

LOS *Zoophycos* DEL BAJOCIENSE-BATHONIENSE DE LA PRAIA DA MARETA (ALGARVE, PORTUGAL): ARQUITECTURA Y FINALIDADES EN RÉGIMEN DE DOMINANCIA ECOLÓGICA

Trabajo presentado a las
XVIII Jornadas de Paleontología y
II Congreso Ibérico de Paleontología
Universidad de Salamanca
Salamanca, 24-29 de Septiembre de 2002

Carlos NETO DE CARVALHO^{1,2} y Nuno P.C. RODRIGUES^{2,3}

¹ Centro de Geologia da Universidade de Lisboa, Bloco C2, 5º piso, Campo Grande, P-1700 Lisboa, Portugal. E-mail: praedichnia@hotmail.com.

² Grupo PALEO - Grupo de Paleontologia do Museu Nacional de História Natural. Rua da Escola Politécnica, nº 58, P-1294 Lisboa Codex, Portugal.

³ Departamento de Paleontología e Instituto de Geología Económica (C.S.I.C.-U.C.M.), Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria, 28040 Madrid, España. E-mail: nuno.carla@teleline.es.

Neto de Carvalho, C. y Rodrigues, N. P. C. 2003. Los *Zoophycos* del Bajociense-Bathonianense de la Praia da Mareta (Algarve, Portugal): Arquitectura y finalidades en régimen de dominancia ecológica. [The *Zoophycos* From the Bajocian-Bathonian of Praia da Mareta (Algarve, Portugal): Architecture and purposes in ecological dominance regime.] *Revista Española de Paleontología*, **18** (2), 229-241. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

Zoophycos is known in Portugal since the biostratigraphical works of Paul Choffat, published in 1880, also by the junior synonyms *Cancellophycus*, *Taonurus* and *Alectorurus*. This ichnogenus occurs in the portuguese stratigraphical record from the late Arenig to the present, being particularly common in the Toarcian-to-Calloviaian foreereefal calciturbiditic sequences from the Lusitanian and Algarve basins. Historically, the portuguese *Zoophycos* were identified as algae, Problematica, algae tallus, algae or coral disturbance imprints and, just more recently, as product of animal palaeobiological activity.

This study is based on the *Zoophycos* ichnocoenoses found in omission surfaces distributed along the “Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta” formation stratotype, from the upper Bajocian-lower Bathonian. The constructional model for Praia da Mareta *Zoophycos* can be explained as an helicoid multi-*spreite* with logarithmic spirals, formed by U-shaped *Rhizocorallium*-like lamina, developed oblique and centripetally starting from a coiling axis. The *spreite* lamella are dominated by a micritic filling, faecal pellets devoided, very unlike the surrounding non-bioturbated sediment, which indicates mining strips activity by an endodepositivorous vermiform producer.

The *Zoophycos-Chondrites* ichnoguild, as distal expression of the *Glossifungites* ichnofacies, dominates the foreereefal/distal homoclinal ramp facies of the Lusitanian and Algarve basins. In the Praia da Mareta sequence, the *Zoophycos* producers appears in large densities, certainly associated to ecological maxima, without biotic or environmental evidences of opportunistic ichnocoenoses. The *Zoophycos* climax communities generally tend to possess ecophenotypic antisymmetry at coiling level. Particularly in the studied samples, the proximity to the tolerance limits by the *Zoophycos* producers, caused by the anoxia increase, nutritional depletion and/or ecospace restriction by multigenerational overpopulation, could be responsible for the hormetical development of directional asymmetry, without adaptive significance.

The combination of the new data for *Zoophycos* in this work, in a national or even global stratigraphical context, can show the ecological conditions which allowed the evolution of the *Zoophycos* ichnofacies. The time-environment diagrams for *Zoophycos* elaborated with the portuguese data and with more than one hundred bibliographical references from all over the world, permit us to verify that in Portugal exists the same worldwide ecological radiation tendency to deep-sea colonization of this complex feeding behaviour. However, these new data differ from the previously one, obtained by others, specially in the deep-sea first appearance and definite restriction to slope and basinal enviroment timings. In fact, the *Zoophycos* producers were pioneer settlers, although accidental, of the basinal bottoms since the Lower Ordovician, referring to slope-abissal niches exclusively and typifying the *Zoophycos* ichnofacies only after the Cretaceous-Tertiary extinction event.

Keywords: Composite *Zoophycos*, Bajocian-Bathonian, behaviour, *Glossifungites* ichnofacies, direccional asymmetry, hormesis, ecological radiation.

RESUMEN

El icnogénero *Zoophycos* es conocido en Portugal desde los trabajos de Paul Choffat, publicados en 1880. Presenta una distribución estratigráfica que se extiende, en el territorio portugués, desde el Arenig superior hasta la actualidad, siendo muy frecuente en las secuencias calciturbidíticas del Toarciense al Calloviense de las cuencas Lusitánica y del Algarve.

El presente estudio se centra en las icnocenosis de *Zoophycos* que se encuentran en superficies de omisión a lo largo del estratotipo de la unidad "Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta", de edad Bajociense superior-Bathonienense inferior. La forma de los *Zoophycos* compuestos de la Praia da Mareta se puede explicar por un multi-*spreite* helicoidal con espiral logarítmica, constituido por láminas de galerías en U, del tipo *Rhizocorallium*, desarrolladas oblicuamente y de modo centrípeto a partir de un eje de enrollamiento. Las lamelas están constituidas por sedimento micrítico, muy pobre en componentes, lo que indica una actividad en bandas de prospección por un productor vermiforme detritívoro.

El icnogremio de *Zoophycos-Chondrites* domina las facies de frente arrecifal/rampa homoclinal externa de las cuencas Lusitánica y del Algarve. En los niveles estudiados, los productores de *Zoophycos* aparecen en grandes densidades y no muestran características bióticas o ambientales de icnocenosis oportunistas. Las comunidades clímax de *Zoophycos* tienden a poseer antisimetría ecofenotípica del enrollamiento. En los ejemplos de la Praia da Mareta, la aproximación de los productores de *Zoophycos* a los límites de tolerancia, ocasionado por incremento progresivo de la anoxia, depleción nutricional y/o restricción del ecoespacio por sobrepoblación, habría llevado al desarrollo hormético de asimetría direccional, careciendo de significado adaptativo.

Integrando los datos obtenidos en este trabajo para *Zoophycos*, en un contexto estratigráfico nacional o incluso global, se pueden visualizar los factores ecológicos que han permitido la evolución temporal de la icnofacies de *Zoophycos*. La elaboración de diagramas cronológico-ambientales a partir de los datos conocidos sobre los *Zoophycos* de Portugal y de más de un centenar de referencias bibliográficas de todo el mundo, ha permitido verificar que en Portugal existe la misma tendencia de radiación ecológica hacia una colonización de áreas profundas, difiriendo en algunos aspectos de los datos obtenidos anteriormente por otros autores. De hecho, los *Zoophycos* son colonizadores pioneros, pero fortuitos, de los fondos marinos (Ordovícico Inferior), restringiéndose exclusivamente a los nichos batiales-abisales después de la gran extinción de finales del Cretácico.

Palabras clave: *Zoophycos* compuestos, Bajociense-Bathonienense, comportamiento, icnofacies de *Glossifungites*, asimetría direccional, hormesis, radiación ecológica.

LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA Y DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA EN PORTUGAL

El icnogénero *Zoophycos* Massalongo, 1855 es conocido en Portugal desde los trabajos estratigráficos de Paul Choffat en las cuencas mesozoicas portuguesas, apareciendo en la bibliografía también bajo las designaciones sinónimas de *Cancellophycus* De Saporta, 1872 (*vide* Ruget-Perrot, 1961; Rocha, 1971; Teixeira, 1978), *C. scoparius* De Saporta, 1872 (*vide* Choffat, 1880), *Taonurus procerus* Heer, 1877 (*vide* Heer, 1881; Choffat, 1887, 1894), *T. scoparius* Thiollière, 1858 (*vide* Heer, 1881) y *Alectorurus cincinnaticus* Schimper, 1869 (*vide* Delgado, 1908). Presenta una distribución estratigráfica que se extiende, en el territorio portugués, desde el Arenig superior (Piçarra, 2000; Romano, com. pers.) hasta la actualidad (Wetzel y Werner, 1981), siendo muy frecuente en las secuencias calciturbidíticas, de margocalizas, del Toarciense al Calloviense de las cuencas Lusitánica y del Algarve. La figura 1 muestra la distribución geográfica de *Zoophycos* en Portugal, indicándose las unidades estratigráficas don-

de aparecen y la edad de cada afloramiento (las cuencas terciarias no se han representado por no haber evidencias de *Zoophycos* en sus sedimentos). Este mapa fue realizado con una base bibliográfica (publicaciones) y datos inéditos, constituyendo, en su conjunto, una síntesis de los afloramientos de Portugal que contienen estos icnofósiles, destacándose sobre todo el yacimiento estudiado en el presente trabajo. Se indica también la localización de los niveles estratigráficos con icnocenosis que han sido objeto de comparación en el análisis paleoecológico de *Zoophycos*.

Aunque se estén construyendo, en este preciso momento, estructuras de este tipo en la rampa continental paralela a la línea de costa portuguesa, su productor vermiforme continúa siendo, hoy en día, una de las mayores incógnitas de la Icnología. Siguiendo la evolución histórica del conocimiento paleoicnológico global, los *Zoophycos* identificados en Portugal han sido descritos como algas, Problematica (Heer, 1881), talos de algas (Choffat, 1887), marcas de agitación de algas o de coralaris (Teixeira, 1978) y, sólo más recientemente, como producto de la actividad paleobiológica de animales (Rocha, 1971). Sin embargo, son raros los trabajos que abordan estos icnofósiles en Portugal y normalmente lo hacen con un carácter esencialmente



Figura 1. Distribución geográfica y estratigráfica de *Zoophycos* en Portugal, con referencias a los locales estudiados y a las publicaciones consultadas.
Geographical and stratigraphical distribution of Zoophycos in Portugal, with references to the studied sites and consulted publications.

de interpretación paleoambiental (*vide* Azerêdo, 1988; Duarte, 1991, 1997, 1998a, 1998b).

El presente estudio de funcionalidad y ecología se centra en los magníficos ejemplos de icnocenosís de *Zoophycos* que se encuentran en superficies de omisión a lo largo de la unidad "Margas e calcários detriticos com *Zoophycos* da Praia da Ma-

reta", que aflora en los acantilados de Sagres (Algarve). Esta secuencia, con 25 m de espesor, de edad Bajociense superior-Bathonienense inferior (Rocha, 1976), está dominada por litofacies de calizas margosas (bio)clásticas en bancos decimétricos, con niveles margoarcillosos, a veces muy bioturbados, entre los que se registran otros niveles con olistostromas (Fig. 2).

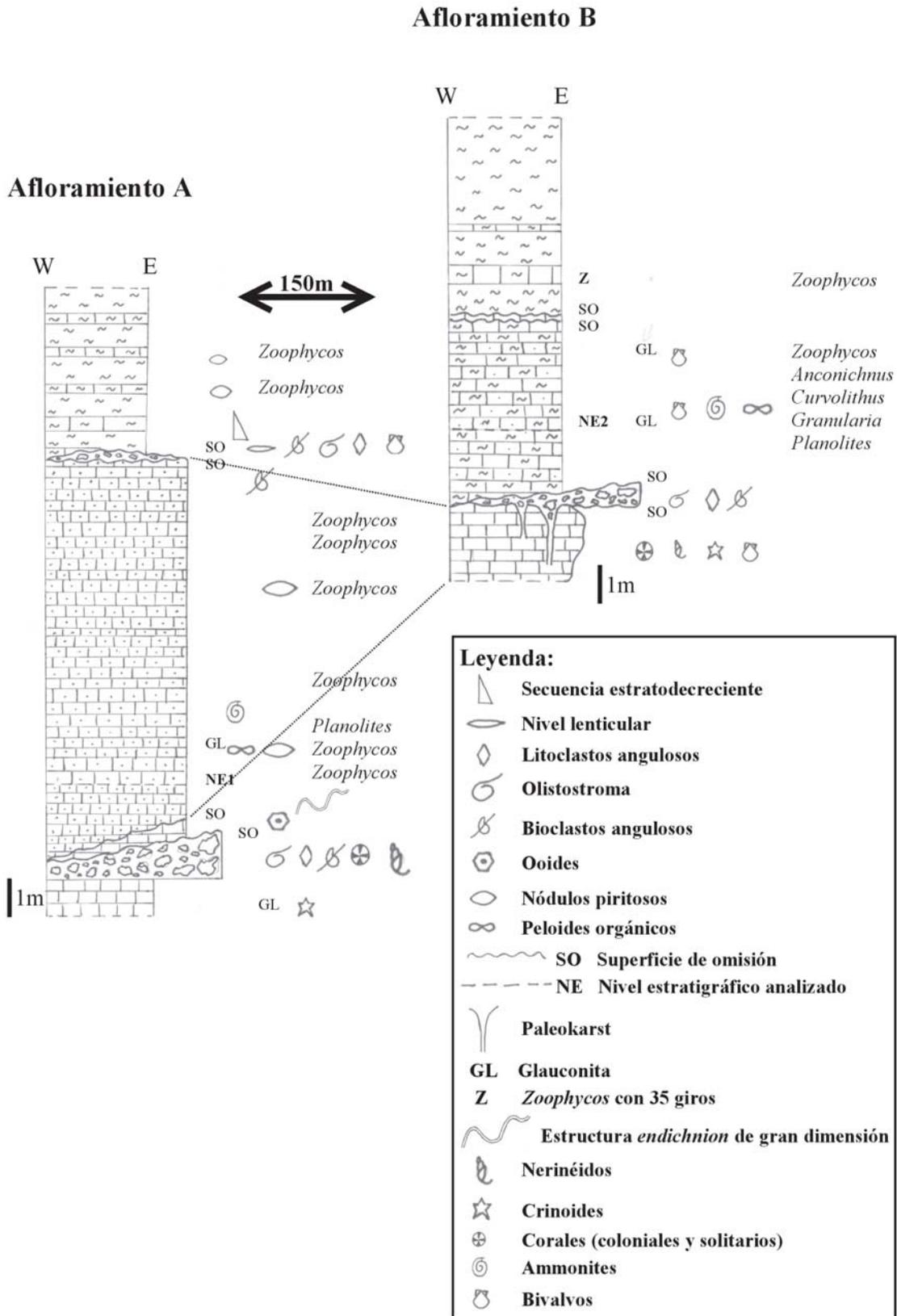


Figura 2. Sucesión litológica en el estratotipo de la unidad “Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta”, con la situación de los niveles estratigráficos analizados (NE1 y NE2) y la distribución vertical de las estructuras sedimentarias observadas, fósiles e icnoasociaciones.

*Lithological succession in the type section of the “Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta” formation, showing the location of the studied stratigraphical horizons (NE1 and NE2) and the vertical distribution of sedimentary structures, main fossil assemblages and ichnoassociations.*

La detallada observación de centenares de ejemplares de *Zoophycos* en la unidad estudiada, así como muchas otras observaciones llevadas a cabo en las secuencias mesozoicas portuguesas (Fig. 1), han permitido desarrollar un **modelo explicativo de aplicación regional** para las formas de comportamiento interpretadas en *Zoophycos*. Estos datos, en conjunto con los resultados obtenidos a partir del análisis bibliográfico realizado, han permitido contribuir para la comprensión de la paleoecología y evolución espacio-temporal de este icnogénero.

LA ARQUITECTURA COMPUESTA DE *Zoophycos*: COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL PARA LA OPTIMIZACIÓN TRIDIMENSIONAL DEL TRATAMIENTO DE LOS RECURSOS

Las dos comunidades de *Zoophycos* estudiadas (NE1 y NE2) aparecen en niveles decimétricos de biopelmicrita

wackestone. NE1 presenta una densidad de 46 estructuras en 10 m² y posee un índice de bioturbación 3 en el plano de estratificación (*sensu* Miller y Smail, 1997; fig. 3a y 3c), que se puede considerar común a lo largo de la secuencia del Toarciense-Calloviense del Algarve occidental; para NE2 se ha contabilizado una densidad impresionante de 112 estructuras en 10 m² y un índice de bioturbación 5 (Fig. 3b y 3d).

La forma de los *Zoophycos* compuestos (*sensu* Ekdale y Lewis, 1991; Ekdale, 1992) de la Praia da Mareta se puede explicar por un multi-*spreite* helicoidal con espiral logarítmica, constituido por galerías en U, del tipo *Rhizocorallium* (Fig. 4a), en relieve completo y protrusivas (Fig. 4b), desarrolladas oblicuamente y de modo centrípeto (Fig. 4c) a partir de una zona axial. Este eje de enrollamiento corresponde a las varias terminaciones de las galerías en U (Fig. 4d), dirigidas bruscamente hacia la interfase sedimento-agua. Su pequeña truncación erosiva por el plano de estratificación significa que los *Zoophycos* de la Praia da Mareta ocuparon un nivel relativamente superficial. Las galerías en U van aumentando

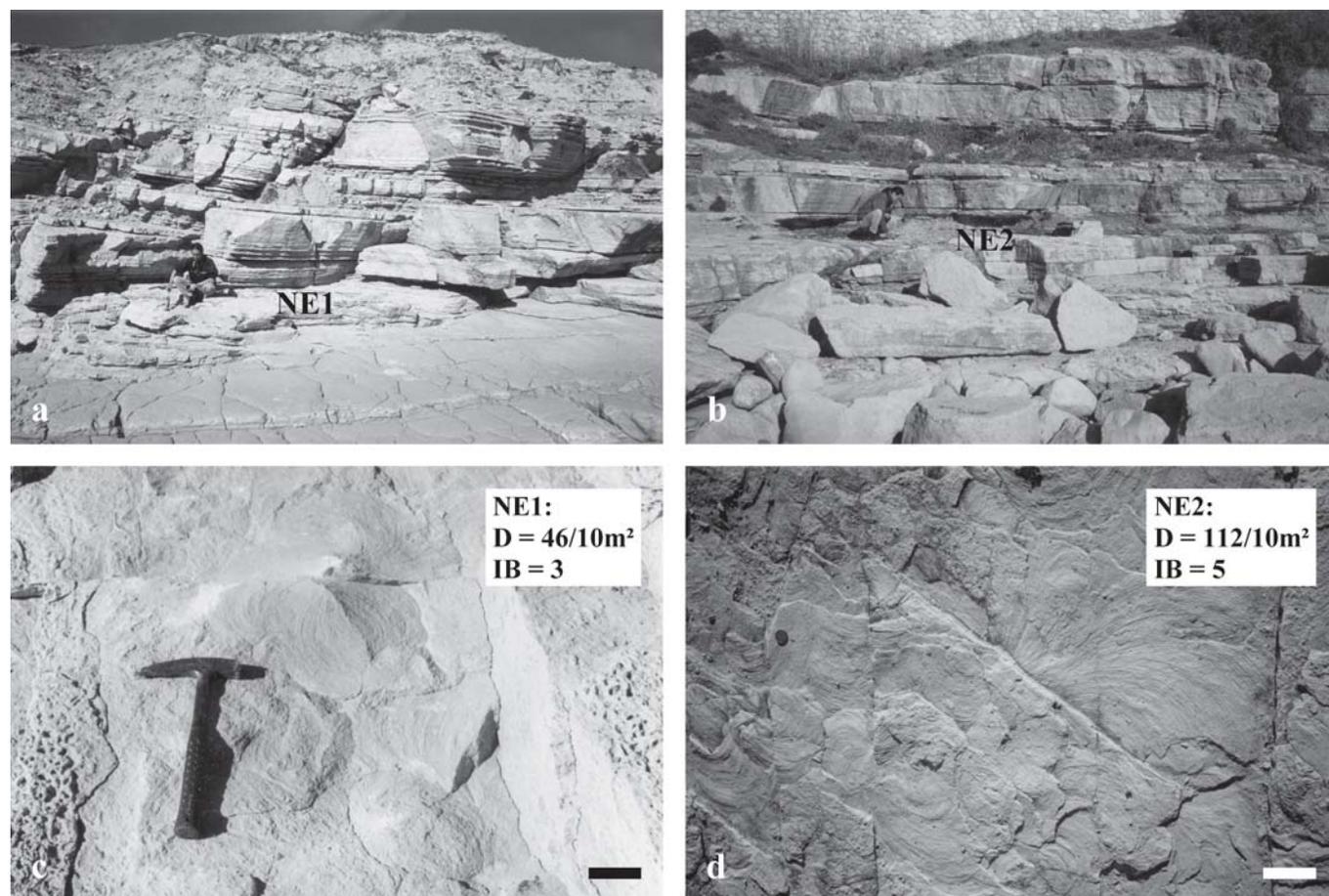
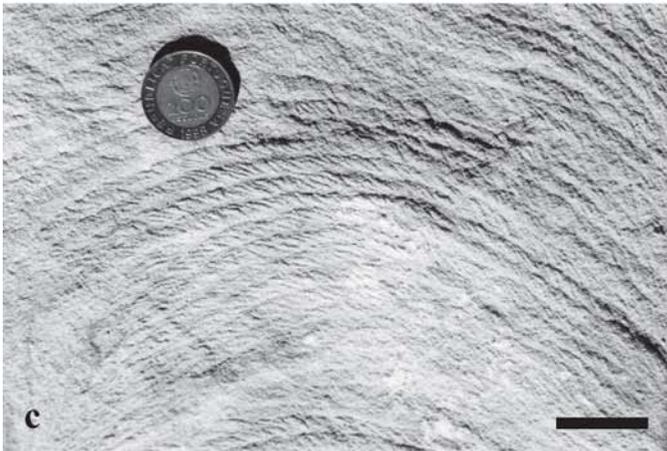
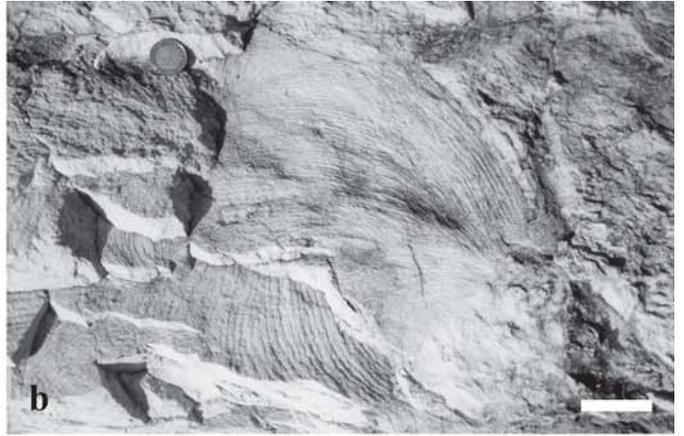


Figura 3. Situación de los niveles estratigráficos estudiados en el estratotipo de la unidad “Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta”. **a.** NE1. **b.** NE2. **c.** Bioturbación por *Zoophycos* en NE1. **d.** Bioturbación por *Zoophycos* en NE2. D = densidad de *Zoophycos*; IB = índice de bioturbación. Escala = 10 cm (en c y d).

*Location of the studied stratigraphical horizons in the type section of the “Margas e calcários detríticos com *Zoophycos* da Praia da Mareta” formation. a. NE1. b. NE2. c. Bioturbation by *Zoophycos* producers in NE1. d. Bioturbation by *Zoophycos* producers in NE2. D = *Zoophycos* density; IB = bioturbation index. Scale bar = 10 cm (in c and d).*



de área según se produce el desplazamiento perpendicular al eje de enrollamiento o se mantienen constantes a lo largo de vectores de expansión, sufriendo incrementos dimensionales en los sucesivos vectores y en profundidad (Fig. 4a). No se han observado galerías marginales. Las láminas (*spreiten*) pueden tener más de 40 cm de diámetro y se han contabilizado hasta 35 giros en la estructura helicoidal (posiblemente limitados espacialmente por la capacidad de circulación de agua con oxígeno; Ekdale, 1992; Figs. 4e y 4f). A veces, el margen de las láminas es lobulado (Fig. 4g), indicando una prospección en sustrato desocupado o *seeking behaviour* (Bromley, 1991). Las lamelas (Fig. 4c) están constituidas por sedimento micrítico, muy pobre en componentes clásticos, contrastando con una matriz rica en peloides orgánicos, lo que favorece una actividad en bandas de prospección (*strip-mining*) por un productor vermiforme detritívoro durante un intervalo de tiempo en el cual no hubo crecimiento del organismo, teniendo en cuenta el diámetro constante de la galería en U. De este modo, el modelo de *Zoophycos* de la Praia da Mareta, análogamente a los *Zoophycos* observados en el Toarciense-Calloviense del Algarve occidental, no encaja en el modelo sanitario de Kotake (1989), que está caracterizado por un relleno fecal de los *Zoophycos* con composición externa al sustrato bioturbado. De la misma forma, tampoco se encaja en el modelo agrónomo de Bromley (1991), en que existen evidencias icnológicas del reprocesamiento del relleno fecal, posiblemente enriquecido, almacenado en partes específicas de las estructuras. Por sus características morfoetológicas, el modo de construcción de los ejemplares estudiados se aproxima, más bien, al más reciente modelo propuesto por Ekdale y Lewis (1991). Según este modelo, interpretado para los *Zoophycos* del Oligoceno de Nueva Zelanda, sus formas complejas son el resultado de una superposición protrusiva y tigmotáctica de bandas de alimentación del tipo *Rhizocorallium* (Ekdale y Lewis, 1991; Ekdale, 1992).

A través de un análisis morfológico se comprende las razones por las cuales los *Zoophycos* compuestos son estructuras *fodinichnia* complejas, muy eficientes cubriendo

casi todo el volumen de sedimento disponible con propósitos nutricionales y un coste energético mínimo (Fig. 5).

LA COMPETICIÓN INTRAESPECÍFICA PUEDE GENERAR HORMESIS: LA ASIMETRÍA DIRECCIONAL EN *Zoophycos* COMO MEDIDA PALEOECOLÓGICA DE INESTABILIDAD EN EL DESARROLLO

Las facies de margocalizas con *Zoophycos* en *offshore* distal son muy abundantes en el Bajociense-Bathonense del dominio del Tethys (p.e., Olivero, 1996). El icnogremio post-omisión de *Zoophycos-Chondrites* (Figura 4h), como expresión distal de la icnofacies de *Glossifungites* (cf. MacEachern y Burton, 2000), domina las facies de frente arrecifal/rampa homoclinal externa de las cuencas Lusitánica y del Algarve (*vide* Choffat, 1894; Rocha, 1976; Azerêdo, 1988; Duarte, 1991, 1997, 1998a, 1998b). En los niveles estudiados, los productores de *Zoophycos* aparecen en grandes densidades, ciertamente relacionado con ecotipos característicos de un ambiente intersticial disódico, a veces microrreductor glauconítico, y un sustrato calciclástico (formado por clastos de composición carbonatada), firme y enriquecido en concentraciones orgánicas (bacterianas). La abundancia de *Zoophycos*, fácilmente observable a lo largo de todo el Toarciense-Calloviense del Algarve, parece estar asociada a ambientes de depósito caracterizados por una intermitencia entre períodos de baja o nula sedimentación después de eventos de flujos gravitacionales enriquecidos en nutrientes procedentes de niveles superficiales con mayor productividad orgánica (Olivero y Gaillard, 1996). Aunque las altas densidades de *Zoophycos* hayan sido interpretadas como oportunismo en condiciones de estrés ecológico (*e.g.*, Miller y Johnson, 1981; Buatois *et al.*, 1993; MacEachern y Burton, 2000), los ejemplos ahora estudiados no presentan características bióticas o ambientales de icnocenosis oportunistas, las cuales se manifiestan

Figura 4. Aspectos morfoconstruccionales en los *Zoophycos* de la Praia da Mareta. **a.** Construcción helicoidal de galerías del tipo *Rhizocorallium* que genera el patrón de *Zoophycos*. **b.** Carácter protrusivo de las láminas. **c.** Lamelas con disposición centrípeta; el eje de enrollamiento está situado abajo de la base de la figura. **d.** Truncación erosiva del eje de enrollamiento. **e.** *Zoophycos* con crecimiento según el vector profundidad. **f.** Detalle de la estructura anterior. **g.** Lóbulo de prospección en sustrato desocupado. **h.** Colonización del sustrato firme por *Chondrites* a través de su superposición al patrón de bioturbación primaria de *Zoophycos*, explotando el sedimento entre las láminas. Escala = 5cm (en a, b, e y f) y 2.5cm (en c, d, g y h).

Morpho-constructional features in Zoophycos from Praia da Mareta. a. Helicoidal construction of Rhizocorallium-type burrows that generates the Zoophycos pattern. b. Protrusive character of lamina. c. Spreite lamella with centripetal displacement; the coiling axis is situated below the base of the figure. d. Erosive truncature of the coiling axis. e. Zoophycos with growth according to the depth vector. f. Detail of the previous structure. g. Searching lobe within vacant substrate. h. Occupation of the firmground by Chondrites overimposing the initial bioturbation pattern of Zoophycos. Scale bar = 5cm (in a, b, e and f) and 2.5cm (in c, d, g and h).

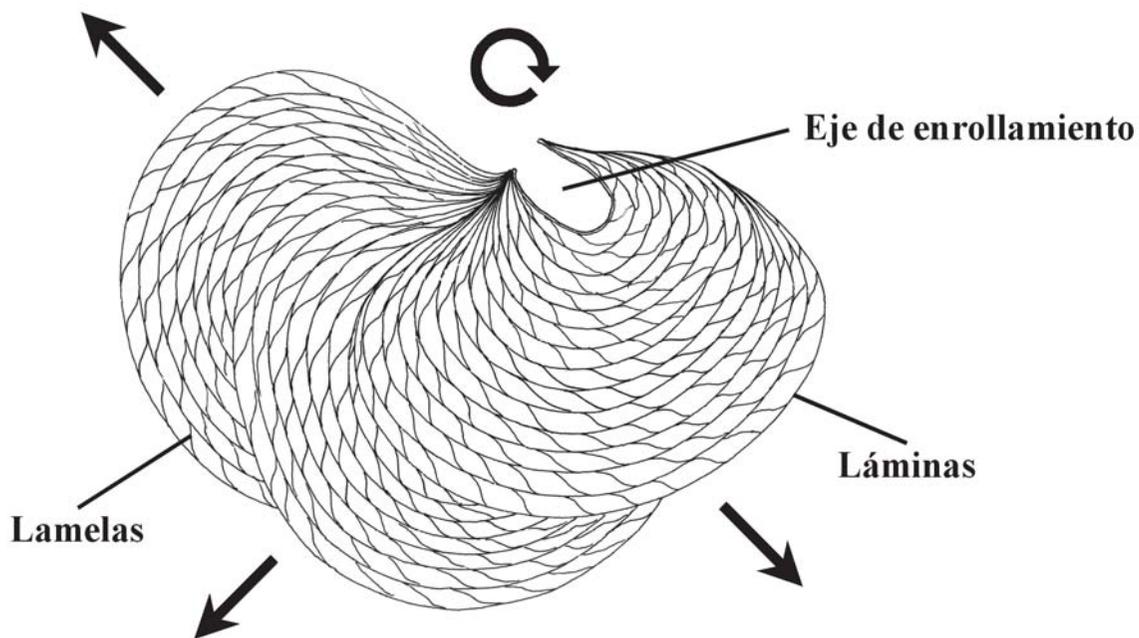


Figura 5. Modelo de construcción de los *Zoophycos* de la Praia da Mareta. Las flechas indican los vectores de crecimiento y la rotación se refiere al sentido de enrollamiento (dextrógiro).
Constructional model for the Zoophycos of Praia da Mareta. Arrows show the growth vectors and rotation refers to coiling direction (dextral).

tan por comportamientos sencillos, generalizados y nutricionalmente poco eficientes, mayoritariamente efímeros y poco diversificados, en respuesta a condiciones ambientales inestables en un largo espectro de tolerancia (Ekdale, 1985; Vossler y Pemberton, 1988). Se tratan más bien de icnocenosis post-omisión, pero con obliteración multigeneracional de las anteriores, ocupando estratégicamente, de forma prolongada y eficiente, la totalidad de un ecoespacio característico en el Jurásico, rico en nutrientes y estable desde el punto de vista de las condiciones de sedimentación (cf. Olivero y Gaillard, 1996).

Las icnocomunidades clímax de *Zoophycos* tienden a mostrar antisimetría ecofenotípica del enrollamiento. A lo largo de su desarrollo "ontogénico", el productor de *Zoophycos* realiza una prospección del sustrato en el sentido de la rotación de las agujas del reloj o contrario a éste, indefinidamente. De hecho, la proporción de 50:50 para enrollamientos dextrógiros y levógiros evita la superposición en icnofábricas densas. La ausencia de estímulos direccionales fuertes en el desarrollo del comportamiento es asumida como característica en estas estructuras (e.g., Miller y Johnson, 1981; Ekdale, 1992; Olivero y Gaillard, 1996), verificándose lo mismo en icnofábricas densas de *Daedalus* y *Gyrolithes* (formas de comportamiento helicoidales), asociadas a facies infralitorales, colonizando sustratos firmes del Ordovícico Medio y Mioceno Superior, respectivamente (Fig. 6).

El muestreo efectuado para el análisis de asimetrías en el enrollamiento de *Zoophycos* se ha realizado en el nivel

estratigráfico NE2, que presenta un índice de bioturbación 5 (rellenando la totalidad del plano de estratificación) y un número elevado de estructuras en superposición. Por esta razón, el sentido de enrollamiento sólo pudo ser definido para las últimas formas de *Zoophycos* que han bioturbado este nivel (la última icnocenosis antes de los cambios ambientales que llevaron a la sedimentación de la capa suprayacente). Por este motivo, queda limitado al máximo el efecto negativo de la compactación diagenética en la metodología utilizada. En el gráfico de la Figura 6 se verifica un gran desfase en las proporciones del sentido de enrollamiento para los *Zoophycos* presentes en NE2, comparando con los valores estadísticos obtenidos en los dos niveles con icnofábricas densas de *Daedalus halli* (Rouault, 1851) y *Gyrolithes* ichnospp. (icnoespecies de morfología helicoidal utilizadas para comparación con *Zoophycos*). El análisis de este desfase resulta de la conjugación de los datos paleoicnológicos con la teoría de la biología evolutiva, relacionada con los estudios de dinámica no lineal.

Según Møller y Swaddle (1997), los fenotipos se desarrollan como resultado de la acción conjunta del sistema genético (determinista) y de los sistemas de desarrollo estocásticos (factores ambientales: físico-químicos y coevolutivos). La importancia de las condiciones iniciales del medio en la estructuración etológica efectuada a lo largo del desarrollo es característica de la dinámica biológica no lineal. Cuando existen desvíos de las condiciones ambientales respecto al óptimo ecológico, se ge-

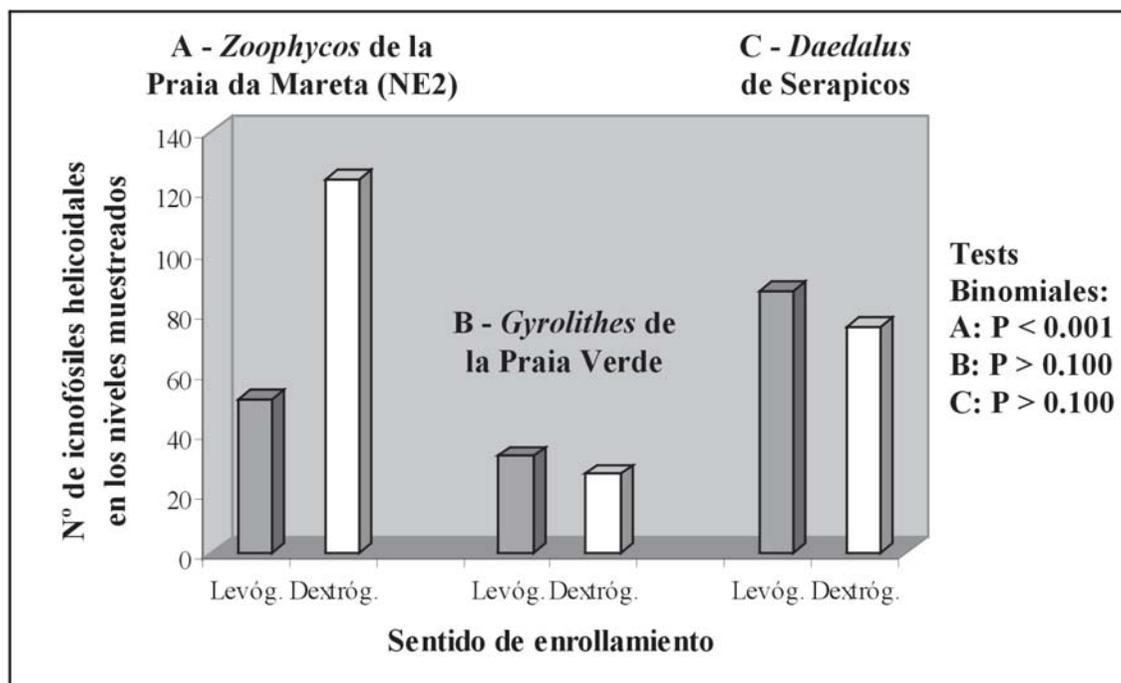


Figura 6. Gráfico de frecuencias del sentido de enrollamiento en asociaciones de icnofósiles helicoidales seleccionados (*Zoophycos* de NE2, *Gyrolithes* y *Daedalus*). En el análisis de probabilidad de la relación entre *Zoophycos* dextrógiros y levógiros se ha utilizado la distribución binomial.

Graph for coiling direction frequency in selected helicoidal ichnofossil assemblages (*Zoophycos* of NE2, *Gyrolithes* y *Daedalus*). The probability analysis of the dextral-sinistral ratio used the binomial distribution test.

nera disipación energética, con la consecuente pérdida de plasticidad fisiológica y reajuste de los programas etológicos. El nivel de lateralización tiende a aumentar con la transición hacia el caos (Møller y Swaddle, 1997). De esta forma, y dado que en un organismo con simetría bilateral (la tienen todos los endobentónicos vágiles, por limitaciones biomecánicas en el morfoespacio), existen dos “cuencas de atracción comportamentales” adaptativas (“lado izquierdo” y “lado derecho”), la trayectoria del desarrollo del comportamiento en condiciones de estrés ambiental tiene tendencia a converger hacia una de estas opciones, promoviendo la instauración de asimetría direccional. Sin embargo, las observaciones realizadas (Fig. 6) contradicen estas ideas adaptacionistas, estando de acuerdo con las opiniones de Fürsich y Palmer (1984) encontradas en el estudio de las asimetrías ecofenotípicas en la deformación de la comisura en braquiópodos. De hecho, en el nivel estratigráfico NE2 de la Praia da Mareta, la aproximación a los límites de tolerancia de los productores de *Zoophycos*, interpretada por el incremento progresivo de la anoxia, depleción nutricional por superposición de sucesivas icnocenosis y/o restricción del ecosistema por sobrepoblación (interdigitaciones, colisiones y superposiciones entre estructuras; Figs. 7a - 7d), habría llevado al desarrollo hormético de asimetría direccional en las últimas icnocenosis formadas en NE2 (relación entre *Zoophycos* dextrógiros y levógiros es de

3:1; $P < 0.001$; $n = 175$). En este caso, como en los ejemplos de Fürsich y Palmer (1984), que se alejan puntualmente de las líneas adaptativas darwinistas, no habrá habido cualquier significado genómico (evolutivo), ya que se ha verificado que las asimetrías direccionales no se han reproducido en las poblaciones en niveles estratigráficos sobreyacentes.

EL DOMINIO ECOLÓGICO REFLEJADO EN LA ICNOFACIES DE *Zoophycos*: TENDENCIAS GLOBALES HACIA LA COLONIZACIÓN DE NICHOS MARINOS PROFUNDOS

La figura 8 muestra diagramas cronológico-ambientales para *Zoophycos*, elaborados a partir de los datos conocidos para Portugal (diagrama de la izquierda), complementados por más de un centenar de referencias bibliográficas sobre *Zoophycos* de todo el mundo (diagrama de la derecha). La información ha sido agrupada en intervalos de 10 Ma., señalándose el total de referencias para cada ambiente marino (cf. Bottjer y Droser, 1994).

A partir de los datos conocidos referentes a Portugal, se constata que se produce la misma tendencia de radiación ecológica verificada en este comportamiento de ali-

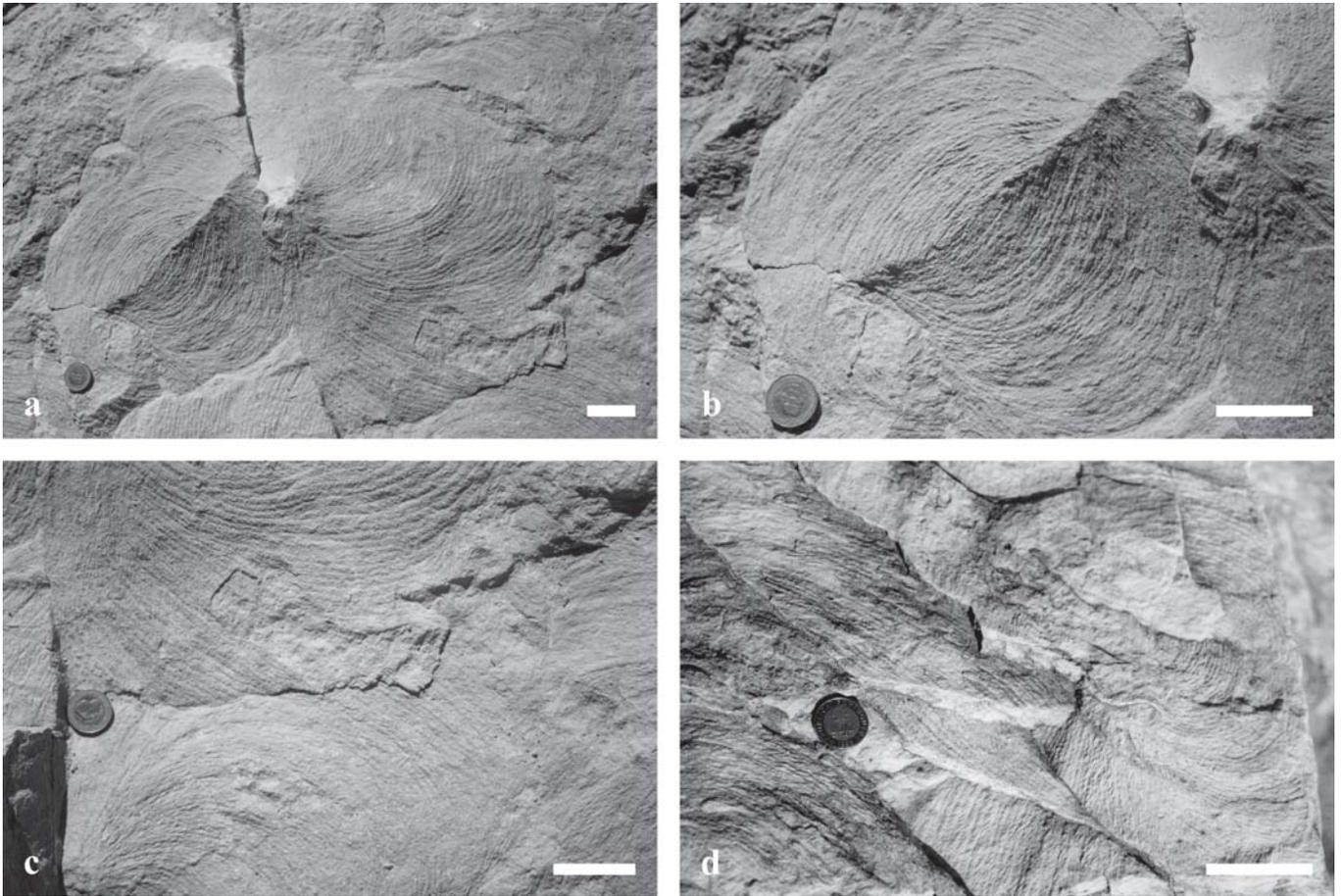


Figura 7. Interacciones ecológicas en las icnocenosias densas de *Zoophycos*. **a.** Colisión por crecimiento de *Zoophycos*. **b.** Detalle de las estructuras anteriores. **c.** Superposición de láminas de una misma icnocenosia. **d.** Cruce entre *Zoophycos* de dos icnocenosias. Escala = 5cm (en todos los casos).

Ecological interactions in Zoophycos dense ichnocoenoses. a. Collision by growth of Zoophycos. b. Detail of the previous structures. c. Onlapping lamina within a single ichnocoenosis. d. Zoophycos cross-cuttings of two generations. Scale bar = 5cm (in all cases).

mentación complejo para el resto del mundo, difiriendo estos, en algunos aspectos, de los datos obtenidos anteriormente por otros autores (p.e., Bottjer y Droser, 1994), los cuales se pasan a describir. Así, el productor de *Zoophycos* habría surgido en el inicio del Fanerozoico (en el Cámbrico Inferior existe una referencia de Bryant y Pickerill, 1990; en Portugal sólo aparece en el Arenig), en nichos infralitorales y marinos profundos (circalitoral en el sentido del paleofondo de la cuenca; nuevas y raras evidencias de este icnogénero en las turbiditas distales del Arenig superior de la Formación Xistos con *Phyllocytes* en Barrancos, Portugal). A partir del Arenig superior presenta un máximo ecológico en sustratos consistentes con situaciones de baja oxigenación intersticial, baja competición interespecífica en niveles de ocupación más o menos profundos y con influencia intermitente de materia orgánica transportada a partir de biótotos más superficiales y proximales. Durante el Paleozoico Superior, *Zoophycos* abunda globalmente en las facies lutíticas li-

torales y de *lagoon*-deltaicas, aunque aparezca fortuitamente en ambientes batiales (cf. Droser y Bottjer, 1994). A partir del Toarciense, el productor de *Zoophycos* habría abandonado progresivamente los ambientes costeros a favor de profundidades mayores; la última referencia a la presencia de *Zoophycos* en ambiente de *lagoon* está datada en el Kimmeridgiense de la Cuenca Lusitánica (Fürsich, 1981). La desaparición de *Zoophycos* de la plataforma continental parece ocurrir, curiosamente, en los momentos próximos al gran evento de extinción del límite Cretácico-Terciario. Las razones para la erradicación de esta forma de comportamiento en la plataforma (de mayor productividad biológica) a favor de las zonas batiales-abisales (de limitados recursos tróficos) pueden explicarse por la notable diversificación trófica en el Mesozoico, cuyo paradigma es el aumento de presión de los decápodos en todos los niveles de ocupación de los sustratos neríticos (ubiquidad del icnogremio de *Thalassinoides*) a lo largo del Jurásico-Cretácico, asociado al incremento de la pro-

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen la colaboración de Joana Ramos (Escola EB2, 3 de Castanheira do Ribatejo) y de Hugo Antunes en los trabajos de campo; Michael Romano (University of Sheffield) ha contribuido con datos inéditos referentes a *Zoophycos* de la Formación Quartzito Armoricano, encontrados en Portugal; Soledad Ureta Gil (Universidad Complutense de Madrid), bien como los dos revisores, Maria Helena Henriques (Universidade de Coimbra) y Federico Olóriz (Universidad de Granada), han contribuido con consejos para mejorar la comprensión del artículo; el colega Carlos Farinha ha dibujado el modelo interpretativo de la figura 5; una palabra de agradecimiento a Mário Cachão (Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa y Grupo Paleo) por las productivas discusiones y el incentivo a lo largo de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Azerêdo, A.C. 1988. Calcareous Debris-Flows as Evidence for a Distally Steepened Carbonate Ramp in West-Central Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **74**, 57-67.
- Barbosa, B.P., Soares, A.F., Rocha, R.B., Manuppella, G. e Henriques, M.H. 1988. *Carta Geológica de Portugal à escala 1:50000, Notícia Explicativa da Folha 19-A (Cantanhede)*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 1-46.
- Bottjer, D.J. and Droser, M.L. 1994. The history of Phanerozoic bioturbation. In: *The Palaeobiology of Trace Fossils* (Ed. S.K. Donovan). The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 155-176.
- Bromley, R.G. 1991. *Zoophycos*: stripe mine, refuse dump, cache or sewage farm? *Lethaia*, **24**, 460-462.
- Bryant, I.D. and Pickerill, R.K. 1990. Lower Cambrian trace fossils from the Buen Formation of central North Greenland: preliminary observations. In: *Lower Cambrian trace fossils from Greenland* (Ed. J.S. Peel). Grønlands Geologiske Undersøgelse Rapport, **147**, 44-62.
- Buatois, L.A., Martinioni, D.R. y Lirio, J.M. 1993. Trazas fósiles en una plataforma dominada por tormentas, Formación Rabot (Cretácico Sup., Punta Rabot, Isla James Ross, Antártida). *Segundas Jornadas de Comunicaciones sobre Investigaciones Antárticas*, Buenos Aires, 163-166.
- Cachão, M., de Gibert, J.M., Mayoral, E., Muñoz, F. e da Silva, C.M. 2000. Paleocnologia da Formação de Cacela (Miocénico Superior), Algarve, Portugal: dados preliminares. *I Congresso Ibérico de Paleontología / XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, Évora, 5-7.
- Choffat, P. 1880. Étude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal. Le Lias et le Dogger au Nord du Tage. *Mémoires de la Section des Travaux Géologiques du Portugal*, 1-79.
- Choffat, P. 1887. Recherches sur les terrains secondaires au sud du Sado. *Comunicações da Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal*, **1** (2), 222-312.
- Choffat, P. 1894. Notice stratigraphique sur les gisements de végétaux fossiles dans le Mésozoïque du Portugal. In: *Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore mésozoïque* (Ed. M. de Saporta). Comunicações da Direcção dos Trabalhos Geológicos de Portugal, Lisboa, 227-286.
- Delgado, J.F.N. 1908. Système Silurique du Portugal. Étude de stratigraphie paléontologique. *Memórias da Comissão do Serviço Geológico de Portugal*, 1-245.
- Delgado, J.F.N. 1910. Terrains paléozoïques du Portugal. Étude sur les fossiles des schistes à Néréites de San Domingos et des schistes à Néréites et à Graptolites de Barrancos. *Memórias da Comissão do Serviço Geológico de Portugal*, 1-68.
- Duarte, L.V. 1991. Os margo-calcários do Toarciano na região de Rabaçal-Condeixa: caracterização sedimentológica e evolução sequencial. *Memórias e Notícias, Publicações do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Universidade de Coimbra*, **112** (A), 15-36.
- Duarte, L.V. 1997. Facies analysis and sequential evolution of the Toarcian-Lower Aalenian series in the Lusitanian Basin (Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **83**, 65-93.
- Duarte, L.V. 1998a. O Liásico Superior de Peniche: Modelos de Sedimentação Autogénica Versus Alogénica. In: *Livro Guia das Excursões, V Congresso Nacional de Geologia* (Eds. J.T. Oliveira e R.P. Dias). Instituto Geológico e Mineiro, Lisboa, 21-25.
- Duarte, L.V. 1998b. Hierarquização Sequencial em Sedimentos Margo-Calcários Alternantes. O Toarciano da Região do Rabaçal. In: *Livro Guia das Excursões, V Congresso Nacional de Geologia* (Eds. J.T. Oliveira e R.P. Dias). Instituto Geológico e Mineiro, Lisboa, 47-51.
- Ekdale, A.A. 1985. Paleocology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **50**, 63-81.
- Ekdale, A.A. 1992. Muckraking and Mudslinging: The Joys of Deposit-Feeding. In: *Trace Fossils* (Eds. C.G. Maples and R.R. West). The Paleontological Society, University of Tennessee, Knoxville, Short Courses in Paleontology, **5**, 145-171.
- Ekdale, A.A. and Lewis, D.W. 1991. The New Zealand *Zoophycos* revisited: morphology, ethology, and paleoecology. *Ichnos*, **1**, 183-194.
- Fürsich, F.T. 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **67**, 153-168.
- Fürsich, F.T. and Palmer, T.J. 1984. Commissural asymmetry in brachiopods. *Lethaia*, **17**, 251-265.
- Heer, O. 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal. *Mémoires de la Section des Travaux Géologiques du Portugal*, 1-51.
- Kotake, N. 1989. Paleocology of the *Zoophycos* producers. *Lethaia*, **22**, 327-341.
- MacEachern, J.A. and Burton, J.A. 2000. Firmground *Zoophycos* in the Lower Cretaceous Viking Formation, Alberta: A Distal Expression of the *Glossifungites* Ichnofacies. *Palaios*, **15**, 387-398.

- Manupella, G., Telles Antunes, M., Costa Almeida, C.A., Azerêdo, A.C., Barbosa, B., Cardoso, J.L., Crispim, J.A., Duarte, L.V., Henriques, M.H., Martins, L.T., Ramalho, M.M., Santos, V.F. e Terrinha, P. 2000. *Carta Geológica de Portugal à escala 1:50000, Notícia Explicativa da Folha 27-A (Vila Nova de Ourém)*. Instituto Geológico e Mineiro, Lisboa, 1-156.
- Miller, M.F. and Johnson, K.G. 1981. *Spirophyton* in alluvial-tidal facies of the catskill deltaic complex: possible biological control of ichnofossil distribution. *Journal of Paleontology*, **55**, 1016-1027.
- Miller, M.F. and Smail, S.E. 1997. A Semiquantitative Field Method for Evaluating Bioturbation on Bedding Planes. *Palaos*, **12**, 391-396.
- Møller, A.P. and Swaddle, J.P. 1997. *Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution*. Oxford University Press, 1-291.
- Olivero, D. 1996. *Zoophycos* distribution and sequence stratigraphy. Examples from the Jurassic and Cretaceous deposits of southeastern France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **123**, 273-287.
- Olivero, D. and Gaillard, C. 1996. Paleocology of Jurassic *Zoophycos* from south-eastern France. *Ichnos*, **4**, 249-260.
- Piçarra, J.M. 2000. *Estudo estratigráfico do Sector de Estremoz-Barrancos, Zona de Ossa Morena, Portugal. Vol. II - Bioestratigrafia do intervalo Ordovícico-Devónico Inferior*. Tese de Doutoramento (inédito), Universidade de Évora, 1-173.
- Ribeiro, A. 1974. Contribution à l'étude tectonique de Trás-os-Montes oriental. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal (Nova Série)*, **24**, 1-168.
- Rocha, R.B. 1971. Contribuição para o estudo geológico da região do Cabo de S. Vicente-Alvor. *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, **17**, 139-168.
- Rocha, R.B. 1976. Estudo estratigráfico e paleontológico do Jurássico do Algarve ocidental. *Ciências da Terra (UNL)*, **2**, 1-178.
- Ruget-Perrot, C. 1961. Études stratigraphiques sur le Dogger et le Malm inférieur du Portugal au Nord du Tage. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal (Nova Série)*, **7**, 1-197.
- Seilacher, A. 1974. Flysch trace fossils: Evolution of behavioural diversity in the deep-sea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **4**, 233-245.
- Teixeira, C. 1978. O mundo prodigioso dos fósseis. *IV Curso de Extensão Universitária de Ciências Geológicas da Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa*, 99-194.
- Vossler, S.M. and Pemberton, S.G. 1988. *Skolithos* in the Upper Cretaceous Cardium Formation: an ichnofossil example of opportunistic ecology. *Lethaia*, **21**, 351-362.
- Wetzel, A. and Werner, F. 1981. Morphology and ecological significance of *Zoophycos* in deep-sea sediments of NW Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **32**, 185-212.

Manuscrito recibido: 19 de diciembre, 2002

Manuscrito aceptado: 31 de julio, 2003