

EL MODELO DE ICNOFACIES, 30 AÑOS DESPUÉS

Jordi María de GIBERT¹ y Jordi MARTINELL²

¹ Department of Geology and Geophysics, University of Utah 135 S 1460 E RM 719, Salt Lake City, UT 84112-0111, U.S.A. gibert@mines.utah.edu

² Departament d'Estratigrafia i Paleontologia, Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona, Spain. jordim@natura.geo.ub.es

Gibert, J.M. de y Martinell, J. 1998. El modelo de icnofacies, 30 años después. [The ichnofacies model, 30 years later]. *Revista Española de Paleontología*, **13** (2), 167-174. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The ichnofacies model was introduced in the sixties as a very useful tool for ichnology and sedimentary geology. Since then, the model has evolved to a more complicated model consisting of fourteen ichnofacies that need to be updated. The original bathymetric signification of the ichnofacies have been substituted for a more complex ecological and taphonomic meaning. The growing of sedimentology and ichnology in the last decades has required of more resolution than that offered by the archetypal ichnofacies, and in consequence the utility of the model is now restricted to serve as the background that yields a more global conceptual framework for the local occurrences of trace fossil assemblages.

Keywords: Trace fossils, ichnofacies, archetypal ichnofacies.

RESUMEN

El modelo de icnofacies fue introducido en la década de los sesenta y pronto se convirtió en una herramienta de gran utilidad para icnólogos y geólogos sedimentarios. Desde entonces el modelo ha evolucionado con la definición de más icnofacies hasta alcanzar las catorce que son descritas aquí. El significado batimétrico que fue dado originalmente ha sido progresivamente substituido por un conjunto más complejo de factores ecológicos y tafonómicos. Por otro lado, el desarrollo de la sedimentología y la icnología en las últimas décadas ha hecho insuficiente el grado de resolución ofrecido por las icnofacies arquetípicas reduciendo la utilidad del modelo de icnofacies a servir como marco conceptual global al que referirse en los estudios locales de asociaciones de trazas fósiles.

Palabras clave: Icnofósiles, icnofacies, icnofacies arquetípicas.

INTRODUCCIÓN

El modelo de icnofacies fue presentado por Adolf Seilacher (1964, 1967) en la segunda mitad de la década de los 60. Este modelo postulaba la existencia de asociaciones recurrentes de trazas fósiles con carácter universal, que estaban relacionadas con determinados paleoambientes y particularmente con aspectos batimétricos. Las seis icnofacies originales fueron las de Scoyenia, Skolithos, Cruziana, Zoophycos, Nereites y Glossifungites. En un momento en que la sedimentología, así como la icnología estaban en período de crecimiento, el modelo de icnofacies fue bienvenido por paleontólogos y geólogos como una herramienta muy valiosa para el análisis de cuencas e incluso en algunos casos adoptado de una manera un tanto dogmática, a pesar que el propio Seilacher (1978) advertía que se trataba de un modelo generalista que debía ser aplicado con precaución a casos particulares. En los años que siguieron, el modelo se fue complicando con la

incorporación de nuevas icnofacies definidas por diversos autores: Trypanites (Frey y Seilacher, 1980), Teredolites (Bromley *et al.*, 1984), Arenicolites (Bromley y Asgaard, 1991), Entobia y Gnaticnus (Bromley y Asgaard, 1993), Termitichnus (Smith *et al.*, 1993) y Mermia (Buatois y Mángano, 1995) (Tabla 1). Además, otro conjunto de icnofacies ha sido definido para asociaciones de rastros y huellas de vertebrados (Lockley *et al.*, 1994), aunque estas tienen otras implicaciones y no serán discutidas aquí. La proliferación de nuevas icnofacies hace recomendable una revisión de todas ellas y su ordenación en un marco general. Por otro lado, el rápido desarrollo de la sedimentología y de la propia icnología, hace necesaria una mayor resolución que la proporcionada por el modelo de icnofacies en los estudios de casos particulares, y por tanto el valor de las icnofacies recurrentes ha de ser reevaluado y restringido a servir como armazón conceptual en el que colocar y situar las asociaciones icnológicas locales reconocidas en cada caso.

EL CONCEPTO DE ICNOFACIES

El término icnofacies ha sido utilizado en diferentes trabajos a dos niveles distintos (Bromley, 1996). Esto hace que sea necesario diferenciar entre icnofacies locales e icnofacies arquetípicas o seilacherianas. Una *icnofacies local* o simplemente icnofacies hace referencia al registro fósil de una icnocenosis en un determinado lugar o unidad estratigráfica. Estas icnofacies son nombradas a partir del icnofósil más abundante o más característico. La definición de este tipo de icnofacies es imprescindible en cualquier estudio icnológico y viene completado por el estudio de las icnofábricas. Para las icnofacies universales y recurrentes del modelo de Seilacher se han propuesto dos denominaciones: *icnofacies arquetípicas* (Frey *et al.*, 1990) o *icnofacies seilacherianas* (Bromley, 1990, 1996). Estas icnofacies arquetípicas o seilacherianas corresponden a asociaciones de trazas fósiles recurrentes en diferentes depósitos a lo largo del Fanerozoico y en diferentes lugares de la geografía mundial. Una determinada icnofacies local puede ser asignada a una determinada icnofacies seilacheriana aunque esto no implica necesariamente que el icnotaxon que da nombre a la icnofacies seilacheriana esté presente en la asociación. Por este motivo, los nombres de los icnotaxones que designan las icnofacies arquetípicas no deberían ser italicizados (Bromley, 1996). Ambos tipos de icnofacies pueden ser utilizados y son de gran importancia en los estudios icnológicos, cada uno en su propia escala.

Las icnofacies, tanto las locales como las arquetípicas, son resultado no solo de una serie de factores ecológicos y ambientales que condicionan el tipo de biocenosis bentónica, sino también de una serie de factores conservacionales que determinan qué elementos de la icnocenosis original pueden ser conservados como trazas fósiles. Así pues, las icnofacies comparten características de biofacies y de tafofacies (Bromley y Asgaard, 1991). En las diferentes icnofacies arquetípicas definidas, la importancia de cada uno de los dos condicionantes es variable. En algunas de ellas los aspectos conservacionales son dominantes sobre los ecológicos y viceversa. En cualquier caso, dado que ambos están directamente relacionados con aspectos ambientales y sedimentológicos, este hecho no menoscaba en absoluto su potencial como indicadores paleoambientales.

EL MODELO DE ICNOFACIES ARQUETÍPICAS

El modelo de icnofacies es un conjunto heterogéneo en el que se reúnen icnofacies definidas únicamente a partir de las características del sustrato, otras controladas fundamentalmente por aspectos ecológicos y otras en que los aspectos conservacionales son predominantes. Esto hace que su clasificación presente ciertas dificultades y diversas posibilidades. Aquí las separaremos en función de su carácter marino y continental, aunque como se verá en algunos casos, algunas de ellas pueden traspasar esta barrera (Tabla 1).

Icnofacies marinas

En sustrato blando

Psilonichnus (Frey y Pemberton, 1987)
Skolithos (Seilacher, 1964)
Arenicolites (Bromley y Asgaard, 1991)
Cruziana (Seilacher, 1964)
Zoophycos (Seilacher, 1964)
Nereites (Seilacher, 1964)

En sustrato firme

Glossifungites (Seilacher, 1967)

En sustrato duro

Trypanites (Frey y Seilacher, 1980)
Entobia (Bromley y Asgaard, 1993)
Gnaticnus (Bromley y Asgaard, 1993)

En sustrato vegetal

Teredolites (Bromley *et al.*, 1984)

Icnofacies continentales

Termitichnus (Smith *et al.*, 1993)
Scoyenia (Seilacher, 1967)
Mermia (Buatois y Mángano, 1995)

Tabla 1. Listado de las catorce icnofacies arquetípicas que constituyen el modelo actual de icnofacies. Entre paréntesis se indican los autores que las definieron por primera vez.

ICNOFACIES MARINAS

Las icnofacies marinas pueden ser agrupadas en función de las características del sustrato en que fueron producidas: blando (*softground*), firme (*firmground*), duro (*hardground*) y vegetal (*woodground*).

Icnofacies marinas en sustrato blando

• Icnofacies de *Psilonichnus*

La Icnofacies de *Psilonichnus* fue definida por Frey y Pemberton (1987) para ambientes marginales marinos en condiciones supralitorales, incluyendo zonas supralitorales de playas (*backshore*), dunas litorales y llanuras supramareales. A pesar de tratarse de una icnofacies fundamentalmente subaérea, algunos de sus elementos son característicamente marinos, por lo que la hemos incluido con las icnofacies marinas. Frey y Pemberton (1987) definieron la icnofacies fundamentalmente a partir de icnocenosis actuales. El elemento más característico de estas icnocenosis son madrigueras de habitación de cangrejos, que pueden aparecer asociadas a madrigueras y rastros de insectos y vertebrados. El registro fósil conocido de estas icnocenosis está por el momento limitado al Pleistoceno (Frey y Pemberton, 1987, Curran, 1994) y a una única cita para el Jurásico (Fürsich, 1981). El icnogénero *Psilonichnus*, correspondiente a madrigueras de cangrejos, está presente en todos estos ejemplos. A pesar de que la Icnocenosis de *Psilonichnus* está ampliamente representada en ambientes litorales modernos, su muy limitado registro

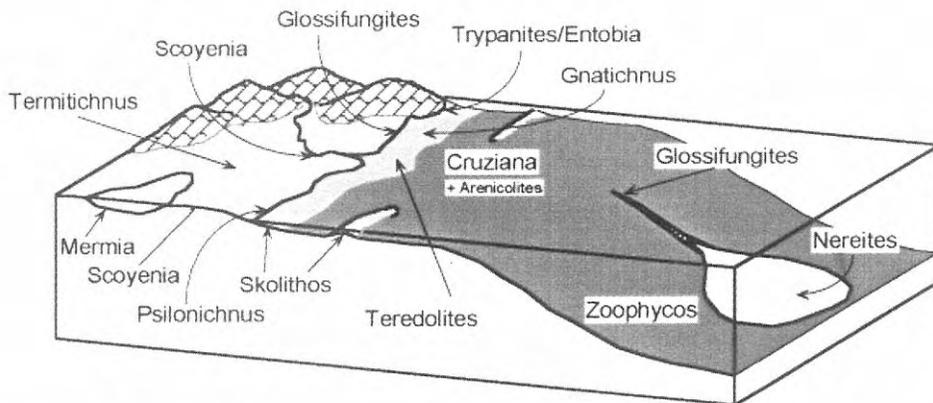


Figura 1. Distribución paleoambiental de las icnofacies arqueotípicas en medios continentales y marinos. Este diagrama no pretende ser exhaustivo, sino mostrar la distribución más típica de cada icnofacies. Inspirado en Pemberton *et al.* (1990) y Bromley y Asgaard (1991).

fósil hace que sean necesarios más datos para poderla considerar una icnofacies recurrente totalmente validada (Bromley y Asgaard, 1991).

• Icnofacies de Skolithos

La Icnofacies de Skolithos (Seilacher, 1964) corresponde a medios deposicionales de elevada energía hidrodinámica, habitualmente con frecuentes fenómenos erosivos. Los procesos erosivos eliminan posibles estructuras biogénicas producidas por sedimentívoros y suspensívoros en los niveles más superficiales del sedimento (Bromley y Asgaard, 1991). El resultado es una asociación con baja diversidad dominada por las estructuras más profundas (*deep-tier*) que incluyen fundamentalmente pozos verticales (*Skolithos*, *Ophiomorpha*) y estructuras de equilibrio (*Diplocraterion*, *Conichnus*). Ocasionalmente, cuando la erosión no es tan importante, estructuras de depositívoros, tales como *Macaronichnus* o *Dactyloidites* pueden también conservarse (Gibert *et al.*, 1996). La Icnofacies de Skolithos es típica de ambientes arenosos, tales como zonas litorales y sublitorales de playas, barras arenosas o frentes deltaicos. Aunque típicamente marina somera, la Icnofacies de Skolithos puede también aparecer en medios marinos profundos cuando la existencia de corrientes de fondo proporciona condiciones similares a las citadas anteriormente, como por ejemplo en canales distributarios de abanicos submarinos (Frey *et al.*, 1990).

• Icnofacies de Arenicolites

La icnofacies de *Arenicolites* fue definida por Bromley y Asgaard (1991) para cubrir asociaciones de trazas fósiles con baja diversidad y dominadas por madrigueras verticales de organismos suspensívoros que aparecen asociadas a niveles arenosos resultado de deposición episódica (principalmente tempestitas) en medios texturalmente incongruentes. Estas asociaciones representan rápida colonización de los depósitos arenosos por una comunidad de organismos oportunistas que son en

corto plazo desplazados por la comunidad bentónica de buen tiempo (*fair-weather*) cuando se recuperan las condiciones previas al evento deposicional. Esta icnofacies aparece en depósitos de *offshore* principalmente, y también en depósitos marinos profundos y continentales (Bromley y Asgaard, 1991). Los constituyentes más comunes son *Skolithos*, *Arenicolites* y *Polykladichnus*. Un buen ejemplo de esta icnofacies es descrito por Vossler y Pemberton (1988) en el Cretácico de Alberta.

Normalmente las asociaciones que Bromley y Asgaard (1991) adjudican a esta icnofacies, habían sido atribuidas a la Icnofacies de Skolithos. Sin embargo, como señala Bromley (1996), ambas corresponden a condiciones ambientales muy diferentes. Mientras la Icnofacies de Skolithos representa la actividad de comunidades bentónicas adaptadas a energía elevada y substratos móviles, la Icnofacies de *Arenicolites* es producida por la colonización bajo condiciones energéticas tranquilas de substratos arenosos depositados en eventos deposicionales de alta energía. Ambas icnofacies gradan entre ellas en la zona de transición entre el *offshore* y el *shoreface*, donde los depósitos tempestíticos se hacen más frecuentes, produciendo unas condiciones energéticas elevadas de manera más continua. Frey y Goldring (1992) y Goldring (1993) critican la validez de esta icnofacies con base en la escasa presencia de *Arenicolites* en asociaciones post-tempestíticas y, sobre todo, porque consideran que ignora la diversidad de trazas fósiles asociadas a niveles tempestíticos (Frey, 1990). Así por ejemplo, algunas asociaciones correspondientes a la colonización de depósitos tempestíticos por organismos sedimentívoros vágiles que darían lugar a trazas de pastoreo tipo *Planolites* o *Scalarituba* (Gibert y Martinell, 1995) no tendrían lugar en esta icnofacies pese a su similitud sedimentológica.

• Icnofacies de Cruziana

La Icnofacies de Cruziana fue una de las cuatro icnofacies definidas originalmente por Seilacher (1964). Inicialmente esta icnofacies fue definida para medios de

plataforma somera entre el nivel de oleaje normal y el nivel de oleaje de tormenta, pero posteriormente ha sido reconocida en otros ambientes someros de energía baja o moderada, como *lagoons* y estuarios. La Icnofacies de Cruziana puede aparecer alternándose con la Icnofacies de Arenicolites, correspondiendo la primera a las condiciones de deposición "normales" o de buen tiempo (*fair-weather*) y la segunda a la colonización de depósitos tempestílicos. Esta icnofacies está asociada a condiciones de menor energía que las dos anteriores, esto permite que las estructuras más superficiales no sean eliminadas por erosión. Sin embargo, cuando la bioturbación es completa, las trazas más someras pueden ser eliminadas por sobreimposición de las más profundas (Gibert y Martinell, 1996). Las condiciones más tranquilas y más estables permiten una mayor madurez ecológica de la comunidad bentónica que da lugar a la icnofacies, aunque normalmente las tasas de sedimentación son demasiado elevadas para que los niveles más profundos sean ocupados por trazas del tipo *Zoophycos* o *Chondrites*. La Icnofacies de Cruziana suele exhibir una diversidad elevada con dominio de estructuras producidas por sedimentívoros. *Pascichnia* (*Helminthopsis*, *Cruziana* o *Phycosiphon*) y *Fodinichnia* (*Thalassinoides*, *Rhizocorallium* o *Teichnichnus*) son los grupos etológicos dominantes, aunque *Domichnia*, *Repichnia* y *Cubichnia* son también comunes. Lockley *et al.* (1987) definieron la Icnofacies de *Curvolithus* como una subdivisión de la Icnofacies de Cruziana caracterizada por el dominio de estructuras de sedimentívoros vágiles (*Pascichnia*) en ambientes sublitorales cercanos a la costa con elevada tasa de sedimentación. Aunque estos autores mostraron ejemplos de diferentes edades, el uso de la Icnofacies de *Curvolithus* por otros autores ha sido prácticamente nulo y no es considerada aquí como una icnofacies arquetípica.

• Icnofacies de *Zoophycos*

La Icnofacies de *Zoophycos* (Seilacher, 1964) es una de las más discutidas y algunos autores han dudado de su validez (Osgood, 1970). Esta icnofacies se caracteriza por depósitos de grano fino, en general completamente bioturbados con *Zoophycos*, *Chondrites* y *Planolites*. Corresponde a medios de elevada estabilidad, baja energía y baja tasa de sedimentación. Estas condiciones permiten el desarrollo de una comunidad de equilibrio ecológicamente madura en la que los niveles de bioturbación más profundos (que en la Icnofacies de Cruziana no habían sido ocupados) están representados por trazas de sedimentívoros como *Zoophycos* y *Chondrites*. El elevado grado de bioturbación hace que sólo estas estructuras más profundas sean generalmente conservadas al sobreimponerse y obliterar las más someras (Gibert y Martinell, 1996). Sin embargo, ejemplos de esta icnofacies en depósitos actuales muestran su complejidad y la presencia de múltiples niveles de bioturbación en la vertical (Wetzel, 1991). En algunos casos se ha relacionado esta icnofacies con fondos pobres en oxígeno, pero esto sólo es cierto cuando se tiene evidencia de que *Zoophycos* y *Chondrites* fueron

los únicos miembros de la icnocenosis original y que las estructuras más superficiales nunca existieron (Bromley, 1996). La Icnofacies de *Zoophycos* se asigna a ambientes circalitorales a batiales; sin embargo, algunos autores han mostrado la importancia de icnofacies dominadas por *Zoophycos* en depósitos marinos someros en el Paleozoico (Bottjer *et al.*, 1988). Esto ha llevado a Miller (1991) a considerar la Icnofacies de *Zoophycos* un concepto útil únicamente en el Mesozoico y Cenozoico. La Icnofacies de *Zoophycos* está íntimamente ligada a la de Nereites, como se verá seguidamente.

• Icnofacies de Nereites

La Icnofacies de Nereites (Seilacher, 1964) está constituida por *Pascichnia* y *Agrichnia*, tales como *Nereites*, *Helminthoida*, *Paleodictyon* o *Cosmorhapha* que aparecen en la base de niveles turbidíticos en ambientes marinos profundos. Aunque se conocen ejemplos de grafoglíptidos (*agrichnia*) en depósitos marinos someros (Llompart, 1984, por ejemplo) e incluso han sido citados en depósitos no marinos (Pickerill, 1992), las asociaciones diversas de grafoglíptidos y complicados *pascichnia* se dan típicamente en medios profundos (Bromley y Asgaard, 1991), con la excepción de los ejemplos en el Cámbrico, cuando parece que la Icnofacies de Nereites ocupaba mares someros para migrar más tarde a zonas profundas durante el Ordovícico (Crimes y Fedonkin, 1994). Diversos autores (Byers, 1982, Bromley y Asgaard, 1991) han sugerido que las icnofacies de *Zoophycos* y de Nereites son dos expresiones conservacionales de una misma icnocenosis. En el caso de la Icnofacies de Nereites, las particulares características erosivas de los depósitos turbidíticos serían capaces de conservar las delicadas estructuras producidas en los niveles más superficiales del sedimento (*uppermost-tier*) (Seilacher, 1962, Gibert y Martinell, 1996), mientras que en la Icnofacies de *Zoophycos*, estas serían obliteradas por las estructuras más profundas. Esta posibilidad ha sido corroborada por el estudio de testigos en fondos marinos actuales que han permitido reconocer como parte de la misma icnocenosis grafoglíptidos en los niveles más superficiales y *Zoophycos* en los más profundos (Wetzel, 1991). Además, Uchman (1991) también reconoció asociaciones de la Icnofacies de *Zoophycos* en depósitos finos pelágicos asociados a depósitos arenosos turbidíticos con asociaciones típicas de Nereites. Por todo ello, las icnofacies de *Zoophycos* y Nereites no pueden ser consideradas como correspondientes a diferentes batimetrías (Bromley, 1996) como había sido sugerido (Seilacher, 1964). Así, aunque se tiende, equivocadamente, a considerar todas las trazas presentes en depósitos turbidíticos profundos como pertenecientes a la Icnofacies de Nereites, éstos incluyen tres tipos de asociaciones correspondientes al trabajo de dos tipos de comunidades bentónicas (Bromley, 1996): 1) la asociación que ocupa los sedimentos finos pelágicos y que cuando es reconocible corresponde a la Icnofacies de *Zoophycos*, 2) la asociación pre-deposicional conservada en las bases de

los niveles turbidíticos, que corresponde a las trazas más superficiales de la icnocenosis que da lugar a la asociación anterior y que es propiamente la Icnofacies de Nereites, y 3) la asociación postdeposicional que aparece en los niveles turbidíticos, que tiene un significado ecológico similar al de la Icnofacies de Arenicolites.

Icnofacies marinas en substrato firme

• Icnofacies de Glossifungites

La Icnofacies de Glossifungites fue originalmente propuesta por Seilacher (1967) y posteriormente redefinida por Pemberton y Frey (1985). Esta icnofacies caracteriza substratos firmes (*firmgrounds*) pero no litificados y está compuesta por trazas de habitación que generalmente muestran marcas de excavación en sus paredes conservadas debido al carácter firme del substrato. Entre los icnofósiles más comunes están *Rhizocorallium*, *Diplocraterion*, *Spongeliomorpha*, *Thalassinoides paradoxicus* y estructuras similares a *Gastrochaenolites*. Los substratos firmes pueden ser resultado de exposición subaérea, exhumación por erosión de sedimentos compactados o superficies de omisión en un estadio intermedio entre *softground* y *hardground* (Pemberton y Frey, 1985, Bromley, 1996). La Icnofacies de Glossifungites generalmente se encuentra en medios intermareales a submareales (Pemberton y Frey, 1985) pero no tiene ninguna restricción batimétrica y ha sido descrita en depósitos batiales en el Mediterráneo a más de 3000 metros de profundidad (Bromley y Allouc, 1992).

Icnofacies marinas en substrato duro

• Icnofacies de Trypanites

Esta icnofacies fue descrita por Frey y Seilacher (1980) y durante mucho tiempo ha sido la única icnofacies para substratos duros litificados (*hardgrounds*), caracterizando cualquier asociación de perforaciones en ambientes marinos. Tal y como fue descrita, esta icnofacies carece de otras implicaciones ambientales aparte de las características del substrato. El icnogénero *Trypanites* fue elegido para designar la icnofacies por su extenso registro geológico, pero aunque las asociaciones del Paleozoico están constituidas casi exclusivamente por *Trypanites*, este icnogénero pasa a ser un componente secundario a partir del Mesozoico en que aparecen nuevos grupos de organismos perforantes, fundamentalmente bivalvos y esponjas (Bromley, 1992). Este hecho determina una mayor variabilidad en las asociaciones de perforaciones con un potencial paleoambiental importante. Recientemente Bromley y Asgaard (1993) propusieron las icnofacies de Entobia y Gnatichnus como subdivisiones de la de Trypanites y sugirieron que podrían reemplazarla. Si bien estas dos icnofacies parecen ser útiles en el Mesozoico y Cenozoico, por lo comentado anteriormente parece aconsejable retener la Icnofacies de Trypanites para el Paleozoico (Gibert *et al.*, en prensa). Ekdale *et al.*

(1989) describieron una asociación con *Trypanites* y *Sertaterebrites* en estromatolitos continentales del Pleistoceno de Kenia. Bromley y Asgaard (1991) consideran que esta aparición extiende la Icnofacies de Trypanites a medios no marinos. Las perforaciones en clastos o conchas aisladas no pueden ser consideradas pertenecientes a la Icnofacies de Trypanites según Bromley y Asgaard (1991), ya que no reúnen el requisito de extensión lateral requerido para recibir la consideración de facies; según estos autores, estas trazas fósiles deben ser incluidas como miembros de la icnofacies de substrato blando que los incluye.

• Icnofacies de Entobia

La Icnofacies de Entobia fue descrita por Bromley y Asgaard (1993) en el Plioceno de Creta para superficies de paleocantilados con largo tiempo de exposición y sin una tasa de sedimentación significativa. Martinell y Domènech (1995) y Gibert *et al.* (en prensa) mostraron la amplia dispersión de esta icnofacies en costas rocosas del Mesozoico y Cenozoico. Esta icnofacies está dominada por perforaciones de habitación profundas (*deep-tier*). Los icnogéneros más típicos son *Gastrochaenolites* y *Entobia*, pero también incluye *Maeandropolydora*, *Caulostrepsis*, *Circolites* y *Trypanites*, entre otros (Gibert *et al.*, en prensa). Las estructuras más superficiales son en general eliminadas por erosión. Esta icnofacies, que caracteriza costas rocosas, podría posiblemente ser extendida a otros medios, como arrecifes (Perry, 1996) o *hardgrounds* de aguas someras.

• Icnofacies de Gnatichnus

La Icnofacies de Gnatichnus fue también descrita por Bromley y Asgaard (1993) en el Plioceno de Creta. Esta icnofacies se caracteriza por el dominio de estructuras superficiales, tales como pascichnia de tipo *Radulichnus* o *Gnatichnus*, marcas de incrustación, como *Renichnus* o *Centrichnus*, y estructuras de habitación subsuperficiales, como *Rogerella* y algunas icnoespecies de *Entobia*. La Icnofacies de Gnatichnus representa cortos episodios de perforación, seguidos de rápido enterramiento, en general en medios más tranquilos que la Icnofacies de Entobia. En estas condiciones no hay tiempo para que se produzcan perforaciones más penetrativas y la conservación de las estructuras superficiales es posible. Puede aparecer en niveles de clastos o conchas en condiciones submareales y también en *hardgrounds* y *rockgrounds* con cortos períodos de exposición. Los ejemplos descritos de esta icnofacies son todavía escasos (Mayoral y Muñiz, 1996).

Icnofacies marinas en substrato vegetal

• Icnofacies de Teredolites

La Icnofacies de Teredolites fue definida por Bromley *et al.* (1984) para designar asociaciones de trazas fósiles en troncos y fragmentos de madera en ambientes marinos

someros y litorales. Estas asociaciones habían sido incluidas originalmente como pertenecientes a la Icnofacies de Trypanites, pero las diferentes características del substrato que implican diferentes mecanismos de perforación, hicieron aconsejable su separación. El único icnofósil típico es el icnogénero *Teredolites*, producido por la actividad de bivalvos perforantes. Algunos ejemplos de esta icnofacies son dados por Savrda *et al.* (1993).

ICNOFACIES CONTINENTALES

Los paleoambientes continentales han recibido en general una menor atención por parte de los icnólogos. Esta situación ha empezado a cambiar en los últimos veinte años y esto ha permitido un rápido crecimiento en el conocimiento de la icnología de los depósitos no marinos. Originalmente, una sola icnofacies, la Icnofacies de Scoyenia, fue definida para ambientes continentales (Seilacher, 1967). Aunque Seilacher (1967) definió dicha icnofacies para capas rojas (*red beds*) de origen fluvial, pronto pasó a utilizarse para cualquier medio no marino. Esto hizo que Frey *et al.* (1984) redefinieran la Icnofacies de Scoyenia para incluir asociaciones de baja diversidad, con pocos icnogéneros exclusivos y similares en aspectos generales a asociaciones de ambientes marinos; sin embargo, esta redefinición era demasiado vaga como para resultar de utilidad. Aunque se reconocía una necesidad de un modelo con nuevas icnofacies continentales (Frey y Pemberton, 1987), la escasez de datos sobre este tipo de asociaciones y su gran variabilidad hacía difícil su definición. Bromley y Asgaard (1991) sugirieron prescindir de la Icnofacies de Scoyenia y extender las icnofacies marinas a medios continentales. Sin embargo esta aproximación no fue aceptada por otros autores (Buatois y Mángano, 1996). En 1993, Smith *et al.* erigieron la Ichnofacies de Termitichnus para ambientes terrestres (no subacuáticos) como una subdivisión de la Icnofacies de Scoyenia. Más tarde Buatois y Mángano (1995, 1996) incorporaron la Icnofacies de Mermia para ambientes lacustres y propusieron un modelo de icnofacies continentales constituido por tres icnofacies de igual rango jerárquico: Termitichnus (para ambientes subaéreos), Scoyenia (para ambientes fluviales y lacustres marginales) y Mermia (para ambientes lacustres). Este modelo basa sus icnofacies en uno de los aspectos más importantes en medios continentales: la presencia y permanencia de lámina de agua. Aunque probablemente otras icnofacies pueden ser todavía definidas en medios continentales (asociaciones de perforaciones en substratos duros y en substratos vegetales o asociaciones en eolianitas, por ejemplo), este modelo cubre un espectro importante de las asociaciones no marinas y es por tanto el que adoptamos aquí.

• Icnofacies de Termitichnus

La Icnofacies de Termitichnus corresponde a ambientes terrestres (no subacuáticos) e incluye asociaciones dominadas por galerías de habitación, a

veces asociadas a estructuras de alimentación. Esta icnofacies está constituida por trazas de vertebrados, invertebrados (principalmente artrópodos y anélidos) y plantas. La actividad de algunos insectos (termitas, abejas, hormigas y escarabajos) es especialmente importante (Hasiotis y Bown, 1992). Algunos icnogéneros representativos son *Termitichnus*, *Edaphichnium*, *Scaphichnium*, *Celliforma* o *Kraussichnus*. La presencia de rizolitos puede ser más o menos importante. La Icnofacies de Termitichnus puede caracterizar paleosuelos, llanuras aluviales desecadas, barras fluviales abandonadas, llanuras costeras y áreas marginales de campos de dunas (Buatois y Mángano, 1995), siempre ambientes permanentemente subaéreos.

• Icnofacies de Scoyenia

En el modelo de Buatois & Mángano (1995, 1996), la Icnofacies de Scoyenia recupera el significado original de Seilacher (1967). Esta icnofacies corresponde a ambientes húmedos con períodos subacuáticos y subaéreos, como llanuras de inundación, lagos efímeros, zonas de transición entre áreas fluviales y lacustres o áreas marginales de lagos. Las asociaciones son en general poco diversas y están dominadas por estructuras horizontales meniscadas, producidas por invertebrados sedimentívoros, fundamentalmente artrópodos y anélidos (*Scoyenia*, *Beaconites*, *Taenidium*), asociadas a galerías de habitación verticales (*Skolithos*, *Camborygma*) y rastros de locomoción de vertebrados e invertebrados (*Cruziana*, *Diplichnites*, *Umfolozia*). Los rastros de artrópodos pueden llegar a ser dominantes en algunos ejemplos paleozoicos (Pollard y Walker, 1984, por ejemplo).

• Icnofacies de Mermia

La Icnofacies de Mermia corresponde a medios continentales permanentemente subacuáticos, es decir, a ambientes lacustres. Está dominada por pascichnia horizontales con simples configuraciones (*Mermia*, *Gordia*, *Helminthoidichnites*), asociadas a estructuras de alimentación (*Treptichnus*) y a pistas de locomoción (*Undichna*, *Cochlichnus*). Los productores de estas trazas son muy variados, incluyendo principalmente nemátodos, anélidos, artrópodos, moluscos y peces. Las asociaciones pueden presentar una diversidad moderada o incluso alta.

VALORACIÓN DEL MODELO DE ICNOFACIES

El modelo original de icnofacies de Seilacher (1964, 1967) era inicialmente un modelo simple que, con el desarrollo creciente de la icnología en los años posteriores, se ha ido transformando en un modelo cada vez más complicado. Su rápido éxito se debió sin duda a esa simplicidad que lo hacía fácil de utilizar y al hecho de que abordaba uno de los aspectos que más han obsesionado a los geólogos sedimentarios: la batimetría. Sin embargo, el propio Seilacher (1978) hacía notar que su modelo debía

ser aplicado con precauciones ya que la batimetría no era más que un control indirecto sobre la distribución de las asociaciones de trazas fósiles. Éstas están controladas por un conjunto de factores paleoecológicos y paleoambientales (energía, substrato, tasa y estilo de sedimentación, contenido alimenticio y oxigenación del sedimento, salinidad) que si bien en muchos casos muestran un gradiente batimétrico, en otros casos no lo hacen. En similares términos se expresaba Byers (1982), quien elaboró la primera crítica seria al modelo. Byers (1982) señaló cómo la Icnofacies de Skolithos no siempre representaba ambientes más someros que la de Cruziana, y cómo las icnofacies de Zoophycos y Nereites no eran más que distintas expresiones conservacionales de una misma icnocenosis. Posteriormente, las diversas reevaluaciones del modelo de icnofacies (Ekdale, 1988, Bromley, 1990, 1996, Frey *et al.*, 1990, Bromley y Asgaard, 1991, Goldring, 1993) han dejado en un segundo plano el significado batimétrico de las icnofacies, en favor de señalar las características paleoecológicas, paleoambientales y tafonómicas de cada una de ellas. Esto ha llevado a substituir los modelos bidimensionales más clásicos (Seilacher, 1967) por modelos tridimensionales menos rígidos (Pemberton *et al.*, 1990, Bromley & Asgaard, 1991, Bromley, 1996), aunque ni siquiera estos pueden recoger toda la variación en la distribución ambiental de cada icnofacies (Fig. 1).

Por otro lado, el creciente desarrollo de la sedimentología y de la propia icnología ha llevado a que la resolución del modelo de icnofacies arquetípicas sea insuficiente. Para resolver esta insuficiencia, los icnólogos han adoptado dos caminos en absoluto incompatibles sino más bien complementarios: el análisis de icnofacies locales y el análisis de icnofábricas. El análisis de icnofacies locales es el procedimiento más clásico, pero todavía ofrece espléndidos resultados (Pemberton, 1992, por ejemplo). El análisis de icnofábricas, de desarrollo más reciente (Taylor y Goldring, 1993), incorpora aspectos como la estratificación ecológica de las icnocenosis (*tiering*) o el grado de bioturbación y puede ser de utilidad incluso cuando las condiciones de conservación no permiten la identificación precisa de los icnofósiles presentes. Pollard *et al.* (1993) o Gibert y Martinell (1998) ofrecen algunos ejemplos de la aplicación de este tipo de análisis. Esta situación hace que el modelo de icnofacies arquetípicas haya perdido su valor original. La utilidad del modelo, 30 años después de su creación, se limita a proporcionar un armazón conceptual global, que permite situar en una categoría jerárquica mayor cada una de las icnofacies o icnofábricas locales.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se enmarca dentro del proyecto PB94-0946 de la D.G.I.C.Y.T. y de la Acción Integrada Hispano-Portuguesa HP96-60. Los autores agradecen los comentarios de Jose Carlos García-Ramos (Universidad de Oviedo) y Sixto Fernández-López (Universidad Complutense de Madrid).

BIBLIOGRAFÍA

- Bottjer, D.J., Droser, M.L. & Jablonski, D. 1988. Palaeoenvironmental trends in the history of trace fossils. *Nature*, **333**, 252-255.
- Bromley, R.G. 1990. *Trace fossils. Biology and taphonomy*. Unwin Hyman Ltd., London, 280 pp.
- Bromley, R.G. 1992. Bioerosion: eating rocks for fun and profit. In: *Trace fossils* (Eds. C.G. Maples & R.R. West). *Short Courses in Paleontology* **5**, Paleontological Society, 121-129.
- Bromley, R.G. 1996. *Trace fossils. Biology, taphonomy and applications*. Chapman & Hall, London, 361 pp.
- Bromley, R.G. & Allouc, J. 1992. Trace fossils in bathyal hardgrounds, Mediterranean Sea. *Ichnos*, **2**, 43-54.
- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1991. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia*, **24**, 153-164.
- Bromley, R.G. & Asgaard, U. 1993. Two bioerosion ichnofacies produced by early and late burial associated with sea-level change. *Geologische Rundschau*, **82**, 276-280.
- Bromley, R.G., Pemberton, S.G. & Rahmani, R.A. 1984. A cretaceous woodground: the Teredolites ichnofacies. *Journal of Paleontology*, **58**, 488-498.
- Buatois, L.A. & Mángano G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: an archetypal subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos*, **4**, 151-161.
- Buatois, L.A. y Mángano, M.G. 1996. Icnología de ambientes continentales: problemas y perspectivas. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, **4**, 5-30.
- Byers, C.W. 1982. Geological significance of marine biogenic sedimentary structures. In: *Animal-sediment relations* (Eds. P.L. McCall & M.J.S. Tevesz). Plenum Press, New York, 221-256.
- Crimes, T.P. and Fedonkin, M.A. 1994. Evolution and dispersal of deepsea traces. *Palaaios*, **2**, 61-77.
- Curran, H.A. 1994. The palaeobiology of ichnocoenoses in Quaternary Bahamian-style carbonate environments: the modern to fossil transition. In: *The palaeobiology of trace fossils* (Ed. S.K. Donovan). John Wiley & Sons, Chichester, 83-105.
- Ekdale, A.A. 1988. Pitfalls of paleobathymetric interpretations based on trace fossil assemblages. *Palaaios*, **3**, 464-472.
- Ekdale, A.A., Brown, F.H. & Feibel, C.S. 1989. Nonmarine macroborings in early Pleistocene algal biolithites (Stromatolites) of the Turkana Basin, Northern Kenya. *Palaaios*, **4**, 389-396.
- Frey, R.W. 1990. Trace fossils and hummocky cross-stratification, Upper Cretaceous of Utah. *Palaaios*, **5**, 203-218.
- Frey, R.W. & Goldring, R. 1992. Marine event beds and recolonization surface as revealed by trace fossil analysis. *Geological Magazine*, **129**, 325-335.
- Frey, R.W. & Pemberton, S.G. 1987. The *Psilonichnus* ichnocoenose, and its relationship to adjacent marine and nonmarine ichnocoenoses along the Georgia Coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **35**, 333-357.

- Frey, R.W. & Seilacher, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, **13**, 183-207.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G. & Fagerstrom, J.A. 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the ichnogenera *Scoyenia* and *Ancorichnus*. *Journal of Paleontology*, **58**, 511-528.
- Frey, R.W., Pemberton, S.G. & Saunders, T.D.A. 1990. Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. *Journal of Paleontology*, **64**, 155-158.
- Fürsich, F.T. 1981. Invertebrate trace fossils from the Upper Jurassic of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **67**, 153-168.
- Gibert, J.M. de & Martinell, J. 1995. Sedimentary substrate and trace fossil assemblages in marine Pliocene deposits in Northeast Spain. *Geobios, Mem. Sp.*, **18**, 197-206.
- Gibert, J.M. de y Martinell, J. 1996. Tafonomía de las estructuras biogénicas. In: *II Reunión de Tafonomía y Fosilización* (Eds. G. Meléndez y M.F. Blasco). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, 119-122.
- Gibert, J.M. de & Martinell, J. (1998). Ichnofabric analysis of the Pliocene marine sediments of the Var Basin (Nice, SE France). *Geobios*, **31**, 271-281.
- Gibert, J.M. de, Martinell, J. & Domènech, R. 1996. The rosetted feeding trace fossil *Dactyloidites ottoi* (Geinitz) from the Miocene of Catalonia. *Geobios*, **29**, 133-148.
- Gibert, J.M. de, Martinell, J. & Domènech, R. (en prensa). Trace fossil assemblages in fossil rockyshores, Lower pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaios*.
- Goldring, R. 1993. Ichnofacies and facies interpretation. *Palaios*, **8**, 403-405.
- Hasiotis, S.T. & Bown, T.H. 1992. Invertebrate trace fossil: the backbone of continental ichnology. In: *Trace fossils* (Eds. C.G. Maples & R.R. West). *Short Courses in Paleontology*, **5**, Paleontological Society, 64-104.
- Llompart, C. 1984. Presencia de *Paleodictyon* en sedimentos someros del Eoceno Superior Prepirenaico. *I Congreso Español de Geología*, **1**, 443-449.
- Lockley, M.G., Rindsberg, A.K., & Zeiler, R.M. 1987. The paleoenvironmental significance of the nearshore *Curvolithus* ichnofacies. *Palaios*, **2**, 255-262.
- Lockley, M.G., Hunt, A.P. & Meyer, C.A. 1994. Vertebrate tracks and the ichnofacies concept: implications for palaeoecology and palichnostratigraphy. In: *The palaeobiology of trace fossils* (Ed. S.K. Donovan). John Wiley & Sons, Chichester, 241-268.
- Martinell, J. and Domènech, R. 1995. Bioerosive structures on the Pliocene rocky shores of Catalonia (Spain). *Revista Española de Paleontología*, **10**, 37-44.
- Mayoral, E. y Muñiz, F. 1996. Icnofacies de *Gnatichnus* en el sector Suroccidental de la Cuenca del Guadalquivir. *Coloquios de Paleontología*, **48**, 87-102.
- Miller, M.F. 1991. Morphology and paleoenvironmental distribution of Paleozoic *Spirophyton* and *Zoophycos*: implications for the *Zoophycos* ichnofacies. *Palaios*, **6**, 410-425.
- Osgood, R.G. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana*, **6**, 281-444.
- Pemberton, S.G. (Ed.) 1992. Applications of ichnology to petroleum exploration, *S.E.P.M. Core Workshop*, **17**, 429 pp.
- Pemberton, S.G. & Frey, R.W. 1985. The *Glossifungites* ichnofacies: modern examples from the Georgia coast, U.S.A. *S.E.P.M. Special Publications*, **35**, 237-259.
- Pemberton, S.G., Frey R.W. & Saunders T.D.A. 1990. Trace fossils. In: *Palaeobiology: a synthesis* (Eds. D.E.F. Briggs & P.R. Crowther). Blackwell, London, 355-362.
- Perry, T.C. 1996. Distribution and abundance of macroborers in an Upper Miocene Reef System, Mallorca, Spain: implications for reef development and framework distribution. *Palaios*, **11**, 40-56.
- Pickerill, R.K. 1992. Carboniferous nonmarine invertebrate ichnocoenoses from the southern New Brunswick, eastern Canada. *Ichnos*, **2**, 21-35.
- Pollard, J.E. & Walker, E. 1984. Reassessment of sediments and trace fossils from the Old red sandstone (Lower Devonian) of Dunure, Scotland, described by John Smith (1909). *Geobios*, **17**, 567-576.
- Pollard, J.E., Goldring, R. & Buck, S.G. 1993. Ichnofabrics containing *Ophiomorpha*: significance in shallow-water facies interpretation. *Journal of the Geological Society, London*, **150**, 149-164.
- Savrdra, C.E., Ozalas, K., Demko, T.H., Huchison, R.A. & Scheiwe, T.D. 1993. Log-grounds and the ichnofossil *Teredolites* in transgressive deposits of the Clayton Formation (Lower Paleocene) Western Alabama. *Palaios*, **8**, 311-324.
- Seilacher, A. 1962. Paleontological studies on turbidite sedimentation and erosion. *Journal of Geology*, **70**, 227-234.
- Seilacher, A. 1964. Biogenic sedimentary structures. In: *Approaches to paleoecology* (Eds. J. Imbrie & N. Newell). Wiley, New York, 296-316.
- Seilacher A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5**, 413-429.
- Seilacher A. 1978. Use of trace fossil assemblages for recognizing depositional environments. In: *Trace fossil concepts* (Ed. P.B. Basan), *S.E.P.M. Short Courses*, **5**, 167-181.
- Smith, R.M.H., Mason, T.R. & Ward, J.D. 1993. Flash-flood sediments and ichnofacies of the late Pleistocene Homeb Silts, Kuiseb River, Namibia. *Sedimentary Geology*, **85**, 579-599.
- Taylor, A. & Goldring, R. 1993. Description and analysis of bioturbation and ichnofabric. *Journal of the Geological Society, London*, **150**, 141-148.
- Uchman, A. 1991. Diverse tiering patterns in Paleogene flysch trace fossils, Magura nappe, Carpathian Mountains, Poland. *Ichnos*, **1**, 287-292.
- Vossler, S.M. & Pemberton, S.G. 1988. *Skolithos* in the Upper Cretaceous *Cardium* Formation: an ichnofossil example of opportunistic ecology. *Lethaia*, **21**, 351-362.
- Wetzel, A. 1991. Ecologic interpretation of deep-sea trace fossil communities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **85**, 47-69.