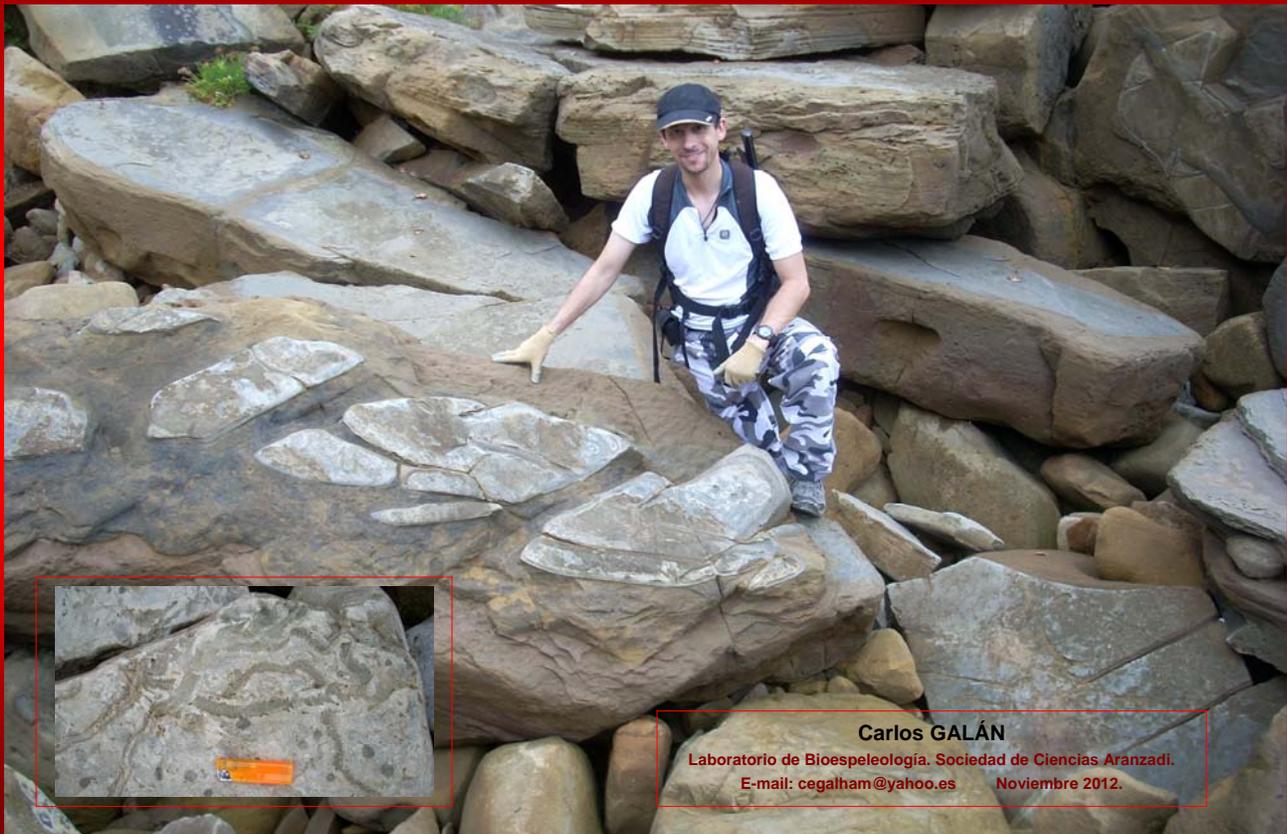


**TRAZAS FÓSILES INUSUALES DE *NEREITES* Y NUEVA LOCALIDAD CON *PROPARAMOUDRAS*
EN EL FLYSCH EOCENO DE ULÍA (FORMACIÓN JAIZKIBEL)**

Nereites unusual trace fossils and new locality with *Proparamoudras* in the Eocene flysch of Ulía (Jaizkibel Formation)



Carlos GALÁN

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.
E-mail: cegalham@yahoo.es Noviembre 2012.

TRAZAS FÓSILES INUSUALES DE *NEREITES* Y NUEVA LOCALIDAD CON PROPARAMOUDRAS EN EL FLYSCH EOCENO DE ULÍA (FORMACIÓN JAIZKIBEL)

Nereites unusual trace fossils and new locality with Proparamoudras in the Eocene flysch of Ulía (Jaizkibel Formation)

Carlos GALÁN

Laboratorio de Bioespeleología. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

Alto de Zorroaga. E-20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

Noviembre 2012.

RESUMEN

Se presentan datos sobre icnofósiles inusuales encontrados en estratos de arenisca carbonática y caliza arenosa en el litoral del monte Ulía. Las rocas son parte de la secuencia de turbiditas abisales del flysch Eoceno de Gipuzkoa (País Vasco). Se describen pistas de *Saerichnites abruptus* de 5 m de longitud, otros ejemplos de profusión de trazas de *Thalassinoides* de débil diámetro (2-3 mm), y especialmente ejemplos inusuales de *Nereites* muy bien preservados, cuya significación paleoecológica es discutida. Se presenta el hallazgo de una nueva localidad con *Proparamoudras* en caliza arenosa. La nota revisa algunos aspectos controversiales en icnología, poniendo de relieve la diversidad de trazas que puede producir un mismo organismo, según la actividad que realiza, estadio de vida, condiciones de oxigenación del sedimento y condiciones tróficas cambiantes asociadas al dinamismo de las turbiditas en los fondos oceánicos abisales de la cuenca Eocena vasca.

Palabras clave: Karst, arenisca, caliza arenosa, turbiditas abisales, trazas fósiles, icnología, biología de organismos, Paramoudras.

ABSTRACT

Data are presented on unusual ichnofossils found in carbonatic sandstone and sandy limestone strata in the coast of Mount Ulía. The rocks are part of the abyssal turbidites sequence of the Eocene flysch of Gipuzkoa (Basque Country). We describe trails of 5 m length *Saerichnites abruptus*; other examples of *Thalassinoides* trace profusion of weak diameter (2-3 mm), and especially the discovery of unusual *Nereites* examples well preserved, whose paleoecological signification is discussed. We report the discovery of a new locality with *Proparamoudras* in sandy limestone. The note reviews some controversial aspects of ichnology, highlighting the diversity of traces can produce a single organism as the activity performed, life stage, sediment oxygen conditions and changing trophic conditions associated with turbidites dynamism in the abyssal depths of the Basque Eocene basin.

Key words: Karst, sandstone, sandy limestone, abyssal turbidites, trace fossils, ichnology, biology of organisms, Paramoudras.

INTRODUCCION

La Formación Jaizkibel es una potente secuencia de facies flysch constituida por una alternancia de estratos de rocas duras y blandas, las primeras formadas por arenisca o caliza y las segundas por lutitas. La secuencia fue depositada por corrientes de turbidez en condiciones abisales en la cuenca Eocena del País Vasco, una activa zona de rifting entre las placas continentales de Iberia y Europa. Los aportes detríticos, procedentes del Norte (Plateau de las Landas), formaron dos grandes abanicos de deyección submarinos, que se suturan lateralmente con aportes menores procedentes del Este, ocupando la cuenca vasca la zona más deprimida y abierta al océano del surco pirenaico (Campos, 1979; Kruit et al, 1972; Van Vliet, 1982; Mutti, 1985). En los estratos más potentes de la formación se desarrolla un notable pseudokarst en arenisca, con una gran cantidad y diversidad de cavidades y geoformas, generadas fundamentalmente por procesos kársticos de disolución intergranular (Galán et al, 2007, 2009).

La formación se extiende a lo largo de 40 km de costa, constituyendo la cadena litoral de los montes Jaizkibel, Ulía e Igueldo, localizados de E a W entre Hondarribia y Orío. En el relieve actual los estratos más resistentes de arenisca, entallados por pequeños valles, han conformado un litoral abrupto, con prominentes cabos, puntas y acantilados frontales. El tramo central de esta parte de la costa lo constituye el monte Ulía, el cual se extiende entre la punta de Monpás (en San Sebastián) y la punta del Faro de La Plata (en la entrada del puerto de Pasajes). Este tramo es el más salvaje e inaccesible de todos, debido a la disposición subvertical de los estratos, y se puede decir que todo su frente que da al mar está constituido por acantilados, con la sólo excepción del entrante de Cala Murgita, que alberga en su seno una playa rocosa. Esta inaccesibilidad del terreno, debido a la verticalidad de su costa, ha determinado que su relieve permaneciera poco conocido. No obstante, las prospecciones e investigaciones bioespeleológicas efectuadas en Ulía en los últimos años han permitido ir descubriendo todo un conjunto de cavidades y rasgos de gran interés geológico y biológico (Galán, 2001, 2010, 2011; Galán & Rivas, 2009; Galán & Nieto, 2011, 2012; Galán et al, 2011).



Figura 1A. Litoral del monte Ulía. Los estratos de arenisca presentan una estructura monoclinal, con buzamiento Norte. Los estratos subverticales, recortados por la erosión marina, forman abruptos acantilados, de considerable desnivel. Sobre los estratos más compactos de arenisca se desarrolla un notable pseudokarst, con cavidades y geoformas. Arriba: Vista del litoral entre punta Atalaya y la punta del Faro de La Plata, con el entrante de cala Murguita y la zona de estudio en la base de las puntas de Bajo aundi. Abajo: Descenso de un acantilado vertical de 70 m en Punta Atalaya.



Figura 1B. En la zona de Bajo aundi, al W de Cala Murguita (Ulía), hay tres puntas rocosas con prominentes acantilados formados por gruesos estratos de arenisca, en los cuales se desarrolla un pseudokarst con muy diversas geoformas. Estratigráficamente bajo los estratos gruesos de arenisca, hay estratos delgados de arenisca y caliza, con intercalaciones de lutitas, en los cuales se encuentran muchas trazas fósiles.

Aparte de las prospecciones generales efectuadas en las zonas más accesibles de las partes altas y medias de Ulía, se han realizado algunas prospecciones en acantilados y puntas prominentes mediante el empleo de técnicas de escalada y espeleología vertical, principalmente entre Cala Murguita y Monpás. Estas, además de cavidades y geoformas en arenisca, han aportado otros datos de interés, como el hallazgo de Proparamoudras y diversos ichnofósiles, en los bancos más delgados de la serie flysch que infrayace a los estratos gruesos de arenisca. La mayoría de estos ejemplos han sido hallados en calizas arenosas y margocalizas, con intercalaciones de lutitas. En esta nota aportamos algunos datos, que juzgamos de interés, obtenidos en la base y flancos de tres prominentes puntas situadas al W de Cala Murguita, entre ésta y Punta Atalaya.

MATERIAL Y METODOS

Los datos que presentamos son producto de sucesivas prospecciones efectuadas en el monte Ulía, en el sector situado entre Cala Murguita y Punta Atalaya. Algunas de ellas han requerido el empleo de técnicas de escalada y espeleología vertical (escalas de electrón y técnica de jumars), o el acceso a zonas basales del litoral sólo franqueables durante la bajamar de mareas vivas, con el mar en calma. La nota describe un conjunto de trazas fósiles y concreciones descubiertas en bancos delgados de calizas arenosas y arenisca carbonática. Los aspectos más destacables son ilustrados con fotografía digital. El trabajo discute y comenta algunos aspectos, hasta hace poco controversiales, a la luz de los avances más recientes en icnología, particularmente sobre los organismos que generaron las trazas y la ecología del bentos en turbiditas abisales.

RESULTADOS

Grandes áreas de las zonas abisales presentan una dinámica ambiental con fuertes fluctuaciones estacionales en la deposición de materia orgánica. Esto y la litología y granulometría de los sedimentos afecta a su vez al contenido de oxígeno de las aguas porales, así como a la composición, riqueza y comportamiento de los organismos que viven sobre el fondo o enfeudados en el sustrato.

Las zonas del flysch de la cuenca Eocena vasca estuvieron sometidas a descargas de turbiditas que aportaron cantidades de arena muy considerables, de desigual distribución. Con intercalaciones cíclicas menores de sedimentos finos. La diagénesis de estos sedimentos permitió conservar fósiles y trazas fósiles (= ichnofósiles) de los organismos que habitaron en el fondo marino en ese periodo, entre 54 y 45 millones de años AP. Además, a lo largo del proceso de litificación, se produjeron a distintos niveles nódulos y concreciones muy diversas, algunas de modo inorgánico (por procesos puramente químicos) y otras veces involucrando a restos de organismos o de sus trazas fósiles.

Entre estos últimos resultó destacable el descubrimiento de ejemplos extraordinarios de Paramoudras (raras concreciones de cementación silíceas, formadas en torno a trazas fósiles de tubos de poliquetos abisales y, tal vez, pogonóforos). Algunos de ellos comprenden concreciones e ichnotaxa nuevos para la Ciencia, y otros representan los mejores y más espectaculares ejemplos en su tipo hasta ahora conocidos a nivel mundial. Estos ejemplos se presentan en zonas de pseudokarst, donde la secuencia de arenas alcanzó su mayor espesor, posiblemente correspondiente a canales distribuidores y lóbulos de la parte media de abanicos de deyección submarinos.

En estratos más delgados de arenisca con mayor contenido en carbonatos y en calizas arenosas, hallamos previamente en Punta Atalaya (Ulía), curiosos ejemplos de Proparamoudras (el equivalente calcificado de los Paramoudras), así como numerosas trazas fósiles en otros bancos delgados de caliza (Galán & Rivas, 2009). En esta nota aportamos una nueva localidad para Ulía con Proparamoudras y otras trazas fósiles de interés, en posición estratigráfica similar a los hallazgos anteriores. Se trata de otras prominentes puntas situadas al W de Cala Murguita y que figuran en la toponimia como Bajo aundi (Figura 1).

PROPARAMOUDRAS

Los Proparamoudras son también concreciones organizadas en torno a las trazas fósiles de tubos de organismos marinos, sólo que su cementación no es silícea como en los Paramoudras típicos, sino carbonatada, por lo que su composición mineralógica resulta muy similar a la de cannonballs y a la de la propia roca-caja en la que se forman. No obstante se distinguen fácilmente por presentar orificios con espículas en posición axial y estar la concreción en sí más o menos bien delimitada del sustrato y a menudo envuelta por una ganga arcillo-arenosa de menor consistencia.

Los Proparamoudras de Bajo aundi (Ulía), ocurren en estratos subverticales de caliza arenosa compacta, de 2 a 3 m de potencia, faltando en los estratos más delgados de la serie y en las margas y lutitas adyacentes. También faltan en los bancos gruesos de arenisca que han formado los prominentes espolones costeros. La litología de estos Proparamoudras no ha sido estudiada, pero se asemeja por su densidad y apariencia a la de cannonballs (concreciones esféricas de arenisca más dura). En los cannonballs estudiados en la Formación Jaizkibel (Jerez et al, 1971), su litología sólo parece diferir en un tamaño más grueso de los granos de cuarzo, presencia de pequeños contenidos en glauconita, y mayor cementación carbonatada.



Figura 1C. Acantilados de Bajo aundi, Ulía. En ellos se encuentran diversas cavidades y geoformas. Algunas cuevas se forman a expensas de planos de estratificación que atraviesan los espolones rocosos (imagen superior), o en fracturas y bajo grandes bloques de colapso. En otros casos se trata de abrigos superficiales, pero a menudo poseen notables geoformas (imagen inferior).



Figura 1D. Prospecciones en la punta más oriental de los espolones de Bajo aundi, al W de Cala Murguita (Ulía), donde se encuentran diversas cavidades y geoformas en los estratos gruesos de arenisca, y trazas fósiles (= ichnofósiles) en los estratos delgados de la parte inferior de la serie.

Las características generales de los Proparamoudras de Bajo aundi sugieren que éstos poseen también una mayor o algo más consistente cementación, y ésta es carbonatada, no sílicea como en los Paramoudras típicos descritos de Jaizkibel e Igueldo (Galán & Mola, 2008; Galán et al, 2008). Por esta razón resultan poco eminentes y son meteorizados o resisten a la erosión en un grado comparable a la caliza del estrato en que se han formado, destacando poco de ella en el relieve.

Sus terminaciones en superficie tienen formas semiesféricas, con orificios en posición axial. Pero se trata de la terminación en superficie de concreciones cilíndricas más largas, de 15 a 30 cm de diámetro, que se hunden en el sustrato. Algunas de ellas afloran en tramos de más de 1 m, pero sus continuaciones parecen tener mucho mayor desarrollo, subhorizontal, y quedan contenidas en la parte central del estrato que las limita, por lo que su disposición espacial es paralela a la estratificación. Los tubos son de pequeño diámetro, en torno a 5 mm. Varios ejemplos presentan orificios con espículas centrales agudas y prominentes, que corresponden al cordón central del ichnofósil. La similar nivelación de los Proparamoudras y la caliza arenosa adyacente, insinúa un grado comparable de cementación y/o de resistencia a la erosión (Figura 2).

TRAZAS FÓSILES DE SAERICHNITES

En otros bancos de arenisca, dispuestos estratigráficamente sobre los bancos de caliza con Proparamoudras que acabamos de describir, se presentan diversas trazas fósiles que constituyen el contramolde en positivo de huellas y pistas de organismos que deambulaban en la superficie de los sedimentos arcillosos. Entre ellas llamó nuestra atención la presencia de trazas de *Saerichnites abruptus*, de hasta 5 m de longitud (Figura 3).

El ichnogénero *Saerichnites* fue descrito tempranamente (Billings, 1866), y se caracteriza por presentar dos filas paralelas de protuberancias redondas alternas, distribuidas regularmente sobre los planos de estratificación (Wetzel et al, 2007; Wetzel, 2010).

En 2011 tuvo mucho difusión en los medios la extracción en el flysch Eoceno de la playa de Itzurun, Zumaia, de una traza fósil de *Saerichnites abruptus*, que fue trasladada al Centro de interpretación de Algorri, del Biotopo Deba-Zumaia. La traza medía 1,5 m de largo y 3 cm de ancho, con protuberancias de 0,7-1,7 cm de diámetro. A. Hilario y J.C. Gutiérrez Marco, quienes identificaron la huella, destacaron su interés científico por su buen estado de conservación y particularmente por sus dimensiones, ya que las trazas de este tipo son muy raras a nivel mundial y raramente alcanzan los 30-40 cm. En Zumaia se habían mencionado hallazgos aislados en 1946, 1977 y 1995, que no siempre fueron identificados correctamente. Nosotros reportamos para Punta Atalaya (Ulía) ejemplos del mismo tipo de 70 cm (ver fotos en: Galán & Rivas, 2009; Galán et al, 2012). A ello se suma ahora el hallazgo de otros ejemplos en Bajo aundi, destacando una traza casi continua de 5 m de longitud (Figura 3). Estas trazas poseen también 3 cm de ancho, con protuberancias redondeadas de 0,8 a 1,5 cm de diámetro, y espaciamiento semejante al reportado para Zumaia. Con ello sólo queremos dar a conocer que su ocurrencia es frecuente en Ulía, en la parte basal de los estratos gruesos de arenisca.

La ichnoespecie ha sido hallada en distintos tipos de sedimentos desde el Ordovícico al Neógeno. Las protuberancias de *Saerichnites* son actualmente interpretadas, no como una huella del paso de un animal en el sedimento, sino como el relleno de las aberturas verticales de tubos producidos por la emergencia en el suelo oceánico de los sifones de moluscos bivalvos, particularmente almejas Tellinacea (familias Tellinidae y Semelidae), que avanzan excavando una galería horizontal a varios cm bajo la superficie del suelo oceánico (Figura 6) (Bromley et al, 2003; Seilacher & Seilacher, 1994; Uchman, 1995, 2001; Wetzel, 2010). Esta interpretación se basa y se ajusta muy bien a las características excavadoras, biología y modo de vida de los bivalvos Tellinacea modernos, y a las trazas que estos dejan en los sedimentos marinos (Chapman & Newell, 1956; Ekdale & Bromley, 2001; Trueman et al, 1966; Wilson, 1979; Yonge, 1949).

TRAZAS FÓSILES DE THALASSINOIDES

En bancos más delgados de caliza arenosa, de 20-30 cm de potencia, intercalados con otros niveles delgados de margas y lutitas, se presentan numerosas trazas fósiles de *Thalassinoides*. Los ejemplos son comparables a los reportados para Igueldo (Galán et al, 2012), con diámetros de galerías variables, desde 2 a 5 mm.

Thalassinoides Ehrenberg, 1944, es un sistema tri-dimensional de galerías compuesto de tubos cilíndricos, lisos, con ramificaciones en T y en Y, a veces con leves ampliaciones en las bifurcaciones (Wetzel et al, 2007). Generalmente las redes son horizontales, paralelas a la estratificación, con algunas ramas verticales más cortas. En Ulía las trazas de *Thalassinoides* se presentan en estratos delgados de arenisca calcárea, pero alcanzan una gran profusión en bancos delgados de caliza arenosa, en su contacto con intercalaciones de lutitas (Figura 4). A veces están acompañadas de trazas de otros ichnogéneros relacionados (*Ophiomorpha*, *Skolithos*, *Planolites*, *Glokerichnus*). Su diversidad y rango de dimensiones es considerable, pero lo que destaca en Bajo aundi son zonas con una alta densidad de galerías de 2-3 mm de diámetro, que forman intrincados dibujos (Figura 4).

La inmensa mayoría de trazas de tipo *Thalassinoides* son construidas por crustáceos decápodos Thalassinidea (Bromley, 1996; Dworschak, 2000), grupo de pequeños y elongados camarones o cangrejos del fango que viven en galerías excavadas en fondos arcillosos en todos los océanos del mundo; el grupo se divide actualmente en dos infraórdenes: Gebiidea y Axiidea (Sakai, 2004; De Grave et al, 2009), con varias familias y especies que habitan en zonas abisales (Figura 6). No obstante, no se descarta que algunas trazas puedan haber sido hechas por otros crustáceos o por otros invertebrados tal como poliquetos y nemertinos.



Figura 2. Estratos de caliza arenosa, de 2-3 m de potencia, con Proparamoudras. Bajo aundi, Ulía.

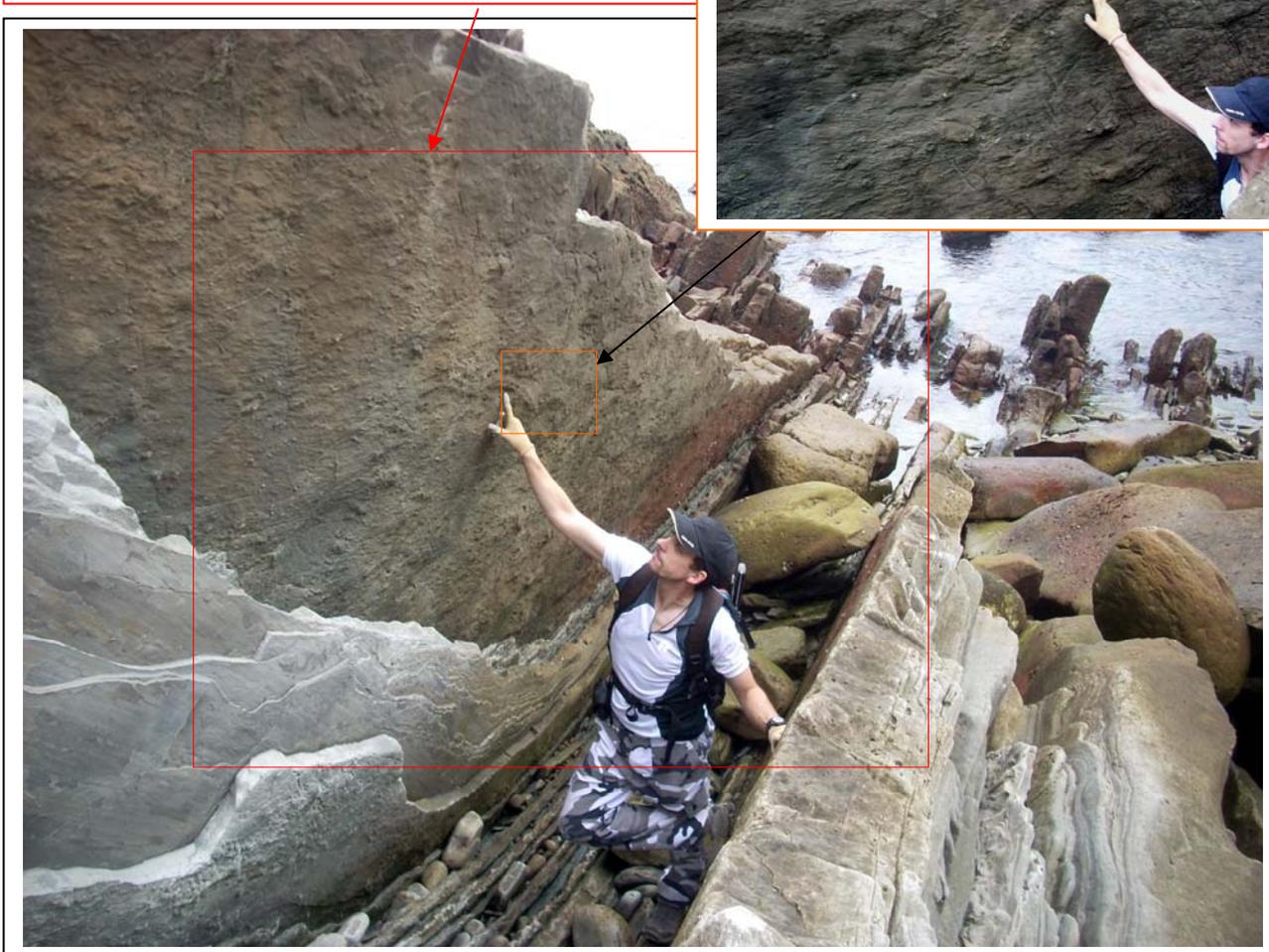


Figura 3A. Trazas fósiles de *Saerichnites*. Detalle en la imagen intermedia. La extensión aproximada del detalle del recuadro naranja, en la imagen superior, y área aproximada que cubre ésta en el recuadro rojo, en la imagen inferior. La traza principal tiene un recorrido total casi continuo de 5 m (barra azul) y hay otras trazas más cortas y menos marcadas (flechas amarillo claro).



Figura 3B. Detalles de la misma localidad de la Figura 3A, con trazas de *Saerichnites* (Bajo aundi, Ulía), otro día con marea más alta pero el mar en calma. La traza mayor tiene 5 m de longitud entre sus extremos.

TRAZAS FÓSILES DE NEREITES

El hallazgo más sorprendente de Bajo aundi (Ulía), es la ocurrencia de numerosas trazas de *Nereites isp.*, de 12 á 18 mm de diámetro y varias decenas de cm de longitud, con trazados serpenteantes complejos (Figura 5).

Nereites MacLeay, 1939, es una pista (= trail) serpenteante o meandriforme, con un surco medial y lóbulos estrechamente espaciados a ambos lados del surco. Los meandros pueden ser muy estrechos, haciendo que el rastro ocupe una gran cantidad de área afectada. *Nereites* se interpreta como una pista de alimentación formada en la superficie del sedimento, tal vez como una traza intraestratal. En algunas ichnoespecies ha sido descrita como una fila doble de remadas o protuberancias circulares a ovals dispuestas en hiporelieve en la roca-caja, como contramolde de una pista de avance de un gusano en el sedimento blando. Como veremos a continuación, las trazas de Ulía presentan dos formas, según el organismo se hundiera ligeramente en el sustrato arcilloso o por el contrario aflorara y se desplazara por su superficie. Este tipo de pistas han sido caracterizadas como trazas epifaunales de alimentación y se conocen desde el Paleozoico (Uchman, 1995; Bromley, 1996). Aunque las trazas más antiguas de *Nereites* (datantes del Cámbrico) son de fondos de aguas someras (Crimes, 1987), en tiempos post-Paleozoicos son predominantes en aguas profundas y ambientes fangosos abisales. De hecho *Nereites* caracteriza la ichnofacies *Nereites*, de aguas profundas (Frey & Pemberton, 1984).

El modo de producción de la traza es propio de gusanos poliquetos carnívoros de la familia Scalibregmatidae y afines (Bromley, 1996), pero muchos otros poliquetos suspensívoros y sedimentívoros pueden usar técnicas de desplazamiento y alimentación parecidas. El poliqueto carnívoro *Polyphysia crassa* (Scalibregmatidae) ilustra muy bien lo que se ha denominada penetración semifluida. Elder (1973) revela que, en vez de emplear una técnica de doble-anclaje, parecido a muchos gusanos, esta especie raspa el sustrato floculado por delante de él hacia los lados, usando su prostomio. El extremo de la cabeza del animal progresa de modo continuo dentro del sustrato fluido, no de una manera cíclica, mientras que el resto de su cuerpo avanza hacia delante por medio de movimientos peristálticos. Después de que el prostomio de *P. crassa* ha liberado granos del sedimento o los ha floculado tras su adhesión, los parapodios empujan la arcilla suelta lateralmente y hacia atrás, de modo que se produce una galería abierta. Los movimientos de empuje de la cola dilatan la galería (= burrow) y consolidan las paredes con mucus (Elder, 1973). Por el contrario, al alcanzar la superficie del sedimento, la progresión se hace por movimientos serpenteantes acompañados por movimientos de remo de los parapodios. La proyección hacia atrás de los abanicos de sedas (en los extremos de los parapodios) generaría la huella doble que ahora vemos como protuberancias. En las trazas de Ulía (Figura 5) se observan perfectamente ambas morfologías en continuidad: los surcos que dejan las galerías (o su desplome) y las trazas dobles del avance en superficie.

Fauchald (1974) y Fauchald & Jumars (1979) sugieren que la sopa de detritos superficiales fue el primer sustrato ocupado por los primitivos poliquetos Precámbricos, antes de que su eficiencia excavatoria mejorada les permitiera la colonización de sustratos más firmes. No obstante, la mayoría de los ocupantes de este tipo de sustrato acuoso en la actualidad son probablemente excavadores avanzados, que han modificado sus eficientes técnicas de excavación para hacer frente a ambientes semifluidos, como los fondos arcillosos abisales (Figura 6).

En todo caso, resulta interesante constatar como un mismo organismo puede generar trazas con morfologías distintas según su actividad y si esta se realiza sobre la superficie o dentro del sedimento. De igual modo, la talla del animal, según su estadio de vida (fases juveniles o adultos de distintas edades y desarrollos) puede dar lugar a trazas de distintos diámetros. Varios de estos aspectos, que tienen que ver con la interpretación que se hace de las trazas fósiles, están controlados por la granulometría del sedimento, la profundidad, el tipo de alimentación del organismo y el contenido orgánico del sedimento, y estas variables por lo común suelen mostrar fluctuaciones.

LA ALTA DIVERSIDAD DE TRAZAS FÓSILES DURANTE EL EOCENO

En primer lugar, es interesante destacar que en las rocas del flysch Eoceno de la Formación Jaizkibel se ha preservado una gran cantidad y diversidad de trazas fósiles, e igualmente contienen muy diversos tipos de concreciones y nódulos. En las zonas con bancos gruesos de arenisca se ha formado un notable pseudokarst y además se encuentran ejemplos extraordinarios de Paramoudras. En la proximidad de estas zonas, generalmente ocupando una posición estratigráfica más baja, se encuentran bancos más delgados de arenisca y caliza arenosa, con intercalaciones de lutitas y margas. En estas zonas, la profusión de ichnofósiles es máxima, encontrándose trazas de organismos muy diversos, entre ellos las que acabamos de describir.

Esta considerable diversidad de ichnofósiles no se presenta en todo el flysch de la Costa Vasca, sino que alcanza su mayor profusión en las rocas duras de edad Eoceno. Este no es un simple caso local o regional, sino que alcanza una expresión global, particularmente para trazas fósiles abisales o de zonas marinas profundas. Muy diversos autores que han analizado con cierto grado de detalle las tendencias globales en biodiversidad de las trazas fósiles abisales del Mesozoico y Cenozoico coinciden en ello. Uchman (2004) por ejemplo encuentra que en las cuencas sedimentarias en torno al Tethys, a partir del Albiense (Cretácico temprano) hay un rápido y continuo incremento en diversidad de trazas fósiles abisales hasta un óptimo en el Eoceno, entonces se produce una caída marcada en el límite Eoceno-Oligoceno, y finalmente una reducida diversidad en el Mioceno. Para otras regiones del mundo se da también un máximo Eoceno, aunque puede estar desplazado hacia el Eoceno tardío (López Cabrera et al, 2008).



Figura 4. Profusión de trazas fósiles de *Thalassionoides* en estratos delgados de caliza arenosa. El mechero que sirve de escala tiene 22 mm de ancho x 75 mm de alto. Las manchas oscuras de la imagen superior son salpicaduras de la lluvia. Nótese los cordones de 2-4 mm y la disposición subhorizontal de las galerías, paralelas a la estratificación.



Figura 5A. Trazas fósiles de *Nereites*. Nótese las dos morfologías en continuidad: como galerías (bajo la superficie del sedimento) y como huellas de barridos bilobulados laterales (sobre la superficie del sedimento, correspondiente a un plano de estratificación). El mechero que sirve de escala tiene 22 mm de ancho x 75 mm de largo. La roca-caja son bloques desgajados de un estrato delgado de caliza arenosa.

Estos cambios han sido interpretados como un proceso asociado a cambios paleo-oceanográficos mayores (particularmente en la temperatura de las aguas abisales) y a condiciones tectónicas generales que favorecieron un incremento de las áreas con depósitos de flysch. Uchman (2004) relaciona esta alta biodiversidad al advenimiento de condiciones oligotróficas asociadas al máximo termal Cenozoico y al calentamiento global de las aguas abisales. Para Seilacher (1974) la alta biodiversidad puede también estar relacionada con el incremento del flujo de fitodetritos hacia los océanos a partir del final del Cretácico, debido a su vez a la radiación de las angiospermas en el medio terrestre.

El que los máximos de diversidad de trazas fósiles abisales ocurra en algunas regiones del globo en momentos diferentes del Eoceno, puede deberse a peculiaridades geológicas regionales. P.ej. para los Andes meridionales se cree que el desplazamiento del máximo hacia el Eoceno final se debe a que en la región dominaron durante el Eoceno temprano los depósitos de lutitas en condiciones disóxicas a anóxicas cálidas, pero un leve enfriamiento ocurrió entre el Eoceno medio y tardío, con condiciones de mayor oxigenación de los sedimentos, lo que propició la especialización y aumentó la diversidad (Malumián et al, 2007).

Los productores de las trazas abisales de las ichnofacies *Nereites* y *Zoophycos* eran aparentemente organismos altamente especializados para competir en áreas oceánicas con bajos aportes de nutrientes (Seilacher, 1974; Uchman, 2004). Contrariamente a las tendencias variables de la temperatura durante el Eoceno, la tendencia del contenido en carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$ trend), un buen indicador de la productividad, es muy constante (Luterbacher et al, 2004). Esto sugiere que el óptimo de diversidad Eoceno puede estar relacionado con una relativa constancia de condiciones oligotróficas a través del Eoceno, una situación que habría favorecido la radiación y diversificación de las especies abisales.

MATERIA ORGÁNICA, FLUCTUACIONES Y RESPUESTA DE LOS ORGANISMOS DEL BENTHOS

Crecientes investigaciones sobre la fauna abisal durante las últimas décadas han puesto de relieve que en este medio se presentan muchas zonas de alta diversidad. Sanders (1968) propuso para explicar esto la llamada hipótesis de tiempo-estabilidad, que básicamente postula que las zonas abisales presentan un ambiente estable a largo término y que por ello proporcionan condiciones óptimas para una máxima subdivisión del hábitat en nichos ecológicos, lo que finalmente resulta en un gran número de especies. Esta hipótesis ha sido invocada para explicar la alta diversidad de trazas fósiles abisales. No obstante, hay numerosa evidencia reciente de que el fondo abisal es un hábitat dinámico, que experimenta fuertes fluctuaciones.

Estas fluctuaciones incluyen la deposición de materia orgánica y tiene a su vez efectos en el benthos y en la interpretación de sus trazas fósiles. Las trazas fósiles son producidas por macro-organismos que tienen dos requerimientos básicos: oxígeno para la respiración y materia orgánica para alimentarse. No obstante, aplicar los hallazgos obtenidos sobre sedimentos abisales recientes para interpretar sus contrapartes fósiles no es algo que tenga una traducción directa, porque los sedimentos modernos son blandos y carecen de un realce diagenético de sus estructuras. Pero sí podemos añadir, para facilitar la comprensión del tema, una breve exposición de algunos de los aspectos más relevantes. Es oportuno señalar que, a pesar de la considerable investigación hecha sobre la preservación de la materia orgánica, el mecanismo por el cual esta preservación ocurre sigue siendo objeto de debate (Morse & Beazley, 2008).

Los posibles factores de control suelen co-variar tanto, que un factor tal como el tiempo de exposición al oxígeno, incorpora varias otras variables ambientales importantes (Hartnett et al, 1998). Para amplias áreas de los océanos la producción de materia orgánica fluctúa significativamente durante el año, en respuesta a la estacionalidad de la insolación, fuerza del viento, circulación y surgencia de las aguas (Margalef, 1967) y tales variaciones pueden ser más o menos pronunciadas. Dependiendo de la profundidad del agua, el lento descenso de las partículas orgánicas alcanza el suelo oceánico después de 2-4 semanas (Smith et al, 1996; Wiesner et al, 1996). Mientras se asientan, dependiendo de la profundidad del agua y la oxigenación del cuerpo de agua, una considerable proporción de las partículas orgánicas es oxidada (Suess, 1980). De este modo, la productividad señalada viene a ser atenuada con el aumento en la profundidad del agua, pero corresponde no obstante a la producción primaria. Así, la deposición de materia orgánica sobre el suelo oceánico puede fluctuar considerablemente con el tiempo. La deposición de fitodetritos es una fuente mayor de energía para el benthos y ha sido relacionada a patrones estacionales de crecimiento y de reproducción, así como también a la variación regional en biomasa del benthos (Thurston et al, 1994). Un surplus de alimento resulta en un realce de la actividad del benthos, a la que los microbios y otros organismos responden inmediatamente (Gooday & Turley, 1990).

Los datos sedimentológicos muestran una estrecha relación entre la materia orgánica y el material siliciclástico suspendido a través de la columna de agua (Deuser et al, 1983). Esta observación condujo a Hedges & Keil (1995) a proponer que la materia orgánica resulta adsorbida o adherida a las partículas siliciclásticas, principalmente minerales de la arcilla, mientras se deposita sobre el suelo oceánico. Esta deducción es soportada por la observación de que el contenido en carbono orgánico de las partículas depositadas y su tamaño están inversamente relacionados.

Sobre el suelo oceánico pueden ser observadas respuestas del benthos de corto-término y de largo-término a la deposición de materia orgánica. En el corto término, siguiendo a floraciones del plankton (= blooms), los copos orgánicos pueden cubrir el suelo oceánico (Smith et al, 2002; Wetzel, 2008). Cuando el oxígeno es consumido en esta rica capa orgánica, el flujo de oxígeno hacia el interior del sedimento decrece rápidamente (Gehlen et al, 1997). Las mediciones en depósitos oceánicos muestran que el crecimiento del flujo de oxígeno dentro del sedimento puede mostrar un retardo de 2-3 semanas tras la deposición de la materia orgánica. Cuando decrece el flujo de oxígeno, la barrera redox que separa los depósitos óxicos y anóxicos se desplaza hacia arriba.



Figura 5B. Bajo aundi, Ulía. Otros ejemplos de trazas fósiles de *Nereites*, con dos morfologías distintas, en estratos delgados de caliza.

De este modo, la señal deposicional orgánica se propaga en unos 10 días dentro del sedimento y afecta en particular a aquellos organismos que toman su agua de respiración de los espacios porales. Localmente, en torno a tubos abiertos, el flujo de oxígeno dentro del sedimento puede ser intensificado por algunas horas hasta 1 día mientras están activos los organismos habitantes de los tubos (Forster, 1996).

En el largo término, en muy lentas acumulaciones de depósitos abisales, con tasas de sedimentación menores que 5 cm/ky, el contenido de carbono orgánico del sedimento depende principalmente de la tasa de sedimentación (Müller & Suess, 1979; Tyson, 2001); por encima de esos valores ocurre un efecto de dilución. La velocidad de enterramiento de la materia orgánica es de hecho influida por el tiempo de exposición de la materia orgánica al oxígeno (Hartnett et al, 1998). Un mecanismo de feedback complica, no obstante, estas relaciones, porque con un contenido incrementado de alimento, el stock benthico disponible para el largo-término y la actividad excavadora son expresadas como una tasa de mezcla y ambas resultan incrementadas (Legeleux et al, 1994). Además, un surplus de materia orgánica lábil es mezclada hacia abajo; usando clorofila-a como trazador de la biomasa fresca de fitodetritos, este pigmento lábil puede penetrar a profundidades de 5 cm dentro del sedimento y puede tener una larga vida-media (meses a años) (Mincks et al, 2005). El incremento de mezcla conduce a su vez a elevar el flujo de oxígeno dentro del sedimento (Reimers et al, 1986). Este hallazgo es soportado por la observación de que el espesor de la capa de mezcla, que exhibe un valor casi constante de exceso de radio-isótopos (Boudreau, 1986), está estrechamente correlacionado con el flujo de materia orgánica hacia el suelo oceánico (Trauth et al, 1997). No obstante, es necesario tomar en cuenta que una proporción no despreciable de materia orgánica es descompuesta en la capa de superficie (Betts & Holland, 1991; Tyson, 2001).

IMPLICACIONES ICHNOLÓGICAS

Las principales implicaciones ichnológicas de esto residen en que, en sedimentos oxigenados, el suministro de materia orgánica provee la fuente primaria de energía para los organismos del benthos, con la excepción de las comunidades de filtradores y los organismos que utilizan emanaciones de sulfuro de hidrógeno o de metano (Dando et al, 2008). Las variaciones en la deposición de materia orgánica sobre el suelo oceánico afectan a la oxigenación de los sedimentos y los organismos del endobenthos responden a esto de varios modos. Por ejemplo, durante períodos estacionales de surgencia (= upwelling) se reproduce y multiplica el plankton (blooms o floraciones), y se fertilizan las aguas superficiales, siendo el flujo de materia orgánica hacia el fondo 3-4 veces más alto que durante otros períodos (Wiesner et al, 1996). Así, durante los períodos de alta producción primaria el fondo abisal queda recubierto por copos orgánicos, mientras que durante épocas de no-blooms el suelo oceánico está desprovisto de ellos. Debido a la deposición de la materia orgánica, el flujo de oxígeno dentro del sedimento es rebajado y los productores de *Nereites* responden a ello, ya que son muy sensibles a la oxigenación del sedimento mientras se alimentan por encima del límite redox en épocas de no-blooms. Tras la llegada de materia orgánica, se mueven hacia arriba y se alimentan sobre la superficie, desplazando algo del sedimento superficial hacia abajo (Wetzel, 2010). La geometría de las diferentes especies de *Nereites* (siguiendo la taxonomía de Uchman, 1995) puede ser explicada por estas observaciones: Si la deposición de materia orgánica fluctúa estacionalmente, *Nereites missouriensis* es producido en respuesta a la oxigenación, pero si el aporte de materia orgánica al suelo oceánico es constante, preferiblemente se forman las trazas horizontales de *Nereites irregularis* (anteriormente *Helminthoidea labyrinthica*).

La generalización de esta deducción implica que la ondulación vertical de las trazas fósiles producidas por organismos que toman su respiración del agua de los espacios porales, puede ser usada como indicador de las fluctuaciones en depósitos oxigenados. Si todos los ichnogéneros indican pronunciados movimientos hacia arriba y hacia abajo de sus productores, es muy probable una marcada estacionalidad del input de materia orgánica. En el otro extremo está que si todos los burrows, incluyendo los cercanos a la superficie, son horizontales, entonces el input de materia orgánica puede no fluctuar fuertemente con el tiempo.

Los movimientos pronunciados arriba y abajo de los animales del endobenthos ciertamente disturban los burrows superficiales. Esto puede explicar el hecho de que, en áreas de pronunciada estacionalidad de la producción primaria, las trazas especializadas como las de graphoglyptidos (*Paleodictyon*, *Cosmorhapha*, *Spirorhapha*, *Urohelminthoidea*) son escasas o incluso faltan. De hecho, los graphoglyptidos se observan en sedimentos abisales modernos sólo donde la estacionalidad de la producción primaria es baja.

Hay convincente evidencia de que los productores de trazas fósiles que tienen abierta una conexión permanente con el suelo oceánico, responden sensitivamente. El relleno de algunos *Thalassinoides* en los registros abisales refleja una alimentación al menos temporal de sus productores en superficie (Kaminski & Wetzel, 2004).

La relación entre la fluctuación en la deposición de materia orgánica y los movimientos hacia arriba y abajo de los excavadores tiene que tomar en cuenta la movilidad de los productores de trazas fósiles. P.ej. los marcados movimientos verticales de los productores de *Scolicia* (hoy principalmente equinoideos) implica (al igual que en el caso de los productores de *Nereites*) que ellos presentan una alimentación adicional en superficie. Los productores de *Scolicia* se ven ciertamente afectados por la oxigenación del sedimento porque sólo pueden excavar poco tiempo en depósitos deficientes en oxígeno (Bromley et al, 1995). Así, los movimientos verticales pueden indicar una deposición estacional de materia orgánica. En contraste, la emergencia mostrada por algunos *Scolicia* con mínima ondulación vertical (Uchman, 1998), puede darse en condiciones de deposición constante. Los organismos que pueden excavar galerías y moverse rápidamente sobre largas distancias, tal como los productores de *Scolicia*, no resultan así buenos indicadores de una deposición constante. Extensas galerías horizontales pueden resultar de alimentación selectiva y de la alta movilidad de los productores de *Scolicia*, lo cual les permite retrabajar un amplio horizonte en poco tiempo y, por tanto, sin guardar

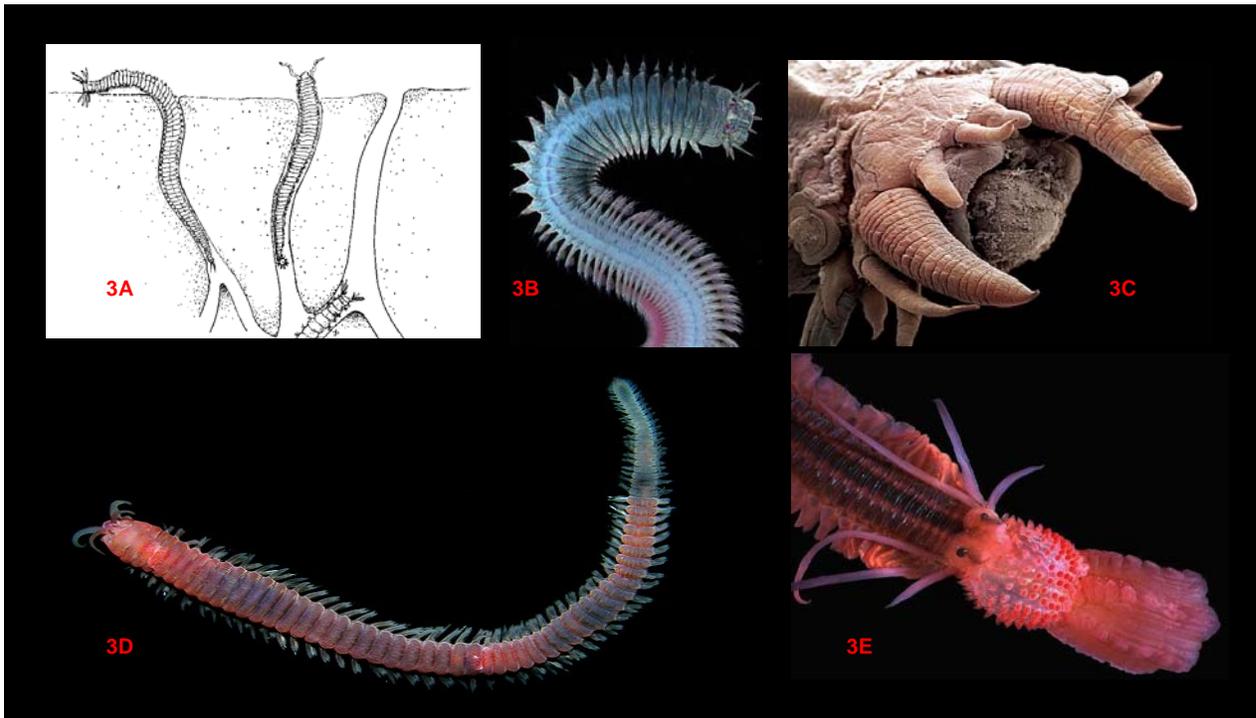
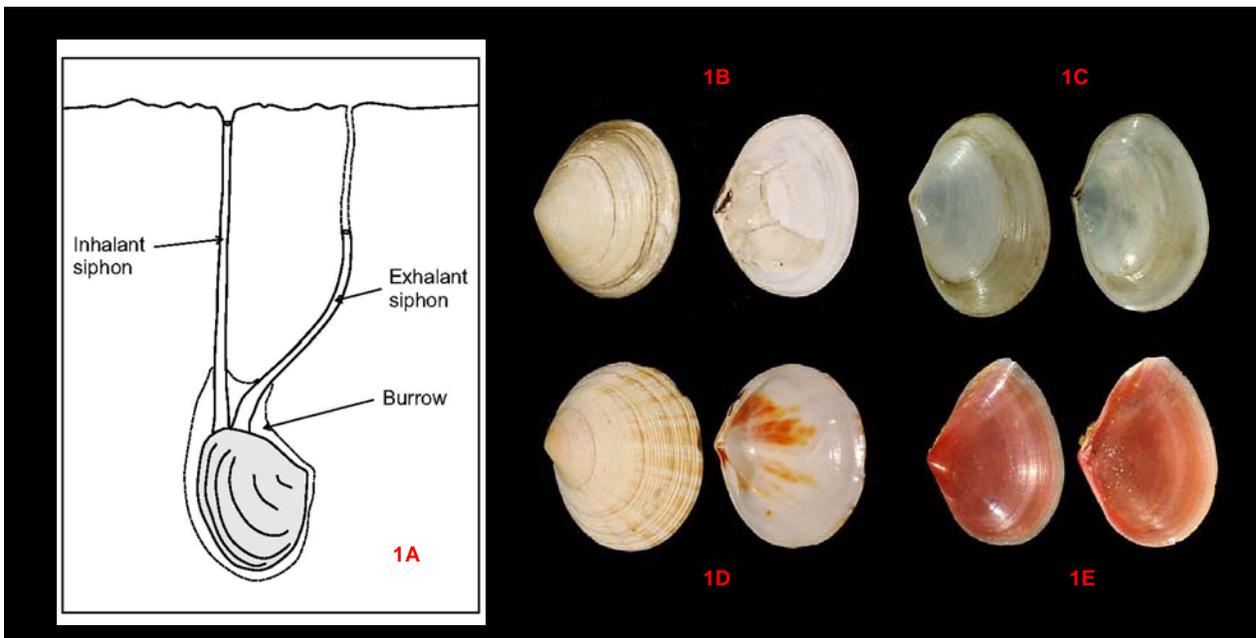


Figura 6. Algunos de los organismos que forman los burrows descritos en esta nota. (1) Las trazas de *Saerichnites* las generan bivalvos tellináceos Semelidae y Tellinidae. 1A: esquema de la disposición de los sifones cuando un Semelidae se alimenta en superficie. 1B: *Scrobicularia plana*. Semelidae. 1C: *Abra alba*. Semelidae. 1D: *Arcopagia crassa*. Tellinidae. 1E: *Macoma balthica*. Tellinidae. (2) Las trazas de Thalassinoides las forman crustáceos Gebiidea y Axiidea. 2A: *Upogebia deltaura*. Upogebiidae, Gebiidea. 2B: *Lepidophthalmus* sp. Callianassidae, Axiidea. (3) Las trazas de *Nereites* por lo común las generan poliquetos Scalibregmatidae y afines. 3A: burrows de Scalibregmatidae. 3B: Detalle de poliqueto Dorvilleidae. 3C: detalle de la región cefálica de un poliqueto abisal. 3D: *Phyllococe lineata*. Scalibregmatidae. 3E: Detalle de región cefálica y prostomio de otro Scalibregmatidae abisal. (Fuente: Bromley 1996; Bromley et al, 2003; web Natural History Museum Rotterdam; Galán et al, 2012).

relación con el tipo de deposición de materia orgánica. Las trazas fósiles de *Scolicia* en el Pacífico indican que su abundancia se relaciona con la cantidad de alimento, mientras que su tamaño guarda relación con la calidad del alimento (Wetzel, 2008). Las observaciones de equinoideos en el Mar del Norte muestran también una relación entre calidad del alimento y tamaño del organismo por un lado, y cantidad de alimento y abundancia de organismos por el otro (Krönke, 2006).

La alta disponibilidad de materia orgánica, sea estacional o permanente, favorece una alimentación inselectiva en superficie o incluso una estrategia de bulldozing nutricional cuando es abundante el alimento (Glover et al, 2008). Entonces resulta superflua una alimentación especializada (Wigham et al, 2008). Las altas cantidades de materia orgánica lábil que entran al sistema pueden permitir a los sedimentívoros y suspensívoros consumir rápidamente material detrítico orgánico, sin separaciones a escala fina. De igual modo en las áreas de surgencia intensa (como el NW de África), donde el contenido de materia orgánica en el sedimento es alto, sólo las estructuras biodeformacionales están presentes, mientras que las trazas fósiles que documentan un comportamiento de alimentación especializado están ausentes (Wetzel, 1991).

La alta deposición de materia orgánica favorece el establecimiento de la barrera redox a una profundidad somera, y, otra vez, puede soportar estrategias nutricionales alternativas. También los eventos episódicos afectan al suplemento de materia orgánica. En las zonas de taludes continentales, el transporte de flujo de masas de las partículas sedimentarias y materia orgánica ocurre episódicamente. La distribución de la materia orgánica en estos depósitos depende del tipo de flujo; en corrientes diluidas, la materia orgánica se enriquece en capas delgadas, mientras que en corrientes de suspensión altamente concentradas los depósitos son distribuidos homogéneamente con considerables intervalos. La materia orgánica en estos y otros eventos, tal como tempestades, representa alimento para el benthos. Su distribución ha sido documentada por trazas fósiles formadas por organismos que se alimentan selectivamente. En particular, los productores de *Phycosiphon* parecen retrabajar selectivamente los intervalos enriquecidos. En contraste, *Phycosiphon* muestra spreites y ondulaciones verticales o inclinadas cuando la materia orgánica ha sido distribuida uniformemente (Wetzel & Uchnman, 2001; Wetzel, 2008).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

La deposición de materia orgánica y su fluctuación con el tiempo, la actividad de los organismos excavadores, la oxigenación del sedimento, la tasa de sedimentación, y la tasa de enterramiento de materia orgánica, están tan complejamente interrelacionadas que estos procesos no son comprendidos hoy de modo cuantitativo (Morse & Beazley, 2008). Además, las preferencias de alimento de los organismos excavadores no son realmente conocidas, en particular para las zonas abisales.

En situaciones de restricción de alimento, los organismos del benthos desarrollan una selectividad de alimentación y estudios recientes sugieren que existe una preferencia de los diferentes organismos por diferentes compuestos orgánicos (Wigham et al, 2008). Esta selectividad ciertamente influye el comportamiento de excavación y, a su vez, el registro icnológico. En zonas abisales la movilidad de las diferentes especies juega un importante papel en el reparto de los recursos alimentarios debido a la habilidad de las diferentes especies para moverse entre manchas de alimento (Uthicke & Karez, 1999). Estos aspectos también se aplican a los organismos que hacen galerías y, otra vez, pueden afectar al registro de las trazas fósiles. De hecho hay muy poco conocimiento acerca de los detalles de estos aspectos en medios abisales modernos. Los nuevos hallazgos en estos campos tendrán ciertamente impacto en la interpretación del registro de trazas fósiles. A su vez, en las icnofacies *Nereites* y *Zoophycos*, el registro litológico muestra gran variabilidad espacial en la composición de las icnocenosias modernas (Wetzel et al, 2007).

En contraste con la bien conocida hipótesis de tiempo-estabilidad, amplias áreas abisales muestran que son un habitat dinámico; en particular, la deposición de materia orgánica fluctúa estacionalmente y sobre largos espacios de tiempo. Ello afecta a la oxigenación de las aguas porales y, a su vez, a la infauna excavadora en las capas superiores del sedimento con una conexión abierta no-permanente con el fondo oceánico, tal como los productores de *Nereites* y *Scolicia*. Ellos conectan con una alimentación de superficie o cerca de ella durante los blooms y con otra alimentación en el sedimento profundo entre blooms. Los movimientos verticales y la alimentación temporal en superficie pueden resultar en la destrucción o ausencia de trazas superficiales. Los productores de burrows que mantienen una conexión abierta con el fondo oceánico pueden pasar temporalmente a un modo de alimentación en superficie, como es documentado en diversos casos de tubos de *Thalassinoides* y *Zoophycos*. Y en estos casos el registro icnológico puede mostrar trazas diversas, generadas por un mismo organismo, así como trazas diversas generadas por comportamientos distintos de alimentación. Ejemplos como los reportados en esta nota para los *Nereites* de Ulía, muestran la continuidad de burrows distintos, producidos por el mismo organismo, y por tanto resultan ilustrativos a este respecto.

De igual modo, lo expuesto para Ulía, Igueldo y Jaizkibel sobre trazas fósiles (en este y en trabajos previos) sugiere que las turbiditas arenosas que dan lugar a gruesos bancos de arenisca, debido a su grueso tamaño de grano y rápida deposición, no presentan un alto contenido en materia orgánica utilizable por organismos del benthos, y son escasas en ellas las trazas fósiles, salvo la ya comentada para los organismos tubícolas de Paramoudras (que deben tener otras estrategias de alimentación) y con la excepción de su base o techo cuando incluyen niveles interestratificados de lutitas de cierto espesor.

Por el contrario, en los estratos delgados de arenisca o de caliza arenosa, resultan extraordinariamente bien preservadas las trazas fósiles, en los contactos con margas y lutitas. Lo que sugiere que los sedimentos arcillosos finos (luego litificados como lutitas), sometidos a una más lenta deposición de materia orgánica (incluyendo la lluvia de detritos del plankton), poseen un alto contenido orgánico y sirven así de soporte a comunidades muy diversas de organismos que habitan en la zona oxigenada. A la

periodicidad de las fluctuaciones estacionales en el suministro de materia orgánica, se suman otras fluctuaciones debidas a la ocurrencia episódica de las corrientes de turbidez, con el resultado de aportar a la vez un medio idóneo para la conservación de trazas fósiles en capas sucesivas. Y precisamente correspondiendo al período que presenta a nivel global una mayor biodiversidad de trazas abisales.

Podemos concluir que las rocas del flysch Eoceno (Formación Jaizkibel) presentan una alta diversidad de icnofósiles, de gran relevancia e interés científico, que aportan por consiguiente un fértil campo de estudio de aspectos geológicos y biológicos. Lo que refuerza a su vez la importancia de su conservación dentro de la red de espacios naturales protegidos.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha contado con la colaboración de José Rivas, Marian Nieto e Iñigo Herraiz (Dpto. Espeleología, S.C.Aranzadi).

BIBLIOGRAFIA

- Betts, J.N. & H.D. Holland. 1991. The oxygen content of ocean bottom waters, the burial efficiency of organic carbon, and the regulation of atmospheric oxygen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 97: 5–18.
- Billings, E., 1866. Catalogues of the Silurian Fossils. Geological Survey of Canada. Dawson Brothers, Montreal, QC, 93 pp.
- Boudreau, B.P. 1986. Mathematics of tracer mixing in sediments. I. Spatially dependent diffusive mixing. *American Journal of Science*, 286, 161–198.
- Bromley, R. G. 1990. Trace fossils, biology and taphonomy. Unwin Hyman, London, 280 p.
- Bromley, R.G. 1996. Trace Fossils: Biology, Taphonomy and Applications. Chapman & Hall, London.
- Bromley, R.G., 2004. A stratigraphy of marine bioerosion. In: The application of ichnology to palaeoenvironmental and stratigraphic analysis. (Ed. D. McIlroy), Geological Society of London Special Publications 228:455-481.
- Bromley, R.G.; Jensen, M. & U. Asgaard. 1995. Spatangoid echinoids: deep-tier trace fossils and chemosymbiosis. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 195: 25–35.
- Bromley, R.G.; A. Uchman; M.R. Gregory & A.J. Martin. 2003. *Hillichnus lobosensis* igen. et isp. nov., a complex trace fossil produced by tellinacean bivalves, Paleocene, Monterey, California, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 192: 157-186.
- Campos, J. 1979. Estudio geológico del Pirineo vasco al W del río Bidasoa. Munibe, S.C.Aranzadi, 31(1-2): 3-139.
- Chapman, G., Newell, G.E., 1956. The role of the body fluid in relation to movement in soft-bodied invertebrates. II. The extension of the siphons of *Mya arenaria* (L.) and *Scrobicularia plana* (da Costa). *R. Soc. London Proc.*, 145: 564-580.
- Crimes T. P. (1987): Trace fossils and correlation of late Precambrian and early Cambrian strata. *Geol. Mag.* 124, 2, 97–119.
- Dando, P.R.; Southward, A.J.; Southward, E.C.; Lamont, P. & R. Harvey. 2008. Interactions between sediment chemistry and frenulate pogonophores (Annelida) in the north-east Atlantic. *Deep Sea Research*, 1, 55: 966- 996.
- De Grave, S.; N.D. Pentcheff; S.T. Ah Yong et al. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology Suppl.* 21: 1-109.
- Deuser, W.G.; Brewer, P.G.; Jickells, T.D. & R. Commeau. 1983. Biological control of the removal of abiogenic particles from the surface ocean. *Science*, 219: 388–391.
- Dworschak, P.C. 2000. Global diversity in the Thalassinidea (Decapoda). *Journal of Crustacean Biology* 20: 238–243.
- Elder, H.Y. 1973. Direct peristaltic progression and the functional significance of the dermal connective tissues during burrowing in the polychaete *Polyphysia crasa* (Oersted). *Journal of Experimental Biology*, 58: 637-655.
- Ekdale, A.A. & R.G. Bromley. 2001. A day and a night in the life of a cleft-foot clam: *Protovirgularia-Lockeia-Lophoctenium*. *Lethaia*, 34: 119-124.
- Ekdale, A.A. & T.R. Mason. 1988. Characteristic trace fossils association in oxygen-poor sedimentary environments. *Geology*, 16: 720-723.
- Fauchald, K. 1974. Polychaete phylogeny: a problem in protostome evolution. *Systematic Zoology*, 23: 493-506.
- Fauchald, K. & P.A. Jumars. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 17: 193-284.
- Forster, S. 1996. Spatial and temporal distribution of oxidation events occurring below the sediment-water interface. *Marine Ecology*, 17: 309-319.
- Frey R.W. & S.G. Pemberton. 1984. Trace fossils facies models. In: Walker B.G. (ed.) *Facies models*. Geosciences Canada, 189–207.
- Galán, 2001. Primeros datos sobre el Medio Subterráneo Superficial y otros habitats subterráneos transicionales en el País Vasco. *Munibe Cienc.Nat.*, 51: 67-78.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2007. Pseudokarst en arenisca del flysch costero Eoceno, Gipuzkoa. *Lapiaz*, nº 31: 44 pp. + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 44 pp. + Versión en francés en *Spelunca* 2008 (2º trimestre).
- Galán, C. & M. Molia. 2008. ¿Geología o Paleontología? Las concreciones esféricas con perforaciones tubulares: Nuevos icnotaxa de Paramoudras (Pseudokarst en arenisca del flysch Eoceno, Jaizkibel, Gipuzkoa). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 43 pp.
- Galán, C.; M. Molia; M. Nieto & J. Rivas. 2008. Nuevos datos sobre Paramoudras y concreciones relacionadas en Jaizkibel e Igueldo (Pseudokarst en arenisca del flysch Eoceno, Gipuzkoa). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 44 p.
- Galán, C. & J. Rivas. 2009. Hallazgo de Proparamoudras en un acantilado del litoral central del monte Ulía (Punta Atalaya, flysch Eoceno de San Sebastián, País Vasco). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 25 pp.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2009. Formes pseudokarstiques dans le grès du flysch éocène côtier en Guipúzcoa (Pays basque espagnol). *Karstologia, Assoc. Franc. Karstol. & Fed. Franc. Spéléol.*, 53: 27-40.
- Galán, C. 2010. Patronos y estructuras disipativas en cuevas y geoformas del pseudokarst de Jaizkibel. Pag web Cota0.com + Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2011. Los acantilados de Ulía, sus cavidades y geoformas (San Sebastián, País Vasco). Pag web aranzadi-sciences.org, PDF, 26 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2011. El pseudokarst en arenisca del monte Ulía (Formación Jaizkibel, San Sebastián): notas biológicas y geológicas. Pag web aranzadi-sciences.org, PDF, 28 pp.
- Galán, C. 2011. Notas sobre cuevas, concreciones y geoformas en arenisca del monte Ulía (San Sebastián). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C. & M. Nieto. 2012. Bandas de Moebius, Boxworks y otras raras Geoformas en arenisca de la Formación Jaizkibel. *Bol. SEDECK*, 8 (2012): 20-41. Reedición modificada de Galán & Nieto, 2010 in: aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 30 pp.
- Galán, C.; J. Rivas & M. Nieto. 2012. Notas sobre Thalassinoides y otros Ichnofósiles en turbiditas de la Formación Jaizkibel (Igueldo, flysch Eoceno de Gipuzkoa) y sus analogías con los hallados en Paramoudras. Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 27 pp.
- Gehlen, M.; Rabouville, C.; Ezat, U. & L. Guidi-Guilvard. 1997. Drastic changes in deep-sea sediment porewater composition induced by episodic input of organic matter. *Limnology and Oceanography*, 42: 980–986.
- Glover, A.G.; Smith, C.R.; Mincks, S.L.; Sumida, P. & A. Thurber. 2008. Macrofaunal abundance and composition on the West Antarctic Peninsula continental shelf: Evidence for a sediment “food bank” and similarities to deep-sea habitats. *Deep Sea Research II*, 55: 2491–2501.

- Gooday, A.J. & Turley, C.M. 1990. Responses by benthic organisms to input of organic material to the ocean floor: a review. *Philosophical Transactions of the Royal Society London*, A331: 119–138.
- Hartnett, H.E.; Keil, R.G.; Hedges, J. & A. Devol. 1998. Influence of oxygen exposure time on organic carbon preservation in continental margin sediments. *Nature*, 391: 572–574.
- Hedges, J.I. & R.G. Keil. 1995. Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Marine Chemistry*, 49: 81–115.
- Jerez Mir, L.; Esnaola, J. & V. Rubio. 1971. Estudio Geológico de la Provincia de Guipúzcoa. Mem. IGME (Inst. Geol. Y Min. España), Tomo 79, Madrid, 130 pp + Fotograf.
- Kaminski, M.A. & A. Wetzel. 2004. A tubular protozoan predator: A burrow selectively filled with tubular agglutinated protozoans (Xenophyphorea, Foraminifera) in the abyssal South China Sea. In: Bubik, M. & Kaminski, M.A. (Eds), Proc. Sixth Internat. Workshop on Agglutinated Foraminifera, Grzybowski Foundation Special Publication, 8, pp. 277–283. London.
- Kruit, C.; Brouwer, J. & P. Ealey. 1972. A Deep-Water Sand Fan in the Eocene Bay of Biscay. *Nature Physical Science*, 240: 59–61.
- Legeleux, F.; Reyss, J. & S. Schmidt. 1994. Particle mixing rates in sediments of the northeast tropical Atlantic from ²¹⁰Pbxs, ¹³⁷Cs, ²³⁸Thxs and ²³⁴Thxs downcore distribution. *Earth and Planetary Science Letters*, 128: 545–562.
- López Cabrera, M.I.; Olivero, E.B.; Carmona, N.B. & J.J. Ponce. 2008. Cenozoic trace fossils of the Cruziana, Zoophycos and Nereites ichnofacies from the Fuegian Andes, Argentina. *Ameghiniana*, 45 (2): 1–22.
- Luterbacher, H.P.; Ali, J.R.; Brinkhuis, H.; Gradstein, F.M.; Hooker, J.J.; Monechi, S.; Ogg, J.G.; Powell, J.; Röhl, U.; Sanfilippo, A. & B. Schmitz. 2004. The Paleogene Period. In: F.M. Gradstein, J.G. Ogg, & A.G. Smith (Eds.). 2004. *A Geological Time Scale*. Cambridge University Press: 384–408.
- Malumián, N.; López C.; M.I., Nañez, C. & Olivero, E.B. 2007. Bioerosion patterns in Cretaceous-Cenozoic benthic foraminiferal tests from Patagonia and Tierra del Fuego Island, Argentina. In: R.G. Bromley et al (Eds.), *Organism-sediment interactions: A multifaceted ichnology*. SEPM Special Publication 88, 301–308.
- Margalef, R. 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesión. In: Margalef et al. (Editores). *Ecología Marina*. Fundación La Salle Cienc. Nat., Caracas, 454–492.
- Mincks, S.; Smith, C.R. & D. Demaster. 2005. Persistence of labile organic matter and microbial biomass in Antarctic shelf sediments: evidence of a sediment food bank. *Marine Ecology Progress Series*, 300: 3–19.
- Morse, J.W. & M.J. Beazley. 2008. Organic matter in deep water sediments of the northern Gulf of Mexico and its relationship to the distribution of benthic organisms. *Deep Sea Research II*, 55: 2563–2571.
- Müller, P.J. & Suess, E. 1979. Productivity, sedimentation rate and sedimentary organic matter in the oceans. I. Organic carbon preservation. *Deep Sea Research*, 26: 1347–1362.
- Mutti, E. 1985. Turbidite systems and their relations to depositional sequences. In: Provenance from arenitas. Proceeding Nato-Asi meeting, Cetraro-Cosenza, Italy. Reidel Publ. Co., Dordrecht, Netherlands, 65–93.
- Reimers, C.E.; Fischer, K.M.; Merewether, R.; Smith, K.L. & R. Jahnke, R.A. 1986. Oxygen microprofiles measured in situ in deep ocean sediments. *Nature*: 320,741–744.
- Sakai, K. 2004. The diphyletic nature of the Infraorder Thalassinidea (Decapoda, Pleocyemata) as derived from the morphology of the gastric mill. *Crustaceana* 77 (9): 1117–1129.
- Sanders, H.L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist*, 102: 243–282.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, 5 (5–6): 413–428.
- Seilacher, A. 1974. Flysch trace fossils: Evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*: 233–245.
- Seilacher, A. & E. Seilacher. 1994. Bivalvian trace fossils: a lesson from actupaleontology. *Courier Forsch.inst. Senckenberg*, 169: 5–15.
- Smith, C.R.; Hoover, D.J.; Doan, S.E.; Pope, R.H.; Demaster, D.J.; Dobbs, F.C. & M. Altabet. 1996. Phytodetritus at the abyssal sea floor across 10° of latitude in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Research II*, 43: 1309–1338.
- Smith, K.L.; Baldwin, R.J.; Karl, D.M. & A. Boetius. 2002. Benthic community responses to pulses in pelagic food supply: North Pacific Subtropical Gyre. *Deep Sea Research I*, 49: 971–990.
- Suess, E. 1980. Particulate organic carbon flux in the oceans surface productivity and oxygen utilization. *Nature*, 288: 260–263.
- Thurston, M.H.; Bett, B.J.; Rice, A.L. & P. Jackson. 1994. Variations in the invertebrate abyssal megafauna in the North Atlantic Ocean. *Deep Sea Research I*, 41: 1321–1348.
- Trauth, M.; Sarnthein, M. & M. Arnold. 1997. Bioturbational mixing depth and carbon flux at the seafloor. *Paleoceanography*, 12: 517–526.
- Trueman, E.R.; A.R. Brand & P. Davis. 1966. The effect of substrate and shell shape on the burrowing of some common bivalves. *Proc. Malacol. Soc. London*, 37: 93–109.
- Tyson, R.V. 2001. Sedimentation rate, dilution, preservation and total organic carbon: some results of a modelling study. *Organic Geochemistry*, 32: 333–339.
- Uchman, A. 1995. Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: The Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, northern Apennines, Italy). *Beringeria*, 15: 3–115.
- Uchman, A. 1998. Taxonomy and ethology of flysch trace fossils: revision of the Marian Ksi kiewicz collection and studies of complementary material. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 68: 105–208.
- Uchman, A. 2001. Eocene flysch trace fossils from the Hecho Group of the Pyrenees, northern Spain. *Beringeria*, 28: 3–41.
- Uchman, A. 2004. Phanerozoic history of deep-sea trace fossils. In: D. McIlroy (ed.) *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society, London, Special Publications 228: 125–139.
- Uthicke, S. & R. Karez. 1999. Sediment patch selectivity in tropical sea cucumbers (Holothuriodea: Aspidochirotida) analysed with multiple device choice experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 236: 69–87.
- Van Vliet, A. 1982. Submarine fans and associated deposits in the Lower Tertiary of Guipúzcoa (Northern Spain). Thesis Doct., Univ. Utrecht, Netherlands, 180 pp.
- Wetzel, A. 1991. Ecologic interpretation of deep-sea trace fossil communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 85: 47–69.
- Wetzel, A. 2008. Recent bioturbation in the deep South China Sea: A uniformitarian ichnologic approach. *Palaios*, 23: 601–615.
- Wetzel, A. 2010. Deep-sea ichnology: Observations in modern sediments to interpret fossil counterparts. *Acta Geologica Polonica*, 60 (1): 125–138.
- Wetzel, A. & A. Uchman. 2001. Sequential colonization of muddy turbidites in the Eocene Belovea Formation, Carpathians, Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 168: 171–186.
- Wetzel, A.; I. Blechschmidt; A. Uchman & A. Matter. 2007. A highly diverse ichnofauna in late Triassic deep-sea fan deposits of Oman. *Palaios*, 22: 567–576.
- Wiesner, M.G.; Zheng, L.; Wong, H.K.; Wang, Y. & W. Chen. 1996. Fluxes of particulate matter in the South China Sea. In: Ittekkot, V. et al (Eds), *Particle Flux in the Ocean*. SCOPE Series, Wiley, NewYork. 57: 293–312.
- Wigham, B.D.; Galley, E.A.; Smith, C.R. & Tyler, P.A. 2008. Inter-annual variability and potential for selectivity in the diets of deep-water Antarctic echinoderms. *Deep Sea Research II*, 55: 2478–2490.
- Wilson, J.G. 1979. The burrowing of *Tellina tenuis* Da Costa and *Tellina fabula* Gmelin in relation to sediment characteristics. *J. Life Sci. R. Dublin Soc.*, 1: 91–98.
- Yonge, C.M., 1949. On the structure and adaptations of the Tellinacea, deposit-feeding Eulamellibranchia. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 243: 29–76.