRÀNIA OCCIDENTAL	
3.1. El Baix Ebre.....	69
3.2. El Baix Llobregat.....	91
3.3. L'Alt Empordà.....	119
3.4. El Rosselló.....	133
3.5. L'Orb.....	143
3.6. El Rhône.....	149
3.7. El Var.....	157
3.8. Discussió general.....	171
4. ICNOLOGIA SISTEMÀTICA	
4.1. Traces de locomoció superficials.....	195
4.2. Estructures d'habitació simples.....	197
4.3. Sistemes de galeries.....	199
4.4. Estructures amb envans.....	207
4.5. Excavacions sinuoses.....	211
5. CONCLUSIONS	
5.1. Conclusions sistemàtiques.....	225
5.2. Conclusions parcials.....	225
5.3. Conclusions generals.....	229
RESUM EN ANGLÈS.....	233
BIBLIOGRAFIA.....	245
LÀMINES.....	265

0. PRESENTACIÓ DE L'OBRA

0. PRESENTACIÓ DE L'OBRA

0.1. Motius i objectius d'aquest estudi

Les conques pliocenes del sector Nordoccidental de la Mediterrània - Baix Ebre, Baix Llobregat i Alt Empordà a Catalunya, i Rosselló, Orb, Rhône i Var a França - eren conegudes ja per paleontòlegs i geòlegs del segle passat. A Catalunya els treballs d'Almera (1894, 1907) a les conques del Baix Llobregat i Alt Empordà, i a França els de Fontannes (1879-1882) a les conques del Rosselló i del Rhône van representar les primeres aportacions importants i completes al coneixement de la geologia del Pliocè de la Mediterrània nord-occidental. Al llarg d'aquest segle els treballs han sovintejat, especialment en els darrers 20 anys en que s'han dut a terme nombrosos i diversos estudis gràcies a la col.laboració d'investigadors de diversos centres francesos i catalans, principalment de les universitats de Montpeller i Barcelona. Això permet que actualment es disposi d'un ampli coneixement sobre les conques d'aquesta regió en camps diversos: paleontologia (incloent diferents grups: polen, foraminífers, mol.luscs, vertebrats), estratigrafia, sedimentologia, paleogeografia, paleoclimatologia, etc. Les síntesis més recents poden ser trobades a Martinell (1988) per a les conques catalanes i a Clauzon *et al.* (1990) per a les franceses. Dintre de tot aquest ampli estat de coneixement, els estudis icnològics han estat escassos excepte pel que fa a aspectes relacionats amb la bioerosió en les conques catalanes (Martinell & Domènech 1995 entre d'altres). Tenint en compte aquesta situació es va iniciar l'estudi icnològic del Pliocè mediterrani nord-occidental amb els objectius de completar els estudis referents a bioerosió i iniciar una nova línia de treball en el camp de la bioturbació. Les dades icnològiques presentades en aquesta obra aporten una nova contribució al coneixement paleontològic, paleoecològic i sedimentològic de les conques estudiades, permeten establir comparacions entre elles i extreure consideracions de tipus més global.

0.2. Metodologia

La realització d'aquest estudi es basa fonamentalment en una exhaustiva recollida de dades de camp. Aquesta tasca s'ha concretat en l'aixecament de perfils estratigràfics, en alguns casos de detall, emfasitzant aquells aspectes d'interès icnològic com són la caracterització d'icnofàbriques i la identificació d'icnotaxons. Els aspectes paleontològics de les seccions han estat completats en alguns casos amb la recollida de mostres amb l'objectiu de caracteritzar el contingut macro i micropaleontològic dels materials. Tot això s'ha dut a terme en diversos afloraments de les set conques estudiades. Malgrat això els resultats obtinguts són

comparativament diferents entre les diverses conques. Les conques del Baix Ebre, Rosselló i Var, per la seva riquesa icnològica i la del Baix Llobregat per la varietat entre els diferents afloraments, han proporcionat un major nombre de dades que ha permès un tractament més extens. D'entre les restants conques, l'Alt Empordà per les seves característiques sedimentàries no ha fornint un important registre de la bioturbació però sí de la bioerosió. A la conca d'Orb, una única secció aflora en condicions de ser estudiada, i per les seves peculiars característiques ha permès obtenir interessants resultats. Finalment, la conca del Rhône, la més extensa de totes, no ha pogut ser estudiada en la seva totalitat, en part per la seva extensió i en part per la dificultat de localitzar alguns dels principals afloraments. Per això, en aquesta conca s'ha estudiat una única secció que malgrat ser representativa no permet establir conclusions a nivell de conca. Malgrat les diferències en el tractament de cada conca, s'ha cregut oportú abarcar-les totes per poder comparar les diferents seccions.

0.3. Pla de l'obra

El primer capítol d'aquest treball ("Icnologia. Conceptes i aplicacions") constitueix una síntesi actualitzada dels aspectes generals i conceptuals del coneixement icnològic. En aquest capítol s'ha volgut fer una aproximació una mica diferent de la dels tractats més clàssics, emfasitzant els aspectes biològics i tafonòmics.

El capítol 2 ("La Mediterrània Occidental. Introducció geològica") pretén proporcionar el context geodinàmic de les conques estudiades i explicar la seva història dintre del més ampli marc de la Mediterrània.

En el capítol 3 ("Icnologia de les conques pliocenes de la Mediterrània nord-occidental") s'emprén l'estudi icnològic de les diferents conques. Cada subcapítol aborda una de les conques sempre seguint un mateix esquema: una part introductòria (situació geogràfica i geològica, antecedents), una síntesi estratigràfica i paleogeogràfica, l'estudi icnològic i sedimentològic, un apartat de discussió d'aquells aspectes més interessants i, finalment, una breu descripció dels icnotaxons reconeguts. El darrer subcapítol s'ocupa de donar una visió més global de les observacions i conclusions dels capítols previs, comparant el contingut icnològic de les diferents conques.

En el capítol "Icnologia Sistemàtica" (capítol 4) es tracten els aspectes taxonòmics i paleoetològics d'alguns dels icnotaxons. No pretén oferir una

sistemàtica exhaustiva sinó només d'aquelles formes que pel fet de ser les més comunes, peculiars i/o ben preservades mereixen un estudi detallat.

Les Conclusions (capítol 5) han estat separades en tres apartats, sistemàtiques, parcials (fent referència a cada conca) i generals (fent referència al conjunt de les conques).

**1. ICNOLOGIA.
CONCEPTES I APLICACIONS**

1. ICNOLOGIA. CONCEPTES I APLICACIONS

1.1. Introducció

Les traces fòssils són evidències de l'activitat vital dels organismes que han estat conservades en el registre sedimentari. Per les seves característiques genètiques són alhora entitats sedimentàries i paleobiològiques. Aquesta dualitat fa que els icnofòssils comparteixin característiques d'ambdues i puguin alhora aportar dades qualitativament diferents en l'estudi del registre fòssil. L'icnologia (disciplina que s'ocupa de les traces) és de fet un camp amb múltiples relacions amb àrees tan diverses com la paleobiologia, la paleoecologia, la sedimentologia, les reconstruccions paleoambientals, l'estratigrafia o la geoquímica; i és per tant, eina indispensable en Paleontologia i Geologia Sedimentària.

1.1.1. Terminologia general

En sentit ampli, l'icnologia s'ocupa de l'estudi de les estructures biogèniques. Una estructura biogènica és qualsevol evidència tangible de l'activitat d'un organisme exceptuant el propi organisme o les seves parts. Dintre d'aquest concepte hi tenen cabuda diversos grups d'estructures amb característiques pròpies:

- **Estructures de bioerosió.** Són estructures biogèniques produïdes en substrat dur. Inclouen perforacions (per a habitació), orificis (per a depredació), rascades, llimadures, marques d'incrustació i estructures de duròfags.
- **Estructures de bioturbació.** Són aquelles produïdes en substrats sedimentaris no litificats. Inclouen excavacions, pistes, rastres, estructures de penetració d'arrels, etc.
- **Estructures de biodeposició.** Són estructures resultat de la producció o concentració de sediment per acció d'organismes com copròlits o pèllets.
- **Estructures de biostratificació.** Inclouen estratificacions produïdes per activitat biològica com per exemple estromatòlits, laminacions algals o gradacions biogèniques.

Les estructures dels tres primers grups quan esdevenen fòssils constitueixen el que pròpiament anomenem traces fòssils o icnofòssils. El terme estructura sedimentària biogènica és utilitzat per incloure les estructures de bioturbació, biodeposició i biostratificació. Tots aquests termes (en anglès) han estat recollits per Ekdale *et al.* (1984) i Frey & Pemberton (1985).

Alguns autors (Frey & Pemberton 1985, Donovan 1994) inclouen altres fòssils, com ara els ous, com a estructures biogèniques.

1.1.2. Traces fòssils i fòssils d'organismes

Les traces fòssils presenten un conjunt de característiques que les fa diferents en molts aspectes dels fòssils d'organismes. Aquestes diferències són les responsables que la informació que es pot obtenir d'uns i de les altres sigui també diferent encara que tot sovint complementària. Algunes d'aquestes característiques són:

- Registre del comportament. Les traces fòssils enregistren l'activitat vital dels organismes i el seu comportament. Només en alguns casos tenen alguna relació directa amb l'anatomia del productor. Els fòssils d'organismes, en canvi, sempre mostren totalment o parcial les característiques anatòmiques de l'entitat biològica de que provenen.

- Registre fòssil d'organismes sense esquelet dur. Les traces fòssils són sovint produïdes per organismes de cos tou que d'altra manera, només ocasionalment deixarien algun tipus de registre de la seva presència.

- Àmplia dispersió temporal. La majoria dels icnofòssils són coneguts per llargs períodes de temps geològic, alguns d'ells durant tot el Fanerozoic. Aquesta característica restringeix molt el seu ús en biostratigrafia però permet la comparació paleoecològica entre roques d'edats molt diferents, fet poc habitual amb fòssils d'organismes.

- Estreta dispersió de fàcies. Aquesta característica dona als icnofòssils un gran valor des del punt de vista paleoambiental.

- Absència de desplaçament secundari. Les traces fòssils, a diferència dels fòssils d'organismes, rarament es troben transportades. Els processos que podrien produir aquest transport generalment provoquen la destrucció de les estructures.

- Preferència per sediments clàstics. Els dipòsits clàstics mostren una especial tendència a incloure traces fòssils. Sovint aquests mateixos sediments no contenen fòssils d'organismes, de manera que l'única informació paleontològica que d'ells podem obtenir és de tipus icnològic.

1.1.3. Principis de l'icnologia

En l'estudi de les traces fòssils cal tenir en compte una sèrie de problemes peculiars que aquestes presenten i que no ho són pas per altres tipus de fòssils. Aquestes consideracions van ser enumerades per Ekdale *et al.* (1984) sota el nom de Principis de la Icnologia. Aquests són quatre que seguidament comentarem (fig. 1):

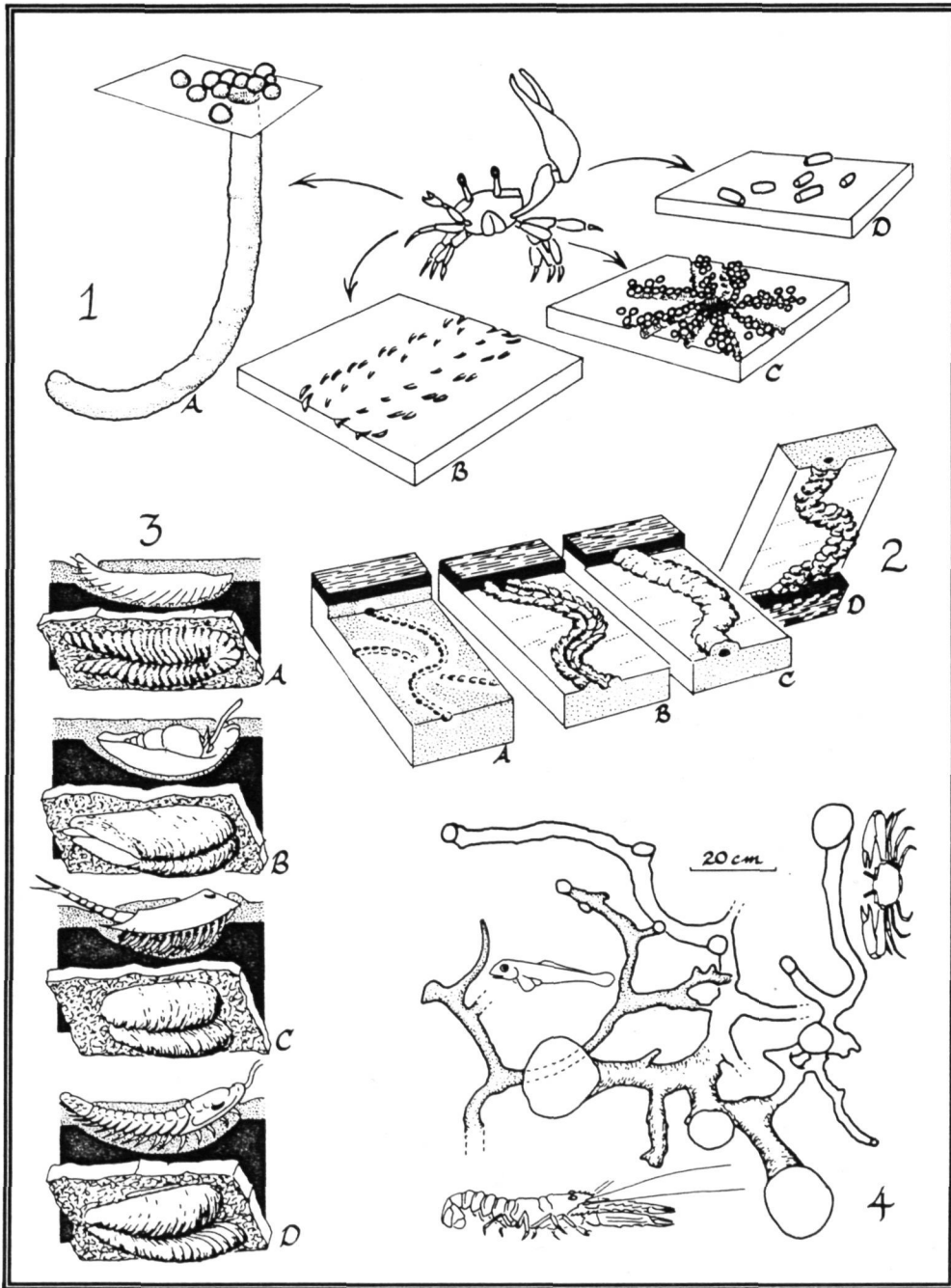


Figura 1. Els quatre principis de l'icnologia (Ekdale et al. 1984). 1. Diverses traces produïdes per un únic organisme, el cranc *Uca*: A. Cau d'habitació (igen, *Pylonichnus*), B. Rastre de locomoció (igen. *Diplichnites*), C. Pista de pastura a l'entrada del cau, D. Pèl.lets fecals. 2. Diferents traces fòssils (A. *Scalarituba*, B. *Nereites*, C i D. *Neonereites*) produïdes per similars comportaments però sota diferents condicions preservacionals. 3. Diferents organismes (A. *Aphrodite*, un poliquet, B. un gasteròpode nassarid, C. un notostraci, D. un trilòbit) produint un mateix tipus de traça fòssil (igen. *Rusophycus*). 4. Sistema de galeries resultat de la connexió dels caus d'un peix (*Lesuentigobius*), un cranc (*Goneplax*) i un escamarlà (*Nephrops*).

Figure 1. The four principles of ichnology (Ekdale et al. 1984). 1. Several traces produced by an only organism, the crab *Uca*: A. Dwelling burrow (igen. *Pylonichnus*), B. Trackway (igen. *Diplichnites*), C. Grazing trails around the burrow opening, D. Faecal pellets. 2. Different trace fossils (A. *Scalarituba*, B. *Nereites*, C and D. *Neonereites*) produced by similar behaviours under different preservational settings. 3. Different organisms (A. the polychaete *Aphrodite*, B. a nassaridae gastropod, C. a notostracan, D. a trilobite) producing the same resting trace (igen. *Rusophycus*). 4. Complex burrow resulting from the connection of a fish (*Lesuentigobius*) burrow, a crab (*Goneplax*) burrow and a lobster (*Nephrops*) burrow.

- Un mateix individu o una única espècie poden produir diferents estructures corresponents a diferents models de comportament. Aquest fenomen és molt habitual. Per exemple el cranc violinista (*Uca*) viu en un cau de tipus *Psilonichnus*, a l'entrada del qual pot haver un conjunt de traces radials de pastura; quan es desplaça per la superfície deixa un rastre de tipus *Diplichnites*; a més pot produir diferents tipus de pèllets, bé siguin d'excavació o de defecació (fig. 1.1).

- Un mateix individu o una única espècie poden produir diferents estructures corresponents a un comportament idèntic en diferent substrat. En sediments fins suficientment consistents, per exemple, es poden preservar estructures a les parets, resultants de l'activitat excavadora del productor, que difícilment serien reconeixibles en sorres. Un exemple clàssic d'aquest principi és el que protagonitzen els icnogèneres *Nereites*, *Neonereites* i *Scalarituba* (fig. 1.2). Els tres són resultat del mateix tipus d'activitat i les seves variacions deriven de la posició de producció respecte una interfase sorra-argila.

- Diferents organismes poden produir estructures idèntiques quan es comporten de manera similar. Un clar exemple és l'icnogènere *Skolithos*. Es tracta de tubs verticals que poden ser produïts per diferents grups de cucs (sipuncúlids, forònids, poliquets), per anèmones, per insectes o aranyes i inclús per peixos (Bromley 1990). De la mateixa manera, l'icnogènere *Rusophycus* pot haver estat produït per diversos organismes (fig. 1.3). Un exemple extrem d'aquest principi va ser mostrat per Gibert (1994) que va assenyalar la similitud entre traces actuals de bicicleta i traces fòssils de peixos.

- Una única estructura biogènica pot haver estat construïda per diversos organismes d'espècies diferents. No es rar que alguns caus complexes (tipus *Thalasinoides*) en medis marins siguin compartits per diferents tipus d'artròpodes o peixos (fig. 1.4).

1.1.4. Desenvolupament històric de l'icnologia

Diferents autors s'han ocupat de la història de l'icnologia (Osgood 1970 1975, Häntzschel 1975, Frey & Seilacher 1980, Ekdale *et al.* 1984, Frey & Pemberton 1985). De tots aquests treballs cal destacar els d'Osgood (1975) i Ekdale *et al.* (1984) com els més complets. Ambdós coincideixen en reconèixer diferents períodes en el desenvolupament de la paleoicnologia d'invertebrats (cal considerar que la de vertebrats va seguir un camí apart ja des de principis del segle XIX).

El primer d'aquests períodes, anomenat l'Edat dels Fucoids (Osgood 1975), s'estendria fins la dècada dels 80, en el segle passat. Durant aquesta època la gran

majoria de les traces fòssils eren considerades algues. Al 1823, Brongiar^{*} va crear el gènere botànic *Fucoides*, on va incloure gran quantitat de fòssils molts d'ells avui en dia reconeguts com a traces. De la mateixa manera molts altres icnofòssils com ara *Chondrites*, *Cruziana* i tots els icnogèneres amb terminació *-phycus* eren considerats taxons botànics. Aquesta atribució de moltes traces fòssils al regne vegetal era resultat de la semblança morfològica, en especial d'algunes formes ramificades.

Mentre va durar aquesta Edat dels Fucoids es van publicar alguns treballs puntuals sobre icnologia, encara que van ser pocs i van passar bastant desapercebuts (Hitchcock 1858, Logan 1860^{*}, Muller 1880^{*}).

Només alguns científics (Dawson, Hitchcock, James i Sharle) es van qüestionar el caràcter vegetal dels fucoids en aquest període. Cal esperar els treballs del paleobotànic suec Alfred Narthost (1875^{*} 1881^{*}) perquè comenci el que Osgood va anomenar el Període de Controvèrsia. Narthost va arremetre contra els fucoids, atribuint-los a traces d'activitat animal o a estructures inorgàniques. Durant els últims anys del segle s'estableix una veritable batalla dialèctica entre Narthost (1881^{*} 1886^{*}) i els defensors dels fucoids liderats per Lebesconte (1883^{*} 1886^{*}), Saporta (1881^{*} 1882^{*} 1884^{*}) i Delgado (1910^{*}). A principis del segle XX, s'imposen finalment les idees de Narthost i, en conseqüència, la comunitat científica va rebutjar l'origen vegetal dels fucoids i va acceptar l'origen biogènic de gran part d'ells. Malgrat tot, el reconeixement dels icnofòssils com a tals, no va anar seguit d'un immediat interès pels mateixos. No és fins la dècada dels 20 del nostre segle que l'estudi de les traces biogèniques no comença a ser considerat per alguns investigadors un camp potencialment important.

El naixement de l'icnologia com a disciplina científica podria ser situat a l'institut marí *Seckenberg am Meer* a Wilhemshaven. En aquesta localitat alemanya, Othenio Abel (1935) i Rudolf Richter (1925^{*}, 1927^{*}, 1931^{*}, 1934^{*}) van començar a treballar en la observació de la producció d'estructures sedimentàries biogèniques en sediments no consolidats moderns, per estudiar la seva preservació com a traces fòssils en roques antigues. A partir d'aquí proliferen els treballs, en la seva majoria d'autors alemanys (Hundt 1931^{*}, Magdefran 1934^{*}, Dahmer 1937, Caster 1938^{*}, Hantzschel 1930, 1939^{*}, Brady 1939^{*}, 1947^{*}, Linck 1942^{*}, Howell 1943^{*}, 1946^{*}). En aquest context s'enmarca el període anomenat per Osgood Desenvolupament per a una visió moderna

* Aquestes cites no han estat directament consultades sinó que són referències obtingudes d'Osgood (1970).

Encara que cal considerar Richter i Abel com els pares de l'icnologia moderna, van ser Häntzschel i Seilacher, també alemanys, els que van posar les bases, durant els anys 50 i 60, per al seu posterior desenvolupament.

Häntzschel va ser l'icnotaxònom capdavanter fins la seva mort al 1972. Aquest autor va posar ordre i catalogar els icnogèneres coneguts, determinant les sinonímies corresponents i oferint breus i clares descripcions. La seva tasca va quedar recollida en les dues edicions del capítol sobre traces fòssils del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (1962, 1975) i en el del *Fossilium Catalogus* (1965).

Per la seva banda, la tasca de Seilacher va ser la d'establir uns principis bàsics i aclarir els conceptes fonamentals de l'icnologia. Seilacher va crear les classificacions preservacional i etològica, i va proposar unes icnofàcies amb importants implicacions batimètriques i sedimentològiques (1953, 1955, 1964, 1967).

Un altre autor que també ha de ser considerat en aquest primera època de l'icnologia moderna és el francès Lessertisseur. Aquest investigador va publicar en el 1955 el primer tractat sobre traces fòssils. Aquesta obra malgrat la seva qualitat ha estat poc referida en la majoria de la bibliografia posterior.

La feina de Häntzschel i Seilacher va permetre el ràpid desenvolupament de la paleoicnologia a partir dels anys 70. Es publicaren tractats monogràfics com els de Frey (1975), Basan (1978), Ekdale *et al.* (1984) i Bromley (1990). Aquestes obres han permès fonamentar les bases de la paleoicnologia que pot ser ja considerada una ciència adulta i una eina indispensable en diversos camps de les Ciències Geològiques i Biològiques.

1.2. Icnotaxonomia

L'icnotaxonomia és un sistema formal de classificació jeràrquica dels icnofòssils. Diversos autors han abordat el tema de l'icnotaxonomia i la seva problemàtica (Osgood 1970, Häntzschel 1975, Pemberton & Frey 1982, Bromley 1990, Rindsberg 1990, Magwood 1992). Els principals problemes en taxonomia icnològica provenen del propi caràcter dels objectes implicats que no són veritables entitats biològiques sinó estructures resultants de l'activitat dels organismes.

1.2.1. Desenvolupament i estat actual de l'icnotaxonomia

L'icnotaxonomia es fonamenta en una nomenclatura binomial similar a la zoològica o la botànica. L'ús d'aquest tipus de nomenclatura és conseqüència del fet que originalment la majoria de les traces fòssils van ser descrites com organismes

fòssils, especialment algues (veure Edat dels Fucoids al apartat 1.1.3) i per tant anomenades segons el sistema binomial corresponent. Malgrat el posterior reconeixement de la seva veritable natura de traces biogèniques, el sistema de nomenclatura es va mantenir.

Fins a l'any 1961, la taxonomia de les traces fòssils no va ser abordada de manera formal. En aquell any, la Comissió Internacional de Nomenclatura Zoològica (ICZN) va invalidar els taxons creats per designar el treball dels animals, excepte aquells proposats abans de 1930. Aquests últims podien entrar en competència per sinònimes amb els taxons zoològics (Art. 24b iii). Aquesta solució deixava els icnofòssils pràcticament fora del Codi. Davant d'aquesta situació els icnòlegs van reaccionar en dues direccions diferents. D'una banda alguns autors (Sarjeant & Kennedy 1973, Sarjeant 1979) van proposar la creació d'un Codi de nomenclatura propi pels icnofòssils que fos independent del Codi zoològic. Altres (Häntzschel & Kraus 1972), en canvi, eren partidaris d'acomodar-los de manera satisfactòria dintre del ICZN. Aquesta darrera opció va prosperar i des del 1985, tots els icnotaxons s'inclouen dintre de l'ICZN existint normatives específiques per a ells (Rindsberg 1990):

- Els taxons biològics i icnològics no poden ser considerats sinònims (Art. 23g iii, 42b). Aquesta norma impedeix que el terme que designa una estructura biogènica pugui competir amb el que rep el seu productor. Això permet en determinats casos (quan coneixem la identitat del productor) designar un icnofòssil de dues maneres; per exemple: *Ophiomorpha nodosa* (icnotaxó) o cau de *Callianassa major* (taxó zoològic).
- Els taxons biològics i els icnològics competeixen per qüestions d'homonímia (Art. 55a, 56a, 57a). El mateix nom no pot correspondre alhora a un taxó icnològic i a un biològic. En aquests casos té prioritat el més antic.
- Els taxons, inclosos els icnotaxons, poden ser transferits des d'altres regnes a l'Animalia retenint la seva validesa (Art. 10f). Això és important en icnotaxonomia, ja que molts icnofòssils van ser originàriament descrits com a algues.
- Els icnogèneres, com a grups col·lectius, no necessiten espècie tipus (Art. 13b, 42b i, 66).
- Els icnotaxons són vàlids per al treball fossilitzat d'un animal però no per especimens moderns (excepte aquells proposats prèviament a 1931) (Art. 1a, 1b). L'exclusió de les traces modernes pretén evitar la proliferació d'icnotaxons referits únicament a material actual on l'habitual coneixement de l'organisme productor fa innecessària la utilització d'una nomenclatura per a les traces.

- Els icnotaxons són vàlids a tres nivells: icnofamília, icnogènere i icnospècie (Art. 10d). L'ús de les icnofamílies, encara que vàlid, és molt limitat i poc habitual.

1.2.2. Icnogènere i icnospècie

Malgrat l'ICZN accepti també la validesa de l'icnofamília, icnogènere i icnospècie són els dos únics icnotaxons utilitzats habitualment. A diferència de la biotaxonomia, l'icnotaxonomia té com a unitat fonamental l'icnogènere. Els diferents icnogèneres queden caracteritzats per característiques morfològiques amb elevada significació pel que fa al comportament (*significant features* segons Fürsich 1974a), mentre que les icnospècies ho són per variacions menors que no impliquen importants variacions etològiques (*accessory features* segons Fürsich 1974 a). Bromley i Frey (1974) diferencien entre comportament obligat (*obligate behaviour*) i comportament facultatiu (*facultative behaviour*). El primer estaria genèticament controlat i hauria de ser el responsable dels caràcters significatius, mentre que les variacions del segon, causants dels caràcters accessoris, vindrien donades per l'execució del mateix model de comportament sota circumstàncies diferents.

Malgrat totes aquestes consideracions, la diferència entre el nivell icnogenèric i l'icnospecífic, és sovint subjectiva i depenent de les necessitats de l'investigador. Així doncs, per traces de locomoció o repòs les diferències a nivell icnogenèric corresponen sovint a caràcters fonamentalment morfològics que en grups amb una major significació etològica, com les traces de pastura o alimentació, haurien estat caràcters adients per a la classificació a nivell icnospecífic (Magwood 1992).

L'abús en l'ús de caràcters accessoris sovint condueix a una proliferació de icnospècies que no contribueix a una bona classificació sinó a crear confusió terminològica. Exemples d'això són els icnogèneres *Paleophycus* i *Planolites* que després de ser objecte de revisió per Pemberton i Frey (1982) van passar d'incloure algunes desenes d'icnospècies a només 5 i 3, respectivament.

1.2.3. Icnotaxons intergradacionals

Un fenòmen freqüent en icnotaxonomia és l'intergradació entre taxons. En determinats casos dintre d'una mateixa estructura es poden combinar diferents taxons degut al sumatori o a l'alternança de diversos comportaments. No es rar trobar estructures amb envans tipus *Teichichnus* en relació a sistemes de galeries tipus *Thalassinoides* o *Ophiomorpha*. També és freqüent que en un cau complexe es combinin alternativament trams sense revestiment (*Thalassinoides*), amb revestiment (*Ophiomorpha*) i d'altres espirals (*Gyrolithes*) (Mayoral i Muñoz 1993). En aquests casos d'intergradació d'icnotaxons, quan és possible individualitzar cada

part diferent del sistema, cada una ha de rebre el terme icnotaxonòmic que li correspongui. En canvi, quan això no és possible cal anomenar l'estructura amb el nom del taxó preponderant (Magwood 1992).

1.2.4. Icnotaxobases

Les icnotaxobases són aquells caràcters morfològics d'un determinat icnofòssil que tenen validesa per a la classificació icnotaxonòmica (Bromley 1990, Magwood 1992). Una bona icnotaxobase ha de tenir significació etològica i ésser fàcilment identificable. Alguns d'aquests criteris més habitualment utilitzats en icnotaxonomia són els següents:

- Morfologia general de la traça.
- Presència o absència de revestiment i característiques del mateix.
- Presència o absència d'envans i caràcter dels mateixos (protrusius o retrusius).
- Presència o absència de ramificacions i estil de ramificació.
- Tipus i estructura del reblliment.

1.3. Biologia de les traces

Les traces fòssils són entitats d'origen biològic i com a tals ens proporcionen informació sobre els organismes que les produeixen. Aquesta informació pot ser bàsicament de dos tipus: biotaxonòmica i paleoetològica.

La identificació de la identitat de l'organisme productor d'una traça fòssil és un dels problemes més habituals i més difícils de resoldre de la paleoicnologia. L'apropament a aquest problema s'ha de fer en dues direccions. D'una banda, a partir de l'estudi dels organismes actuals, de les estructures biogèniques que produeixen i dels seus mecanismes de bioturbació. Per altra banda, és important l'anàlisi detallada d'aquells caràcters morfològics que reflexen elements anatòmics del productor. Aquestes observacions són fàcils en traces de repòs que sovint reproduïxen el contorn del cos de l'organisme.

La informació de tipus paleoetològic és sovint inferida més fàcilment i directa. Diferents tipus de comportament donen lloc a determinades estructures reconeixibles en els icnofòssils encara que es desconegui la identitat del realitzador. Aquest elevat grau de significació etològica fa que el comportament sigui el criteri habitualment més utilitzat per a la classificació de les traces fòssils.

1.3.1. Neoicnologia

La neoicnologia s'ocupa de l'estudi de les estructures biogèniques actuals, de la seva producció i dels seus productors. És una disciplina nascuda paral·lelament a la paleoicnologia i normalment desenvolupada per geòlegs i paleontòlegs. La necessitat de l'aplicació de l'actualisme als estudis icnològics és, com en altres disciplines geològiques i paleontològiques, molt important, però sovint presenta problemes i dificultats afegides a les ja habituals del mètode. Gran part de les estructures biogèniques i sovint les més representatives a nivell fòssil són endogèniques, és a dir, produïdes sota la interfase fluïd (aire o aigua)/substrat. L'accés a aquestes estructures en el registre sedimentari és fàcil doncs disposem de seccions estratigràfiques on podem reconèixer i diferenciar sovint en tres dimensions, multitud d'estructures diferents. En canvi, en ambients actuals el coneixement de l'estructura endobentònica es fa molt més complexa. L'apropament al coneixement de les estructures de bioturbació existents en sediments actuals s'ha fet sovint a partir de l'obtenció de motllos de reina. Aquesta tècnica molt utilitzada amb interessants resultats en icnologia de decàpodes (veure apartat 1.3.2.5), té dues limitacions fonamentals:

- Els motllos obtinguts permeten reconèixer només aquelles parts d'una estructura que es troben buïdes de sediment (els *causative burrows* de Bromley 1990), però sovint les traces són molt més complexes. La presència d'envans o de parts del sistema activament reomplertes, molt evidents en exemplars fòssils i de gran significació etològica, no queden reflexats per aquesta tècnica. Per exemple, una estructura tipus *Rhizocorallium*, que presenta un conjunt d'envans indicatiu d'una activitat sedimentívora, quedaria representada únicament com un cau en forma de U que correspondria a la part de la traça on viu l'organisme. A més molts organismes infàunics no construeixen pas un cau permanent sinó que són sedimentívors vàgils i per tant la traça per ells produïda (p.e. traces tipus *Planolites*, *Muensteria*, *Laminites*) no pot ser obtinguda mitjançant l'obtenció de motlles. Finalment les característiques del revestiment, de gran importància en icnotaxonomia, rarament són conegudes amb la tècnica dels motlles.

- La segona limitació és de tipus tècnica. El mètode per a l'obtenció de motlles de reina implica uns aparells i uns procediments difícilment utilitzables en medis marins profunds. És per això que la major part dels treballs realitzats utilitzant aquesta metodologia corresponen a ambients somers.

La tècnica dels motlles ha estat també utilitzada amb èxit per a l'estudi de perforacions (Bromley 1970 e.g.). En aquest cas la duresa dels substrat permet treballar amb mostres al laboratori facilitant la tasca.

Altres tècniques que han estat emprades són les radiografies, tant per l'estudi de la bioturbació (Howard 1968, Frey & Howard 1972) com de la bioerosió (Martinell & Domènech 1981, Martinell 1989), o més recentment les fotografies pel mètode REMOTS (Rumohr *et al.* 1992). Aquests mètodes, malgrat ser penetratius i oferir una visió global de l'estat de la fàbrica sedimentària (en dues dimensions), no han estat, pel moment, objecte de gaires publicacions, especialment pel que fa al mètode REMOTS.

L'estudi de les traces epigèniques modernes (formades a la superfície del sediment), en canvi, si que ha resultat de més ajuda per a la interpretació d'equivalents fòssils. El seu estudi no necessita més que d'un sistema fotogràfic i per tant els treballs icnològics sobre aquest tema sovintegen tant en ambients somers com pregons (Hollister *et al.* 1975, Mauviel & Sibuet 1985).

1.3.2. Grups d'organismes bioturbadors més importants en ambients antics i actuals.

Són diversos els grups zoològics capaços de produir estructures de bioturbació tant en el present com en el passat (fig. 2). Aquí repasarem breument els més importants i citarem les traces fòssils que més comunament els són atribuïdes. Malgrat això, cal tenir present que les relacions organisme-traça no són exclusives i que un gran nombre de icnotaxons poden ser atribuïts a més d'un taxó biològic.

1.3.2.1. Cnidaris

Dintre del filum Cnidaria els únics bioturbadors actius són algunes anèmones de mar. Alguns actinaris i ceriantaris (Shinn 1968, Schäfer 1972, Bromley 1990) viuen semienterrats en caus permanents sovint revestits per mucus. Estructures de reajustament i d'escapament relacionades amb aquests caus són conegudes en sediments actuals (Shinn 1968, Schäfer 1972).

Aquestes estructures donen lloc a traces fòssils d'habitació com *Bergaueria*, *Conostichnus* o *Conichnus* (Pemberton *et al.* 1988), sovint lligades a estructures d'ajustament.

Altres cnidaris amb hàbit de vida nectònic poden produir traces de repòs que en alguns casos poden fossilitzar donant lloc a estructures tipus *Rotamedusa*.

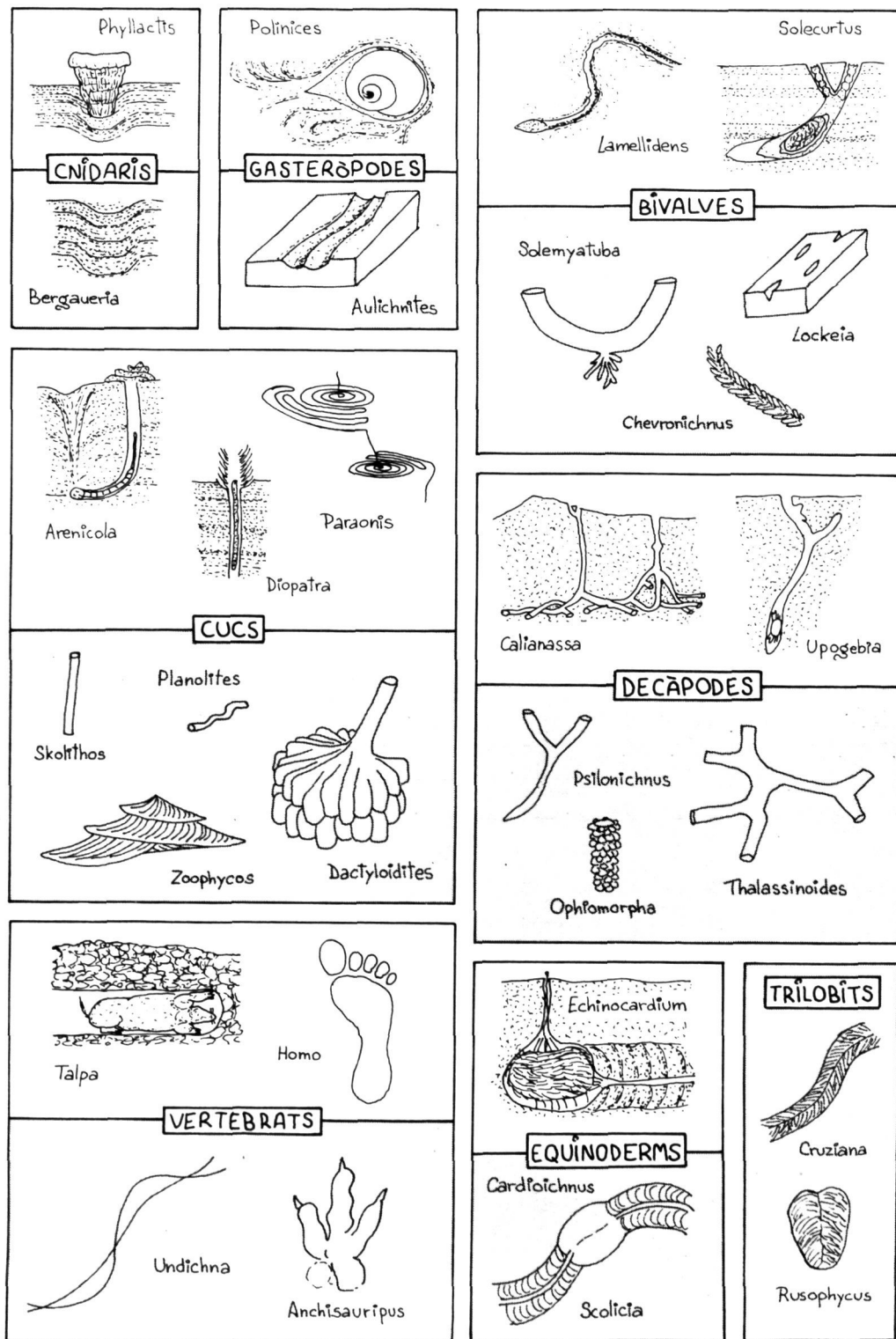


Figura 2. Alguns exemples de traces produïdes per taxons actuals (en fons blanc) i de traces fòssils (en ombrejat) corresponents als grups zoològics més importants amb representants bioturbadors.

Figure 2. Some examples of biogenic structures produced by modern taxa (on white background) and trace fossils (on shadowed background) corresponding to the most important zoological groups with bioturbator members.

1.3.2.2. "Cucs"

El terme "cuc" és un terme sense valor taxonòmic que serveix per a designar diversos filums (14 segons Barnes *et al.* 1988) amb certes semblances anatòmiques: cos elongat sense potes ni conquilla i deuterostomats. De tots ells els més significatius pel que fa a l'activitat bioturbadora són els anèl·lids -oligoquets en medis continentals i poliquets en medis marins- tant per la seva abundància com per la importància de l'hàbit de vida bentònic dins del grup. Altres filums amb representants bioturbadors són els nemàtodes, equiurs, sipuncúlids i priapulids.

Els cucs bentònics inclouen formes infàuniques i epifàuniques, sèssils i vàgils. Els diferents modes de vida donen lloc a traces diferents i per tant aquí agruparem els cucs bentònics en tres grups diferents anomenats utilitzant la terminologia proposada per Schäfer (1956, *in* Reineck & Singh 1973):

- Cucs endobentònics de moviment restringit. Aquest tipus d'organismes donen lloc a estructures d'habitació o d'habitació-alimentació. Els exemples a la bibliografia són nombrosos i aquí només n'assenyalarem alguns:

- *Arenicola* és un poliquet detritívor que construeix caus en forma de J que en alguns casos poden presentar modificacions (Schäfer 1972, Rijken 1979, Bromley 1990).

- Els caus produïts per *Paraonis* estan constituïts per espirals horitzontals connectades per pous verticals (Röder 1971, Schäfer 1972, Bromley 1990). La morfologia d'aquest cau sembla encaminada a servir com a trampa alimentària.

- L'onúfid *Diopatra* construeix caus verticals formats per una part inferior amb revestiment mucós i una part superior amb revestiment bioclàstic que sobresurt la superfície del sediment (Myers 1972, Skoog *et al.* 1994).

- *Nereis*, un altre poliquet, construeix caus oberts amb nombroses ramificacions i diverses sortides a la superfície (Hertweck 1986).

El registre fòssil d'aquest tipus de traces és molt ampli. Traces fòssils d'habitació com *Skolithos*, *Arenicolites* o *Palaeophycus* han estat atribuïdes per diversos autors (Alpert 1974, Häntzschel 1975, Pemberton & Frey 1982, respectivament) a l'activitat de cucs. Altres icnofòssils més complexes resultat d'activitats alimentàries també han estat assignats al treball de diversos grups de cucs: *Zoophycos* (equiurs, Kotake 1992), *Dactyloidites* (poliquets similars a *Arenicola*, Gibert *et al.* *in press*), *Chondrites* (Häntzschel 1975).

- Cucs endobentònics vàgils. Aquests acostumen a ser organismes engolidors (*swallowers*) que donen lloc a traces de pastura. El coneixement de les estructures

que produeixen en sediments recents és molt reduït degut a la dificultat d'estudiar-les per no tractar-se de caus oberts. En dipòsits continentals els oligoquets (cucs de terra) són bioturbadors molt actius (Singh 1978) amb gran importància en la formació de sòls. En medis marins diversos grups de poliquets poden ser inclosos en aquest grup.

El registre fòssil de l'activitat d'aquests organismes inclou *Planolites* (Pemberton & Frey 1982), *Anconichnus* (Goldring et al. 1991), *Taenidium*, *Cochlichnus* (Elliot 1985), etc.

- Cucs epibentònics vàgils. L'activitat d'aquests organismes dóna lloc a pistes de pastura o locomoció. El caràcter epigènic d'aquestes traces les fa més difícilment preservables que les anteriors. Traces fòssils com, per exemple, *Helminthoidichnites* poden correspondre a aquest tipus d'organismes.

1.3.2.3. Mol.luscs

Els dos grups més importants de mol.luscs, bivalves i gasteròpodes, són també els més significatius com a bioturbadors.

- **Gasteròpodes**

La majoria dels gasteròpodes que viuen en fons tous sedimentaris són epifàunics o semiinfàunics. Mai construeixen caus permanents i acostumen a viure lliures en substrats semifluïds (*soupgrounds*). Per aquest fet, les estructures que produeixen (Howard & Frey 1972) són difícilment preservables distintivament i identificables. L'activitat bioturbadora d'alguns gasteròpodes ha estat estudiada per Savazzi (1994a). Algunes traces fòssils que han estat atribuïdes a gasteròpodes són *Aulichnites* (Häntzschel 1975), *Nereites* (Abel 1935) o *Scolicia* (Seilacher 1955, Häntzschel 1975).. encara que les dues últimes han estat atribuïdes també a altres taxons biològics.

- **Bivalves**

Els bivalves inclouen moltes formes endobentòniques tant sèssils com vàgils. Entre les primeres algunes construeixen caus, generalment en forma d'U, J o similar, com *Solecurtus* (Dworschak 1987 a, Bromley & Asgaard 1990) o *Solemya* (Seilacher 1990). Els que presenten hàbit de vida mòbil poden donar lloc a pistes com les de l'uniònid d'aigua dolça *Lamellidens* (Singh 1978).

El registre fòssil de l'activitat bioturbadora dels bivalves inclou traces d'habitació (com *Solemyatuba*, Seilacher 1990) i pistes de locomoció (com *Chevronichnus*,

Hakes 1976), així com traces de repòs (*Lockeia*, Osgood 1970) i estructures d'escapament.

1.3.2.4. Equinoderms

El grup més important d'equinoderms bioturbadors és el dels equínids irregulars. Aquests viuen en fons de sediment tant epifàunicament com infàunica. Dintre dels d'hàbit infàunic diversos grups (cassiduloïdeus, clypeasteroïdeus i holoctypoïdeus) es troben restringits a bioturbar somerament en sediments grollers (Smith 1984) sense donar lloc a estructures diferenciades. Els espatangoïdeus, en canvi, s'han adaptat molt bé a la vida infàunica també en sediments més fins. Aquests són organismes detritívors vàgils i de la seva activitat resulten traces meniscades (Smith & Crimes 1983, Gibert & Martinell 1994) que han estat descrites per diversos autors (Howard *et al.* 1974, Bromley & Asgaard 1975, Smith & Crimes 1983, Smith 1984, Kanazawa 1992).

El registre fòssil de les estructures produïdes per aquests equínids irregulars inclou traces de repòs (*Cardioichnus*) i traces de locomoció o pastura (*Laminites*, *Scolicia*, *Subphyllochora*, *Taphrhelminthopsis*) que malgrat ser resultat d'un mateix procés difereixen degut a qüestions tafonòmiques (Smith & Crimes 1983, Plaziat & Mahmoudi 1988, Gibert & Martinell 1994).

Altres equinoderms com les holotúries poden també tenir un paper important com a bioturbadors, produint tant caus (Bromley 1990) com pistes superficials (Hollister *et al.* 1975). Asteroïdeus i ofiuroïdeus poden donar lloc a traces de repòs del tipus *Asteriacites* (Häntzschel 1975).

1.3.2.5. Artròpodes

Els tres grups més rellevants com a productors de traces són els decàpodes, els trilòbits i els insectes.

• Crustacis

Els crustacis decàpodes són un dels grups d'organismes amb una activitat bioturbadora més significativa tant actualment com en el Mesozoic i Cenozoic. Diversos grups (thalassinideus, carideus, astacideus i braquiurs) viuen en caus, en alguns casos complexos, tant en medis marins (soms i pregons) com transicionals i continentals. Multitud de treballs han estat publicats en relació a caus de decàpodes que han estat estudiats a partir de motlles de reina, el que permet que aquest sigui un dels grups d'invertebrats més coneguts des d'aquest punt de vista.

Molts thalassinideus (*Callinassa*, *Upogebia*, *Calocaris*, *Axius*, *Jaxea*, *Thalassina*, ...) i alguns carideus (*Alpheus*) construeixen, en medis marins, caus ramificats, sovint complexos, amb diverses morfologies: espiral, laberíntica, en forma d'Y, dendrítica, etc. (Weimer & Hoyt 1964, Shinn 1968, Hertweck 1972b, Braithwaite & Talbot 1972, Howard & Frey 1975, Ott *et al.* 1976, Pemberton *et al.* 1976, Forster & Barthel 1978, Nash *et al.* 1984, Pervesler & Dworschak 1985, Suchanek 1985, Dworschak 1987b, Swinbanks & Lutemauer 1987, Bromley 1990, Dworschak & Ott 1993). Els diferents patrons poden ser relacionats amb determinats mecanismes d'alimentació i/o espècies productores (Suchanek 1985, Bromley 1990, Griffis & Suchanek 1991, Curran 1994). Aquests caus quan es desenvolupen en sediment sorrenc acostumen a presentar revestiments, sovint construïts amb pèl·lets produïts per l'animal. L'activitat d'aquests organismes en ambients marins poc profunds pot produir la destrucció total de la fàbrica original i l'homogeneització del sediment (Tedesco & Wanless 1991).

Dintre dels grups dels crancs (braquiurs) es coneixen diversos gèneres excavadors de caus: *Uca*, *Sesarma*, *Macrophthalma*, *Ocypode*, *Panopeus*, *Eurytium*, *Cardisoma*, *Goneplax*, etc. (Shinn 1968, Rice & Chapman 1971, Braithwaite & Talbot 1972, Hill & Hunter 1973, Atkinson 1974, Basan & Frey 1977, Bromley 1990). La majoria d'aquests gèneres es troben a les zones intermareal i supramareal. Els caus són generalment simples en forma de J, Y o U encara que alguns poden construir caus molt complexos. En medis francament continentals també es coneixen caus de braquiurs (Chamberlain 1975).

El grup dels astàcideus inclou alguns llobregants i escamarlans en medis marins (*Homarus* i *Nephrops*; Dybern & Høisaeter 1965, Chapman & Rice 1971, Rice & Chapman 1971, Dybern 1973, Bromley 1990) i crancs de riu en medis continentals (Williams *et al.* 1974, Chamberlain 1975, Hasiotis & Mitchel 1993, Hasiotis *et al.* 1993) que viuen en caus permanents.

Altres crustacis no decàpodes també construeixen caus similars als dels decàpodes: els estomatòpodes (galeres) *Squilla* i *Pseudosquilla* (Frey & Howard 1969, Manfrin & Piccinetti 1970, Braithwaite & Talbot 1972, Hertweck 1972, Howard & Frey 1975, Myers 1979, Bromley 1990) i l'amfipode *Maera* (Atkinson *et al.* 1982, Bromley 1990).

Tots aquests caus poden ser preservats en el registre fòssil donant lloc a estructures d'habitació o habitació-alimentació tipus *Thalassinoides* (Bromley & Frey 1974), *Ophiomorpha* (Frey *et al.* 1978), *Gyrolithes* (Bromley & Frey 1974), *Psilonichnus* (Fürsich 1981, Frey & Pemberton 1987) o *Camborygma* (Hasiotis & Mitchel 1993), entre d'altres.

A més, els crustacis, com gran part d'altres artròpodes, poden donar lloc a pistes i rastres de locomoció. Alguns especialment estudiats han estat els de limúlids (Goldring & Seilacher 1971).

• Trilòbits

Els trilòbits van ser un dels grups dominants a les comunitats bentòniques del Paleozoic i com a tals el registre de la seva activitat en roques d'aquesta edat és molt important. Les traces més típiques corresponen als icnogèneres *Cruziana* i *Rusophycus* (Seilacher 1970, Crimes 1975, Goldring 1985). *Cruziana* és una traça de locomoció o pastura, mentre que *Rusophycus* és una estructura de repòs. Ambdues es troben sovint en continuïtat. L'origen endogènic o epigènic d'aquestes traces ha estat discutit encara que ambdós probablement es varen donar. La gran variabilitat a nivell específic durant el Paleozoic inferior va permetre que aquests icnofòssils fossin utilitzats en biostratigrafia en sèries sense fòssils d'organismes (Crimes 1968, Seilacher 1970). Altres traces atribuïbles a trilòbits són *Dimorphichnus* (Seilacher 1955) i *Monomorphichnus* (Crimes 1970) que correponen a rastres.

• Insectes

Els insectes són un grup important com a productor de traces en sediments continentals actuals. A més de produir rastres com gran part d'artròpodes, alguns insectes, tant larves i nímfes com adults, viuen en caus permanents o semipermanents o es desplacen activament per l'interior del sediment donant lloc a pistes endogèniques (Chamberlain 1975, Singh 1978, Metz 1990, Hasiotis & Bown 1992). El registre fòssil, però, d'aquestes estructures és encara poc conegut. Alguns *Taenidium* en dipòsits continentals han estat interpretats com produïts per larves d'insectes, mentre que Bown & Kraus (1982) i Bown & Laza (1990) van erigir els icnogèneres *Termitichnus* i *Syntermesichnus* per designar termiters fòssils.

1.3.2.6. Vertebrats

Malgrat diversos grups de vertebrats, especialment mamífers i peixos (Martin & Bennet 1972, Rice & Johnstone 1972, Voorhies 1975, Benton 1988, Schult & Farlow 1992), poden excavar galeries que en alguns casos són conegudes com a fòssils (Voorhies 1975, Bown & Kraus 1982), el desenvolupament de la paleoicnologia de vertebrats s'ha produït principalment en l'estudi de petjades i rastres (Sarjeant 1975) en medis continentals i transicionals. Gran part d'aquests estudis s'han centrat en els dinosaures al Mesozoic (Lockley 1991) i els mamífers al Cenozoic (Schult & Farlow 1992).

L'icnogènere *Undichna* (Anderson 1976, Higgs 1988, Turek 1989, Gibert 1994) és un rar exemple de traces de natació produïdes per peixos.

1.3.3. Mecanismes de bioturbació

Diferents organismes utilitzen diferents mecanismes per tal de penetrar en el sediment. Alguns estudis sobre aquest tema han estat realitzats per Schäfer (1956, 1972), Trueman & Ansell (1969) i Trueman (1975), però una classificació clara i útil de les diferents estratègies no ha estat proposada fins recentment. Bromley (1990) proposa quatre mecanismes fonamentals de penetració del sediment: intrusió, compressió, excavació i reraompliment. Aquests han de ser considerats com a sistemes extrems entre els quals es poden donar tot tipus de situacions intermèdies on es combinen dos o més mètodes.

• Intrusió

Aquest mecanisme consisteix en el desplaçament temporal dels grans de sediment que són simplement empentats lateralment, per permetre el pas de l'animal a través del substrat. Els grans, un cop ha passat l'animal, tornen a ocupar l'espai que abans ocupaven per formar una estructura deformativa. No es produeix en cap moment una cavitat. Aquesta tècnica és funcional en substrats fluïds o inconsolidats. En sediments molt fluïds alguns organismes poden desplaçar-se mitjançant tècniques de natació modificades. Una estratègia d'intrusió molt comuna és la tècnica de la doble àncora (*double anchor technique*, Trueman 1968). Aquesta tècnica consisteix en l'ancorament alternatiu de les parts distal i proximal del cos de l'organisme. Quan la part distal queda fixada, l'animal pot estendre el cos endavant i avançar en el sediment, seguidament la part més avançada s'ancora permetent que la resta del cos pugui ser portada endavant. Aquest mecanisme es va repetint succesivament permetent l'organisme el desplaçament. L'ancorament es produeix per l'eixamplament del cos de l'organisme exercint pressió sobre el sediment circumdant. En alguns casos l'ancorament és afavorit per la presència d'esculptures (*burrowing sculptures*) a la conquilla que ajuden a avançar però dificulten retrocedir (veure Savazzi 1994b, per exemples de mol.luscs). Un exemple molt comú d'intrusió són les traces d'escapament que es produeixen quan un organisme es enterrat sobtadament.

• Compressió

Aquesta estratègia consisteix en la compactació del substrat lateralment respecte el cos de l'organisme de manera que aquest atravesca el sediment deixant un espai obert al seu darrera. Aquesta tècnica és comuna entre bivalves i

cucs. Els substrats inconsolidats, especialment de gra fi, són els més indicats per a aquest tipus de penetració.

- **Excavació**

L'excavació consisteix en la disgregació del substrat compactat i el seu transport fora del sistema, o a la superfície o a altres parts del cau, donant lloc a un sistema obert. Part del material excavat pot ser ingerit. Exemples molt típics d'aquest tipus d'activitat són els crustacis i els peixos.

- **Reraompliment (*backfill*)**

Consisteix en l'emplaçament a la part posterior del organisme del material excavat anteriorment, permetent a l'organisme avançar pel sediment mantenint obert només un petit espai al voltant del seu cos. Els grans disgregats a la part anterior són conduïts lateralment a la part posterior, encara que també poden ser ingerits, parcialment o total, i seguir una ruta interna. En molts casos el reraompliment dona lloc a estructures meniscades. Els equínids són un clar exemple d'aquest estil de bioturbació.

En alguns casos els organismes poden fer migrar lateralment els seus caus oberts donant lloc a estructures anomenades envans (*spreiten*). Aquests envans indiquen les antigues posicions del cau i són construïts per un mecanisme molt comparable al reraompliment, encara que en aquest cas el sediment no és transportat de davant a enrera sinó lateralment.

1.3.4. Grups d'organismes bioerosionadors més importants en ambients antics i actuals

Els grups d'organismes capaços de produir estructures de bioerosió són diversos (fig. 3). Algunes revisions són donades per Bromley (1970) i Warne (1975). La relació entre els icnotaxons produïts i els organismes productors és generalment més directa que per a les estructures de bioturbació. Això permet un grau de connexió més alt entre la classificació icnotaxonòmica i biotaxonòmica de les traces que en alguns casos pot portar a la confusió d'ambdues (com passa pels cirrípedes i briozous). En aquest capítol no es tractaran aquelles estructures que tradicionalment han estat referides com a microperforacions (Golubic *et al.* 1975, Ekdale *et al.* 1984). Aquestes són produïdes per algues, fongs i líquens i el seu tamany microscòpic fa que el seu estudi necessiti tècniques molt específiques i constitueixi una subdisciplina prou diferenciada.

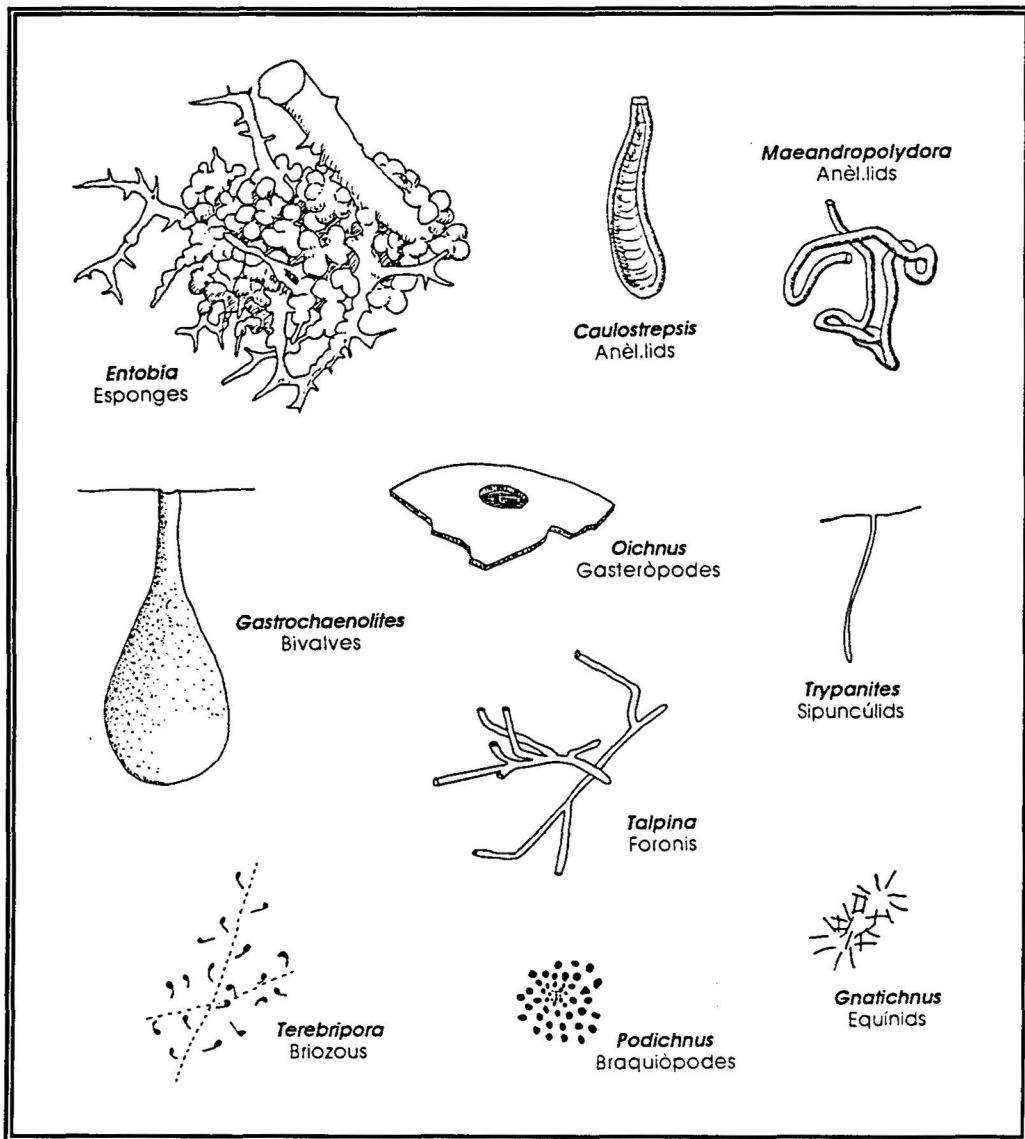


Figura 3. Algunes de les estructures de bioerosió més comunes amb indicació del grup zoològic que més típicament n'és el productor.

Figure 3. Some of the most common bioerosion structures indicating the most typical producer of each one.

1.3.4.1. Esponges

Les esponges endolítiques són actius perforadors de substrats carbonàtics en ambients marins actuals. La majoria d'elles pertanyen a la família Clionidae. Alguns treballs s'han ocupat de descriure les perforacions que, per acció química, produeixen aquests organismes (Bromley 1970, Ward & Risk 1977, Bromley & D'Alessandro 1984). Es tracta de sistemes de canals multiramificats i anastomosats, amb o sense cambres, nombroses obertures i elements generalment de tamany petit (les cambres rarament ultrapassen uns pocs mil·límetres). Perforacions fòssils similars es coneixen amb seguretat al Mesozoic i Cenozoic -algunes formes descrites al Paleozoic només poden ser-hi dubtosament relacionades (Bromley &

D'Alessandro 1984)- i han estat designades com *Entobia* (Bromley 1970) (fig. 3). Diverses icnospècies han estat proposades per a aquest icnogènere (Bromley 1970, Bromley & D'Alessandro 1984, 1987).

1.3.4.2. Anèl·lids

Dins d'aquest fílum, els poliquets poden ser responsables d'una important activitat perforadora en ambients marins. Malgrat diverses famílies -Spionidae, Cirratulidae, Flabelligeridae i Capitellidae, segons Warne (1975)- inclouen espècies perforants, el gènere més conegut per aquesta activitat és l'espionid *Polydora* (Blake 1969, Haigler 1969, Bromley 1970, Warne 1975). *Polydora ciliata* viu en forats en forma de bossa on l'animal s'acomoda en postura d'U (Dorsett 1961).

Diversos icnogèneres poden ser atribuïts a poliquets: *Trypanites*, *Lapispecus*, *Caulostrepsis* i *Maeandropolydora* (fig. 3). La sistemàtica dels dos últims ha estat revisada per Bromley & D'Alessandro (1983).

1.3.4.3. Sipuncúlids

L'hàbit perforant es troba ben desenvolupat en aquest fílum. Les perforacions que produeixen són rectes o sinuoses amb una única entrada (Rice 1969) i en el registre fòssil poden correspondre a l'icnogènere *Trypanites* (fig. 3).

1.3.4.4. Mol·luscs

• Bivalves

Els bivalves constitueixen un dels grups més significatius d'organismes bioerosionadors. Segons Warne (1975), diverses famílies -Pholadidae, Gastrochaenidae i Mytilidae, principalment- i alguns gèneres d'altres famílies -*Petricola*, *Hiatella*, *Platydora*, *Trydacna*- habiten cavitats produïdes per ells mateixos en substrats durs (tant lítics o esquelètics com llenyosos). Aquestes cavitats presenten típicament forma de porra amb una entrada (més rarament dues) connectada per un coll estret a una cambra ovoidal o esfèrica. El registre fòssil d'aquestes estructures està representat pels icnogèneres *Gastrochaenolites* (fig. 3) i *Teredolites* (revisats per Kelly & Bromley 1984). El primer d'ells inclou estructures en substrat lític o esquelètic, mentre el segon apareix en substrats llenyosos (Bromley *et al.* 1984). L'activitat perforadora de bivalves en fusta en ambients actuals pot ser exemplificada pels pholadacis *Xylophaga*, *Teredo* i *Martesia* (Bromley 1970).

Altres tipus d'estructures són les produïdes pels anòmïids que deixen traces de l'adhesió del seu bisus calcari sobre el substrat. Aquestes traces han estat anomenades *Centrichnus eccentricus* per Bromley & Martinell (1991).

• Gasteròpodes

Les perforacions més típicament produïdes per gasteròpodes són els orificis que algunes espècies carnívores fan sobre conquilles. Els principals grups que presenten aquest tipus de depredació són els nàticids i els murícids, però també els tomacis, capúlids, nudibrànquids i alguns pulmonats poden mostrar activitats similars (Bromley 1981). En el registre fòssil aquests orificis reben el nom d'*Oichnus* (Bromley 1981) (fig. 3). Són nombrosos els treballs que s'han ocupat de la seva significància paleoecològica com a indicadors de fenòmens de coacció (Hoffman *et al.* 1974, Berg & Nishenko 1975, Kitchell *et al.* 1981, 1986, Taylor *et al.* 1983, Hoffman & Martinell 1984).

Altres estructures són les produïdes per l'activitat raspadora de patèl·lids i altres gasteròpodes. Aquests organismes s'alimenten principalment de microorganismes endolífics i per això causen l'erosió del substrat. El resultat d'aquesta activitat són conjunts de petits solcs que han estat anomenats *Radulichnus* per Voigt (1977).

Kase *et al.* (1994) descriuen depressions rodones a el·líptiques en conquilles d'ammonits que foren produïdes per gasteròpodes patèl·lids. Estructures similars en crinoids van ser anomenades *Tremnichnus* per Brett (1985) que va considerar els gasteròpodes com a possibles candidats per a la seva producció. Aquestes estructures són per a Bromley (1992) més aviat estructures d'encastament (*embedding structures*) que veritables perforacions.

Finalment, Mayoral (1987) proposa l'icnogènere *Renichnus* per designar marques d'incrustació de vermètils que ja havien estat descrites per Radwanski (1977).

• Poliplacòfors

L'activitat d'alguns quitons pot produir estructures tipus *Radulichnus* (Voigt 1977) indiferenciables d'aquelles produïdes per gasteròpodes.

• Cefalòpodes

Alguns pops són capaços de produir orificis en esquelets d'altres organismes (Arnold & Arnold 1969, Nixon 1979). Aquestes perforacions poden ser incloses dintre de l'icnogènere *Oichnus* (Bromley 1981, 1992). L'objectiu d'aquests orificis no és

menjar-se l'organisme a través d'ells com és el cas dels gasteròpodes sinò injectar-li verí per facilitar l'obertura de la conquilla i l'accés a les parts nutritives.

1.3.4.5. Foronis

Aquest filum de cucs loforats conté dues espècies actuals que perforen substrats calcaris: *Phoronis ovalis* i *Phoronis hippocreia*. Aquests organismes produeixen forats d'habitació tubulars irregularment sinuosos de diàmetre entre 0.2 i 0.3 mm. A partir d'un tub individual normalment es poden produir altres, donant lloc a pseudocolònies ramificades complexes (Bromley 1970, Warne, 1975). Voigt (1975) va atribuir l'icnogènere *Talpina* (fig. 3), previament adscrit a briozous (Bromley 1970), a l'activitat de foronis. Aquest mateix autor també va suggerir *Conchotrema* com una altra possible perforació d'aquests organismes.

1.3.4.6. Braquiòpodes

Molts braquiòpodes articulats viuen adherits a substrats durs mitjançant el pedúncle. Aquest fenomen produeix una senyal d'incrustació a sobre del substrat consistent en un grup de petits forats generalment ordenats dintre d'un cercle. Aquesta traça va ser anomenada *Podichnus* (fig. 3) i ha estat reconeguda en materials de diverses edats (Bromley & Surlick 1973, Malkowski 1975, Martinell 1982e, Alexander 1994).

1.3.4.7. Briozous

Tres famílies actuals de briozous -els ctenostomats Terebriporidae i Immergentiidae i els queilostomats Penetrantidae- són capaços de produir perforacions en substrats durs (Soule & Soule 1969). Les perforacions representen colònies amb obertures (no majors d'1 mm) corresponents als zoids i canals connectius que corresponen als estolons. Les colònies poden ser dendrítiques o ramificades. Hi ha força confusió pel que fa a la terminologia d'aquestes perforacions. Alguns termes com *Terebripora* (fig. 3) i *Spathipora*, comuns al Mesozoic i Cenozoic i molt utilitzats a la literatura, van ser descrits a partir de perforacions però considerats taxons zoològics. Mentre alguns autors consideren que aquests termes són en realitat taxons icnològics (Bromley 1970), altres consideren que són prou característics per a ésser considerats taxons zoològics (Voigt & Soule 1973). En el Paleozoic diverses perforacions han estat adscrites a briozous (Mayoral *et al.* 1994).

Altres briozous queilostomats actuals, com el gènere *Electra*, viuen epifàunicament i produeixen senyals d'incrustació molt característiques especialment sobre conquilles (Warne 1975).

1.3.4.8. Equinoderms

Dintre dels equinoderms, els equínids regulars són un dels grups més significatius pel que fa a activitat bioerosiva en medis marins. Aquests organismes viuen en substrats durs, tant rocosos com escullosos. La seva activitat pasturant per sobre del substrat dona lloc a conjunts de marques agrupades en forma d'estrella que l'organisme deixa en raspar la superfície amb el seu aparell mandibular, la llanterna d'Aristòtil, i les espines. Aquesta traça és coneguda fòssil sota el nom de *Gnaticnus* (Bromley 1975, Martinell 1982b) (fig. 3).

Molts equínids regulars viuen en cavitats o depressions que excaven ells mateixos per acció mecànica (Warne 1975, Fischer 1981, Martinell 1981b). Aquestes cavitats també han estat identificades en el registre fòssil (Martinell & Domènech 1986a, 1995, Watkins 1990).

1.3.4.9. Artròpodes

• Decàpodes

Alguns decàpodes poden produir cavitats en substrats rocosos com les descrites per Fischer (1981) produïdes per *Alpheus*, malgrat això aquest tipus de perforacions són poc conegudes tant en ambients moderns com fòssils.

El tipus d'activitat bioerosiva que més comunament pot ser preservat fòssil són els atacs d'alguns crancs a organismes amb esquelet extern. Aquest tipus d'atacs, quan no són exitosos, produeixen traumatismes a la conquilla de la presa que poden ser reparats donant lloc a cicatrius. Aquestes marques es coneixen com a senyals de duròfags (Martinell 1989). Estudis sobre aquests fenòmens de coacció i la seva significància paleoecològica són nombrosos (Robba & Ostinelli 1975, Martinell *et al.* 1984).

• Cirrípedes

Dintre d'aquesta classe de crustacis, l'ordre Acrothoracica és el grup més important com a perforador actiu i nombrosos treballs han estat publicats tant pel que fa a exemples fòssils com actuals (Seilacher 1969, Bromley 1970, Warne 1975, Baluk & Radwanski 1991). Les perforacions que produeixen són de petit tamany (pocs mm de profunditat) en forma de sac i amb una obertura molt estreta en forma de

ranura o coma. Aquest tipus de forats corresponen a diversos icnotaxons recollits per Codez & Saint-Seine (1957) dels quals el més comú es *Rogerella*. El taxó zoològic *Trypetesa* ha estat emprat incorrectament per alguns autors (Baluk & Radwanski 1991) per designar perforacions fòssils que poden ser atribuïdes a aquest organisme.

L'ordre Thoracica inclou el gènere perforant *Lithothyra* que viu actualment en forats ovoidals (de fins 1 cm de diàmetre i 7 cm de longitud) en esculls coral·lins o *beach rocks* (Bromley 1970). Aquestes perforacions no són conegudes al registre fòssil on podrien confondre's amb forats produïts per bivalves.

Finalment, Bromley & Martinell (1991) van descriure marques d'incrustació produïdes per verrúcid (Ordre Thoracica) i les van designar com a *Centrichnus concentricus*.

• Insectes

En medis terrestres els insectes poden produir perforacions sobre substrats d'origen vegetal, tant fusta com fulles. Les interaccions entre plantes i insectes, així com el tipus de senyals que hi resulten són revisades exhaustivament per Scott (1992).

El grup més important de perforadors de fusta són els escarabats (Ordre Coleoptera). Aquests poden produir des de simples forats fins a complexos sistemes de túnels (Scott 1992). Perforacions d'aquest tipus atribuïbles a insectes són ben conegudes al registre fòssil (Radwanski 1977, Jarzembowski 1990, Scott 1992).

Mossegades, forats i túnels en fulles són produïts per nombrosos insectes herbívors i poden ser considerades com un tipus de bioerosió en un substrat molt particular. El registre fòssil d'aquesta activitat és ampli (Scott 1992).

1.3.5. Etologia de les traces

El major potencial de les traces fòssils és el de registrar el comportament dels organismes que les produeixen. Això fa que davant d'un determinat icnofòssil la primera qüestió que ha de ser plantejada, inclús prèviament a conèixer la identitat del seu productor, és quin és el seu significat etològic. Per aquest motiu, la classificació més útil i emprada de les traces fòssils es basa en criteris etològics. Aquesta classificació va ser ideada per Seilacher (1953, 1964) que va proposar cinc categories etològiques (Cubichnia, Repichnia, Pascichnia, Fodinichnia i Domichnia). Posteriorment altres autors han afegit fins a quatre categories més (Fugichnia, Simpson 1975, Praedichnia, Ekdale 1985, Agrichnia, Ekdale *et al.* 1984, Equilibrichnia, Bromley 1990). Aquestes nou categories (fig. 4) surten de la combinació de cinc tipus

de comportament susceptibles de ser preservats en el registre fòssil: habitació, alimentació, locomoció, repòs i reequilibrament en relació amb el fons. Els límits entre unes i altres categories no tenen perquè ser clars en tots els casos però constitueixen un sistema de referència vàlid per a la interpretació i classificació dels icnofòssils.

- **Traces de repòs (Cubichnia)**

Es tracta d'estructures, generalment depressions suaus, fetes per organismes que s'aturen o enterren per un període de temps curt en un substrat, buscant protecció de depredadors o simplement en períodes de menor activitat. Són estructures que en alguns casos poden reflexar la morfologia del cos de l'organisme productor. Freqüentment es presenten aïllades encara que poden trobar-se lligades a pistes de locomoció o pastura. Exemples: *Asteriacites*, *Lockeia*, *Rusophycus*, *Cardioichnus*.

- **Traces de locomoció (Repichnia)**

Inclouen rastres i pistes produïdes per la simple locomoció d'un organisme, bé sigui superficialment o subsuperficial. Exemples: *Diplichnites*, *Cruziana*, *Beaconichnus*.

- **Traces de pastura (Pascichnia)**

Són traces produïdes per organismes que cerquen activament l'aliment mentre es desplacen. Poden ser pistes amb trajectes meandriformes o espirals, de vegades amb una certa regularitat, produïdes per detritívors o sedimentívors, o senyals de herbívors raspadors sobre substrats durs. Exemples: *Helminthoida*, *Nereites*, *Radulichnus*, *Gnatichnus*.

- **Traces d'habitació (Domichnia)**

Són estructures que proporcionen domicilis més o menys permanents a organismes generalment suspensívors però també carnívors o detritívors. Són traces, en general, simples que en sediments solts acostumen a presentar revestiment. Exemples: *Skolithos*, *Ophiomorpha*, *Entobia*.

- **Traces d'alimentació (Fodinichnia)**

Són estructures més o menys permanents construïdes per organismes sedimentívors. Són estructures on es combinen domicili i alimentació. És un dels grups on hi ha una major varietat tant morfològica com etològica. Poden ser considerats tres subgrups fonamentals que representen comportaments substancialment diferents:

- Traces amb envans: Els envans enregistren el moviment lateral del cau d'habitació de l'animal. Aquesta migració pot estar en relació amb el creixement o l'ajustament, però en la majoria dels casos és resultat d'un mecanisme d'explotació exhaustiva del contingut alimentari del sediment. Exemples: *Zoophycos*, *Rhizocorallium*.

- Traces multiramificades. Aquestes estructures són resultat de l'excavació sistemàtica i posterior reraompliment de túnels successius a partir d'un cau més o menys permanent. Aquestes contínues excavacions pretenen aconseguir una explotació exhaustiva del sediment. Exemple: *Chondrites*, *Phycodes*.

- Traces en xarxa. Aquest grup inclou *Thalassinoides*. En aquest cas l'explotació del sediment és fa per l'excavació d'un sistema obert de galeries. En alguns casos segurament l'organisme també obté aliment de cultius bacterians que fa créixer a les parets o a túnels cecs. Això fa que *Thalassinoides* pugui ser considerat una forma propera als *Agrichnia*.

Aquests tres diferents patrons de comportament es poden combinar en una única estructura, com per exemple en *Dactyloidites* que és una traça multiradiada però alhora amb envans (Fürsich & Bromley 1985, Gibert *et al in press*).

• Traces de cultiu i de trampa (*Agrichnia*)

Dintre d'aquest grup s'inclouen un conjunt de traces amb configuracions complexes que segueixen models geomètrics molt regulars (espirals, helicoids, xarxes hexagonals, meandres) que també són conegudes com grafoglíptids (*Graphoglypten*, Fuchs 1895). En aquestes estructures es combina habitació amb alimentació, però a diferència dels *Fodinichnia*, l'aliment (bacteris o microorganismes bentònics) és atrapat o bé cultivat en les parets orgàniques del cau (Seilacher 1977, Ekdale *et al.* 1984, Bromley 1990). Prèviament els grafoglíptids havien estat considerats pistes de pastura. L'estructura recent més similar és el cau espiral de *Paraonis* (Seilacher 1977). Exemples: *Palaeodyction*, *Helicolithes*, *Cosmoraphe*.

• Traces d'escapament (*Fugichnia*)

Són traces resultants de l'intent d'escapar d'organismes que han estat enterrats per un episodi deposicional sobtat. Generalment són simples trencaments de les làmines sedimentàries.

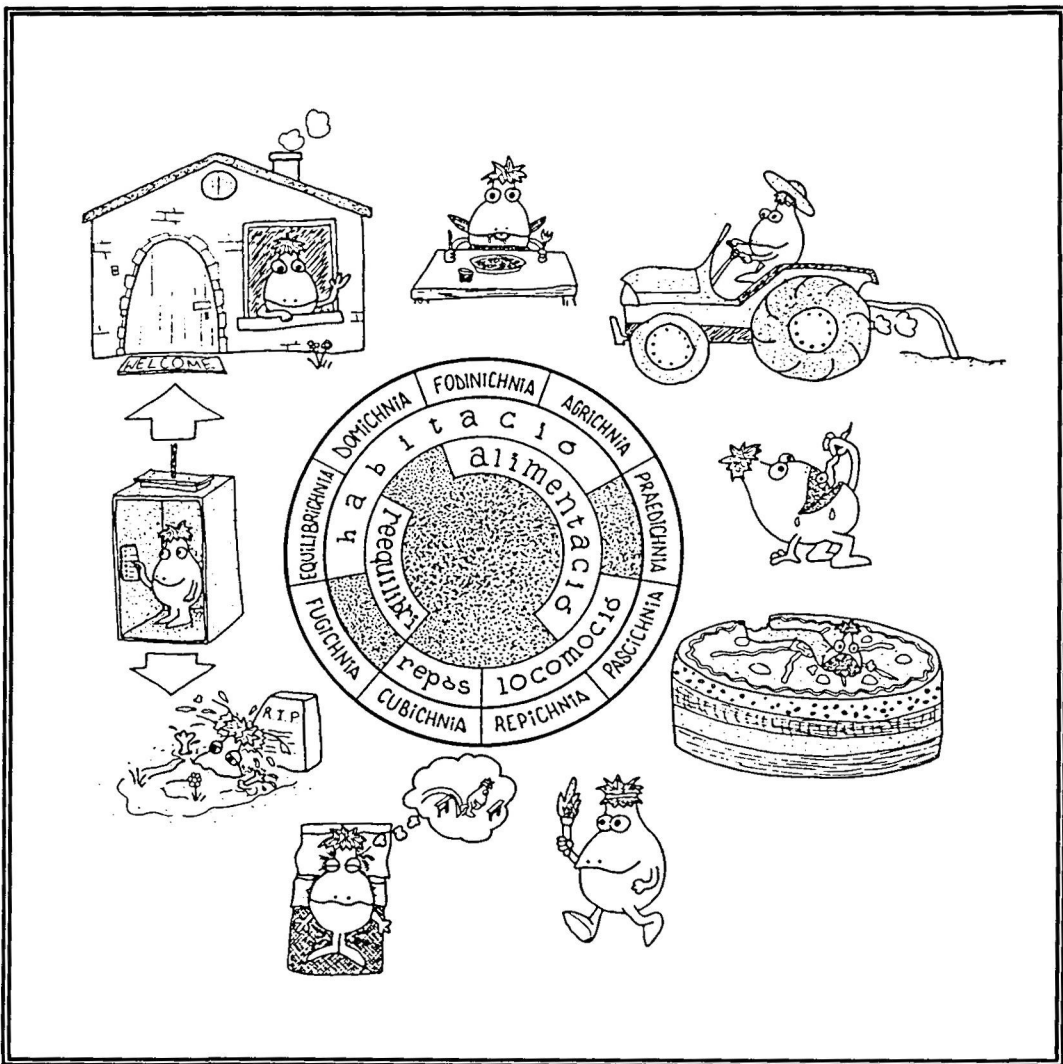


Figura 4. Classificació etològica de les traces fòssils i relació entre les nou categories principals.

Figure 4. Ethological classification of trace fossils and the relationship between the nine main groups.

• **Traces d'equilibri o ajustament (Equilibrichnia)**

Aquestes estructures són resultat de la resposta d'alguns organismes infàunics davant de fenòmens d'erosió o sedimentació no sobtats. La necessitat de mantenir una profunditat crítica obliga a l'organisme a desplaçar verticalment el seu cau donant lloc a envans protrusius o retrusius (Goldring 1962). Exemples: *Diplocraterion*.

• **Traces de depredació (Praedichnia)**

Són estructures restringides a substrats durs esquelètics que testimonien l'acció de depredadors, com per exemple els orificis que alguns carnívors produeixen sobre conquilles. Exemples: *Oichnus*.

1.4. Tafonomia de les traces

La tafonomia s'ocupa de tots aquells processos que afecten a una entitat biològica des del moment de la seva producció (bé sigui per mort o realització) fins que és obtinguda pel paleontòleg. Els processos tafonòmics s'engloben dintre de tres categories: els necrobiòtics, els bioestratinòmics i els fossildiagnètics. Pel que fa a les traces fòssils els dos últims grups de processos són els més importants (fig. 5) i les afecten de manera molt diferent a com afecten a fòssils d'organismes o de parts d'organismes. Aquestes diferències són conseqüència de la dualitat estructura sedimentària/resta biològica que les caracteritza.

1.4.1. Bioestratinomia

El domini de la bioestratinomia inclou tots aquells processos que afecten a una entitat biològica des que és produïda fins que és enterrada. Els límits de la bioestratinomia són clars per als fòssils d'organismes (producció i enterrament) però esdevenen confusos per a les traces, que sovint és troben enterrades des del mateix moment de la seva producció i que, malgrat l'enterrament, són habitades i funcionals. En icnologia el concepte de bioestratinomia ha de ser ampliat a tot allò que afecta a la preservació de les traces des que són produïdes fins que passen a formar part de la capa històrica (*historical layer*, Berger *et al.* 1979) que és la zona del substrat que es troba per sota de la zona de bioturbació activa. Per tant, el domini de la bioestratinomia ha de incloure aquells processos que exerceixen un control sobre la producció i la preservació inicial (prèvia a l'enterrament profund) de les traces. El terme potencial de preservació permet explicar la diferència entre el treball d'una comunitat bentònica i el registre d'aquesta activitat. El potencial de preservació d'una traça determina les possibilitats que aquesta té d'esdevenir un icnofòssil i és controlat per molt diversos factors (tipus de traça, consistència del sediment, profunditat de producció, etc.) (fig. 5).

1.4.1.1. Consistència del substrat

El grau de consistència del substrat sobre el que es desenvolupa una comunitat bentònica controla tant el tipus d'activitat duta a terme pels organismes i en conseqüència el tipus de traces que produeixen, com el seu potencial de preservació. Una sèrie de termes són utilitzats per designar els substrats des de fluïds fins a durs en funció de la seva consistència (Ekdale *et al.* 1984).

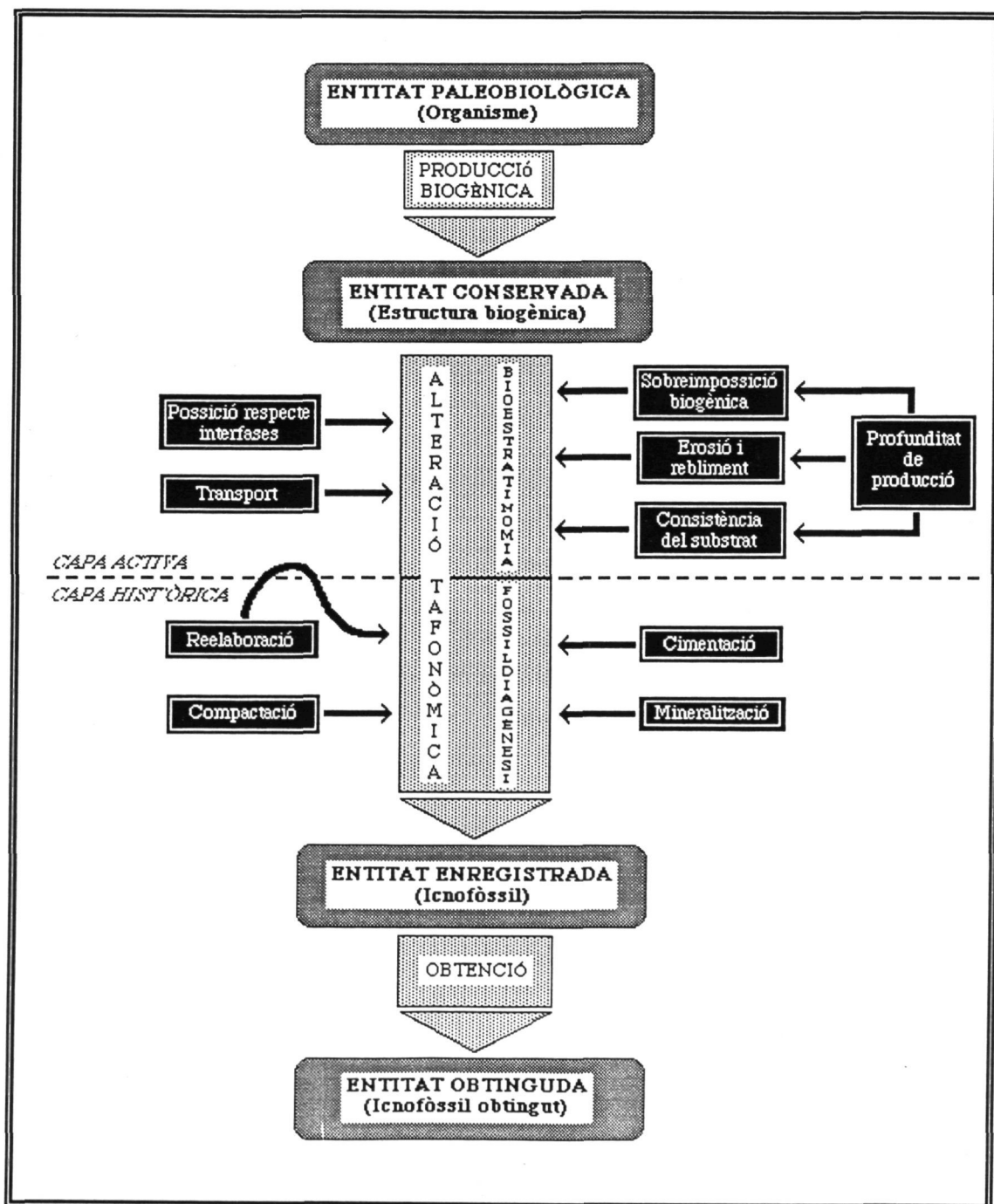


Figura 5. Esquema representant la història tafonòmica d'una traça fòssil amb els factors que hi poden influir.

Figure 5. Factors that can influence on the taphonomy of trace fossils.

En substrats fluids (*soupgrounds*), amb un contingut en aigua molt important, la preservació potencial d'estructures és molt petita. Les traces no tenen límits definits (*fossitextura deformativa*, Schäffer 1956, 1972) i fàcilment es col.lapsen. Si existeixen caus d'habitació, aquests hauran de presentar revestiments que permetin mantenir el cau lliure de sediment.

Els substrats inconsolidats (*softgrounds*) tenen un menor contingut en aigua i les estructures poden preservar-se encara que generalment amb límits difosos i sovint presentant deformació. Els caus d'habitació típicament presenten revestiment. Un cas especial són els substrats solts (*loosegrounds*, Goldring 1995) formats per sediments grollers (sorres) on les partícules es troben deslligades.

Quan el grau de compactació és suficient per a eliminar el contingut en aigua els substrats esdevenen consistents (*firmgrounds*) permetent la producció d'estructures conspicues amb límits abruptes (*fossitextura figurativa*, Schäffer 1956, 1972). Els revestiments no són necessaris en els caus d'habitació que sovint mostren en la part interna de les seves parets senyals d'excavació (esgarrapades) formant bioglifs. El potencial de preservació de les estructures resultants és molt elevat.

Els substrats durs (*hardgrounds*) poden ser d'origen orgànic -esqueletic (*shellgrounds*) o llenyós (*woodgrounds*)- o resultat de litificació -superfícies sedimentaries amb cimentació primerenca (*hardgrounds s.s.*) o afloraments rocosos (*rockgrounds*). Aquests substrats allotjen estructures de bioerosió produïdes per organismes i mecanismes diferents a les estructures de bioturbació que es donen en els altres substrats.

Els límits entre els diferents tipus de substrat són graduals. No és rar trobar estructures de bioturbació i bioerosió juntes en un mateix substrat consistent. Diversos autors (Palmer & Fürsich 1974, Bromley 1975) descriuen associacions de traces que inclouen diferents tipus d'estructures de bioturbació així com altres de bioerosió. Aquestes associacions representen la superposició produïda durant la progressiva litificació del sediment en relació a superfícies d'omissió.

1.4.1.2. Posició respecte interfases

L'interfase més important en un sistema bentònic (o subaeri) és l'interfase deposicional, entre l'aigua (o l'aire) i el substrat. Les traces formades sobre aquesta interfase (epigèniques) tenen un potencial de preservació molt menor que el de les formades per sota de la mateixa (endogèniques) doncs poden ser fàcilment afectades per erosió, per altra activitat orgànica, etc.

A l'interior del sediment, les interfases més significatives són texturals i granulomètriques quan el sediment és heterolític. El potencial de preservació d'una traça endogènica es major quan aquesta es produeix en una interfase (un futur límit d'estrat) que si es forma en un sediment homogeni, degut a que el contrast litològic tendeix a emfasitzar les estructures. La posició d'un organisme en relació a interfases

sedimentàries pot ser causant de que aquest produeixi diferents icnotaxons malgrat realitzar el mateix tipus d'activitat (Gibert & Martinell 1994).

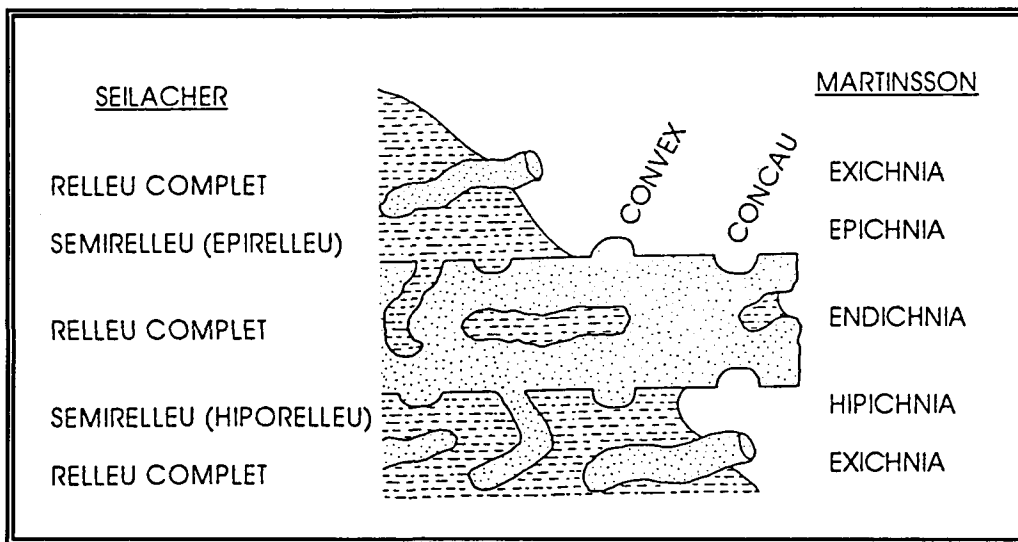


Figura 6. Terminologia per a la classificació preservacional de les traces fòssils segons Seilacher (1964) i Martinsson (1970). Modificat d'Ekdale *et al.* (1984).

Figure 6. Seilacher's (1964) and Martinsson's (1970) terminology for the preservational classification of trace fossils. Modified from Ekdale *et al.* (1984).

Seilacher (1953, 1964a, 1964b) i Martinsson (1965, 1970) van proposar una classificació preservacional (o toponímica) per a les traces fòssils en funció de la seva posició respecte interfases (fig. 6). Aquesta classificació és, de fet, una classificació tafonòmica. Seilacher diferencia relleus complets (*full reliefs*), per referir-se a estructures preservades en tres dimensions dintre d'una unitat litològica, i semirelleus (*semireliefs*), quan es tracta d'estructures preservades en superfícies interestratals. Els semirelleus poden deformar la laminació del sediment (semirelleus deformatius o *cleavage reliefs*) o no (semirelleus no deformatius o *boundary reliefs*). Aquests últims poden ser hiporelleus (*hyporeliefs*) quan es preserven a la base d'un estrat o epirelleus (*epireliefs*) quan ho fan al sostre. Poden ser concaus o convexes. Tots aquests termes són bàsicament descriptius, però Seilacher va introduir altres dos amb implicacions genètiques. Aquest autor va distingir entre traces exogèniques (formades a la superfície) i endogèniques (formades sota la superfície). Les traces exogèniques només poden donar lloc a semirelleus, mentre que les endogèniques poden donar semirelleus i relleus complets. La classificació de Martinsson (*op. cit.*) és molt semblant a la de Seilacher (fig. 6). Aquest autor utilitza els termes *hypichnia* i *epichnia* equivalents als termes hiporelleu i epirelleu, respectivament. A més diferencia els termes *endichnia* per a estructures contenides a l'estrat i *exichnia* per a les que es troben a fora del mateix. Utilitza solc (*groove*) i cresta (*ridge*) en lloc de concau i convexe.

1.4.1.3. Sobreimposició d'estructures

En sediments on l'activitat bioturbadora és molt intensa la fàbrica sedimentària pot ser totalment modificada i homogeneïtzada de manera que les traces fòssils no poden ser identificades individualment com a resultat de la sobreimposició. Una bioturbació molt intensa no permet la preservació de les traces. En qualsevol cas quan existeix aquesta sobreimposició d'estructures les més tardanes seran sempre les que tindran un major potencial de preservació.

1.4.1.4. Erosió i reompliment

Ambdós factors són tractats juntament ja que en molts casos erosió i sedimentació poden venir molt lligades en relació a determinats episodis deposicionals.

L'erosió afecta sobre tot a les estructures més superficials que poden ser totalment eliminades o a les parts més superficials d'estructures més profundes.

En el cas dels dipòsits turbidítics (Seilacher 1962), una abrupta erosió seguida de sedimentació permet la formació de motllos d'estructures molt delicades i complexes (els grafoglíptids). Aquestes estructures queden típicament preservades com a hiporelles convexes en les bases de sediments turbidítics i constitueixen un exemple icnològic de *fossil laggerstätten* (Bromley & Asgaard 1991).

El reompliment d'una excavació pot produir-se de manera activa (pel propi organisme productor) o passiva (per acció de corrents o gravetat). Les característiques preservacionals d'ambdós tipus de traces poden ser molt diferents. En el cas d'un rebliment passiu l'existència de contrast litològic entre el reompliment i el substrat encaixant és fonamental per a la preservació de la traça. Si aquest contrast no existeix el reconeixement de l'estructura pot ser quasi impossible, a menys que existeixi un revestiment diferenciat.

Un cas interessant de reompliment passiu són les tempestites tubulars (Wanless *et al.* 1988, Tedesco & Wanless 1991). Es tracta de rebliments produïts per episodis tempestífics en zones de plataforma. El sediment groller mobilitzat per la tempesta és introduït en caus oberts excavats en sediments més fins. En molts casos l'evidència de la tempesta pot ser únicament aquest reompliment i per això el terme tempestita tubular.

1.4.1.5. Profunditat de producció

La profunditat a la que es produeix una estructura en relació a la interfase deposicional és fonamental per a la seva preservació. Aquest paràmetre es troba en relació amb altres aspectes ja comentats: consistència, sobreimposició, erosió. Les estructures més profundes tenen un major potencial de preservació perquè s'emplacen en sediments més consistents i són més difícilment eliminades per erosió. Les traces més superficials, en canvi, acostumen a trobar-se en sediments més carregats d'aigua on la preservació és més difícil i on poden ser més fàcilment erosionades. En determinats contextos sedimentaris amb sedimentació constant i continua, si existeix una estratificació ecològica (*tiering*) de la comunitat endobentònica, les traces més profundes seran més conspicues doncs es sobreimposaran a les més somes obliterant-les totalment o parcial com a resultat de l'agradació.

1.4.1.6. Transport

Les úniques traces fòssils que fàcilment poden patir transport dintre del domini bioestratinòmic són els copròlits i pèllets. Wanless *et al.* (1981) van analitzar el comportament dels pèllets fecals davant el transport hidrodinàmic. Les traces de bioturbació en canvi rarament pateixen transport només alguns exemples (Goldring 1962, Gibert *in press*) fan referència a transport de tubs amb parets orgàniques. Les estructures de bioerosió no poden ser estrictament transportades però si que els seus substrats (còdols, conquilles, fusta) poden patir transport.

1.4.2. Fossildiagènesi

Els aspectes diagenètics són tots aquells que afecten a l'icnofòssil un cop ha estat incorporat a la capa històrica. Poden ser de tipus físic o químic (fig. 5).

Dintre dels canvis físics un dels més importants és la compactació. Aquesta afecta al sediment en la seva totalitat però ho pot fer de manera diferencial en traces fòssils compostes per sediment diferent al de la roca encaixant. La reelaboració es pot produir quan alguns caus o excavacions que han estat totalment o parcial cimentats pateixen erosió i són depositats novament en un lloc diferent.

Els processos químics més freqüents són la cimentació i la mineralització. Les diferències texturals sovint existents entre les traces i la roca encaixant fa que aquests fenòmens actuïn diferencialment. La presència de matèria orgànica als reblliments o revestiments d'algunes estructures afavoreix processos de ferruginització. D'altra banda els reblliments més porosos que la roca encaixant

permeten la circulació d'aigües intersticials seguint les excavacions com a vies preferencials provocant reaccions en els seus límits.

Algunes perforacions (per exemple *Entobia*) poden ser preservades com a motlles naturals, bé estiguin formats per precipitació o rebliment.

1.5. Ecologia de les traces

L'ecologia és l'estudi de les interaccions dels organismes entre ells mateixos i amb el seu ambient (Dodd & Stanton 1990). En el cas de les traces fòssils la seva correlació amb els paleoambients on són produïdes és ben coneguda i ha estat en alguns casos sobredimensionada fins esdevenir quasi dogmàtica. Malgrat aquests abusos les traces fòssils, o més concretament les associacions de traces, són reconegudes com importants indicadors paleoambientals. Per tal d'analitzar el seu valor paleoecològic, primer tractarem quins són els factors que principalment les controlen, i després quines són les associacions "característiques" dels diferents paleoambients deposicionals. En aquest apartat es fa referència especialment a la bioturbació ja que permet un ús més divers i complex que la bioerosió en les interpretacions paleoambientals.

1.5.1. Factors que limiten la bioturbació i la distribució de les traces fòssils

Per a la realització d'acurades reconstruccions paleoambientals basades en evidències icnològiques, és imprescindible comprendre quins són els factors que limiten la distribució de les traces fòssils i com ho fan. Al ser les traces fòssils resultat de l'activitat d'organismes majoritàriament bentònics, aquests factors limitants són els que afecten directament a la composició de la comunitat bentònica i/o al tipus de comportaments que porten a terme els seus membres (fig. 7). Aquests factors actuen simultàniament i es troben lligats entre sí, però aquí els tractarem per separat.

1.5.1.1. Presència de làmina d'aigua

El tipus de traces que es poden produir en medis subaeris i subaquàtics són molt diferents. Els medis subaeris presenten en general diversitats de traces fòssils baixes o nul·les. La bioturbació pot ser important en relació a paleosòls on a més de estructures d'origen vegetal poden aparèixer caus d'insectes i vertebrats, així com icnofàbriques grumoses produïdes per cucs de terra. També en eolianites es coneixen algunes associacions de traces fòssils formades fonamentalment per repichnia d'artròpodes i vertebrats (Brady 1947). Els medis subaquàtics, en canvi, inclouen gran varietat d'ambients on la diversitat icnològica pot arribar a ser molt gran.

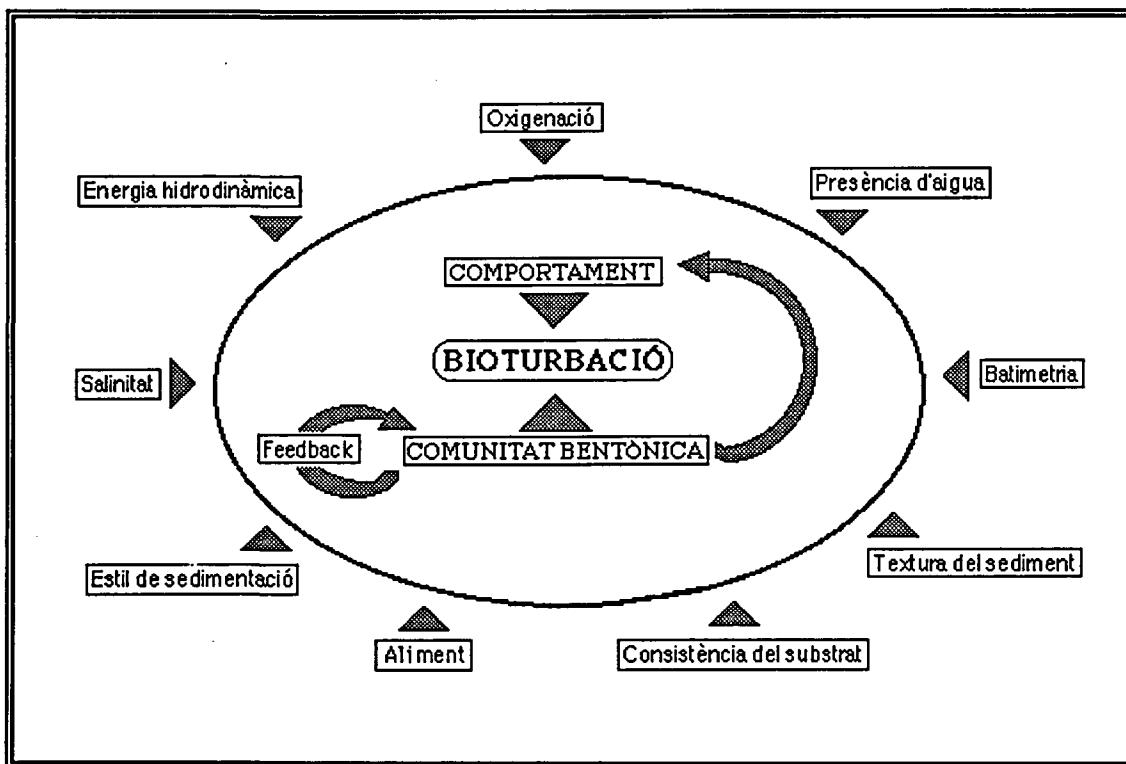


Figura 7. Factors ambientals que exerceixen un control sobre la bioturbació.
 Figure 7. Environmental controls on bioturbation processes.

1.5.1.2. Textura del sediment

La granulometria i el grau de selecció del sediment afecta de diferent manera als organismes segons el seu hàbit de vida i el seu tipus d'alimentació. Aquests paràmetres són molt importants per als organismes infàunics i per a l'epifauna sèssil, però no ho són tant per als epifàunics vàgils (Purdy 1964, Ekdale *et al.* 1984). D'altra banda, els organismes que ingereixen sediment són molt sensibles a la granulometria màxima i mínima, mentre que pels filtradors, en canvi, el tamany de gra més petit pot ser crític, ja que la resuspensió de partícules massa fines pot causar problemes al seus aparells filtradors.

La granulometria del sediment sovint condiciona altres factors molt importants per la vida bentònica (especialment endobentònica). Així els sediments fins normalment contenen més matèria orgànica aprofitable per sedimentívors que els més grollers, mentre que aquests es troben molt millor oxigenats que els primers. A més els sediments més fins acostumen a constituir substrats més consistents, motiu pel qual els caus en sorres acostumen a presentar revestiments que no són necessaris en substrats argilosos.