

ASPECTOS ICNOLÓGICOS DEL CUATERNARIO MARINO EN EL ÁREA DE SAN FERNANDO (GOLFO DE CÁDIZ)

*E. MAYORAL, J. RODRÍGUEZ VIDAL
y M. CARRASCO.*

Departamento de Geología y Minería.
Universidad de Sevilla.

ABSTRACT

The ichnological characteristics of the foreshore deposits concerning to Holocene spit developed between Cádiz-San Fernando areas are related probably with decapod crustaceans and annelids organic activities. These are represented by *Ophiomorpha* sp and *Planolites* sp ichnogenera.

The statistical representation of the burrows orientation, allows of showing that these one are more or less perpendicular to the paleoshoreline. The constuction of the burrows systems is therefore conditioned on a strong dependence on some factors of the sedimentary environments, specially that related to alimentary resources.

On the other hand, a commensal relationship between different animal species or distinct ontogenetic development of the tracemakers are possibly deduced through studying their particular configuration.

Finally, other possibility could be the settlement in the same substratum of different communities sequecely spaced in the time.

Keywords: *Ophiomorpha*, *Planolites*, Holocene, Gulf of Cadix.

RESUMEN

Las características icnológicas de los depósitos de playa correspondientes a la flecha litoral desarrollada durante el Holoceno entre las localidades de Cádiz y San Fernando, corresponden a la actividad de organismos relacionados con los crustáceos decápodos y anélidos, representados en su totalidad por los icnogéneros *Ophiomorpha* sp y *Planolites* sp.

El estudio estadístico de la orientación de las galerías permite evidenciar que éstas se disponen más o menos perpendiculares a la dirección de la antigua línea de costa. Esta circunstancia implica fuertes dependencias de los organismos, sobre todo de tipo alimenticio, en la construcción de sus sistemas subterráneos. Por otra parte, su configuración induce a pensar en la existencia de relaciones de comensalismo entre las diferentes especies, en la posibilidad de que hayan quedado registradas sucesivas actividades correspondientes a distintos estados de desarrollo de los organismos productores, o que se haya producido la colonización de un mismo sustrato sucesivamente en el tiempo por dos o más comunidades diferentes.

Palabras clave: *Ophiomorpha*, *Planolites*, Holoceno, Golfo de Cádiz.

INTRODUCCIÓN

La rápida evolución de los medios marinos recientes en el área del Golfo de Cádiz, ha permitido evidenciar en las últimas décadas importantes avances y/o retrocesos de las líneas de costa en este ámbito geográfico tan determinado. Con frecuencia es fácil observar a lo largo de la costa entre Cádiz y Tarifa, cómo los depósitos transgresivos del Cuaternario superior (Holoceno) presentan extensos horizontes de bioturbación. Mediante una metodología de estudio adecuada, se puede llegar a inferir una serie de relaciones de interdependencia muy estrecha entre los organismos productores de las estructuras biogénicas y el medio en que se efec-

tuaron. Gracias a este hecho, se pueden determinar valiosas interpretaciones desde el punto de vista paleogeográfico y paleoecológico con posibilidades de aplicación al registro fósil más antiguo.

SITUACIÓN GEOGRÁFICO-GEOLÓGICA

La zona de estudio se localiza a unos 6 Kms al SE de Cádiz, en dirección a San Fernando, en la llamada *Playa del Chato*, concretamente entre los Kms 685 y 686 de la carretera nacional IV, que une ambas localidades y que discurre paralela a dicha playa (Fig. 1).

El cordón de dunas móviles y los sedimentos de

la playa actual se desarrollan sobre unos depósitos holocenos de edad Flandriense e incluso históricos (época romana) constituidos por materiales conglomeráticos muy gruesos con intercalaciones de areniscas conchíferas, también gruesas, que presentan abundantes trazas de bioturbación, la cual es el objeto del presente trabajo. Estos depósitos, cuyo espesor total observable no supera los 3 m., sólo pueden ser reconocidos en los intervalos correspondientes a la de bajamar, siendo fácilmente identificables, ya que constituyen extensas plataformas y bancales de corrosión.

Los sedimentos de esta antigua playa conforman un cordón litoral en dirección NNO-SSE, que unía el área emergida de Cádiz con la de S. Fernando (ambos eran islas al comienzo del Holoceno, Zazo 1989), de tal forma que en el seno de esta pequeña bahía se empezaron a formar nuevos depósitos de *lagoon* y marisma, cuyo máximo desarrollo se estaba dando entre estas últimas islas y la verdadera línea de costa definida por la alineación Rota-Puerto de Santa María y Puerto Real (Fig. 1).

METODOLOGÍA

Para determinar la existencia de una orientación preferente o no de las galerías fósiles, se han empleado algunos de los métodos estadísticos sencillos desarrollados por Hohenegger y Pervesler (1985) en el estudio de la orientación de galerías de crustáceos en el Golfo de Trieste, en la parte noroccidental del mar Adriático.

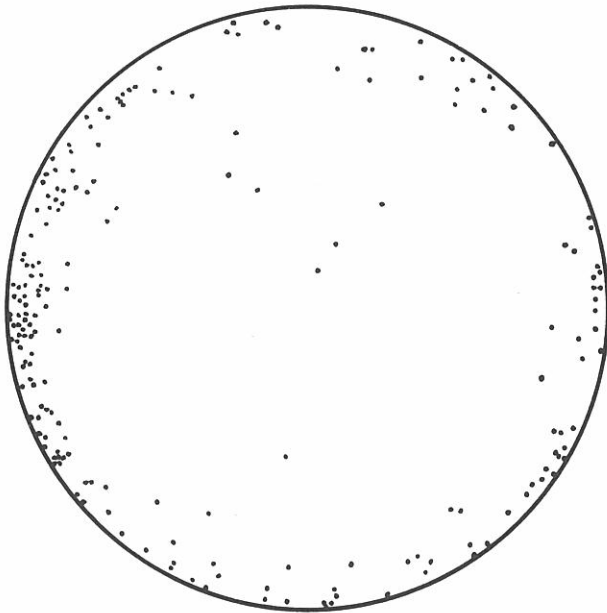


Figura 2. Distribución de frecuencia del sistema de galerías de *Ophiomorpha* sp representadas como puntos vectoriales sobre una hemiesfera (Proyección equiareal).

Básicamente han consistido en la elaboración de diagramas circulares de distribución de frecuencias a

partir de la proyección de vectores *unidad* (o segmentos individuales en los que se divide el trazado de la galería) representados por su dirección y buzamiento (Fig. 2); construcción de histogramas angulares de los buzamientos (Fig. 4) y diagramas circulares de distribución axial (Fig. 5). Los parámetros de dispersión se expresan como la longitud total del vector medio (r) y como la desviación angular media (s).

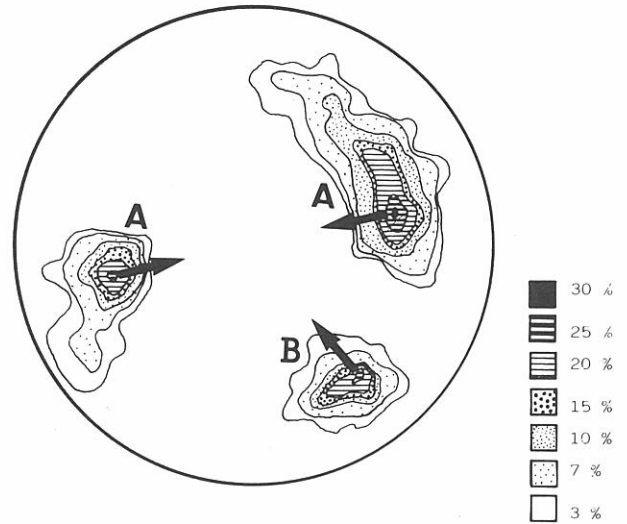


Figura 3. Direcciones de paleocorrientes medidas en los niveles de areniscas conchíferas (A) y conglomerados de cantos (B).

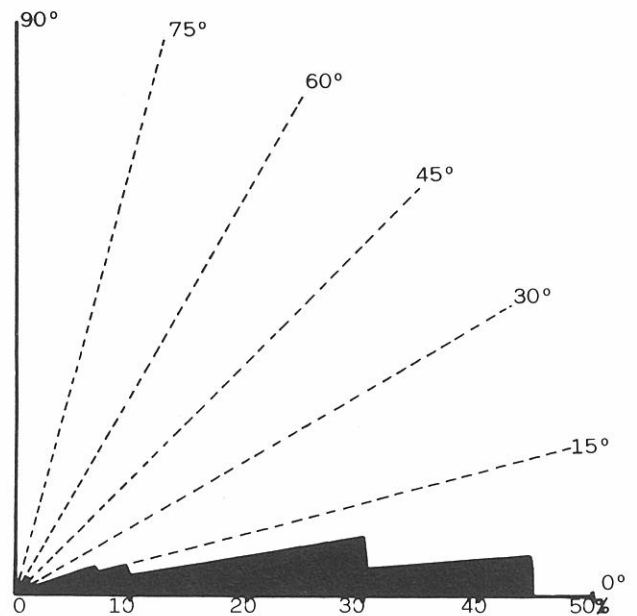


Figura 4. Histograma angular de la inclinación de los vectores unidad (segmentos de las galerías).

Por último se han realizado diagramas de rosa de los vientos para evaluar la relación existente entre el diámetro/orientación de las galerías (Fig. 6) y entre la longitud del vector unidad/longitud total de la galería (Fig. 7).

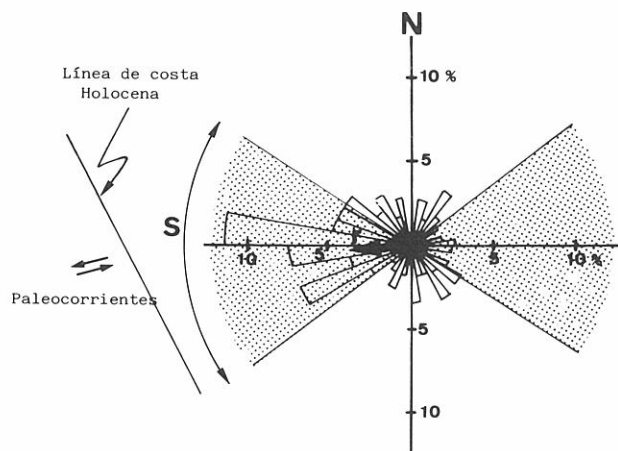


Figura 5. Diagrama de distribución axial del sistema de galerías de *Ophiomorpha* sp. Los parámetros de dispersión se expresan como r (longitud del vector medio) y S (Desviación angular media). Obsérvese la relación con la dirección de la antigua línea de costa y las paleocorrientes.

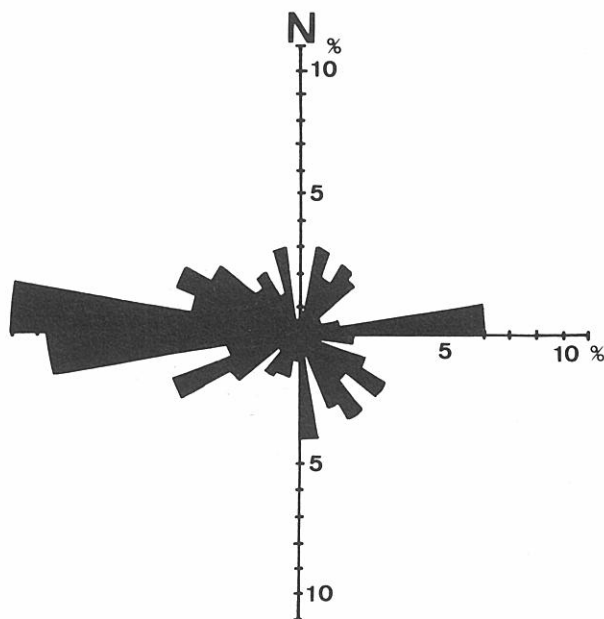


Figura 7. Idem para la relación Longitud vector unidad/Longitud total de la galería.

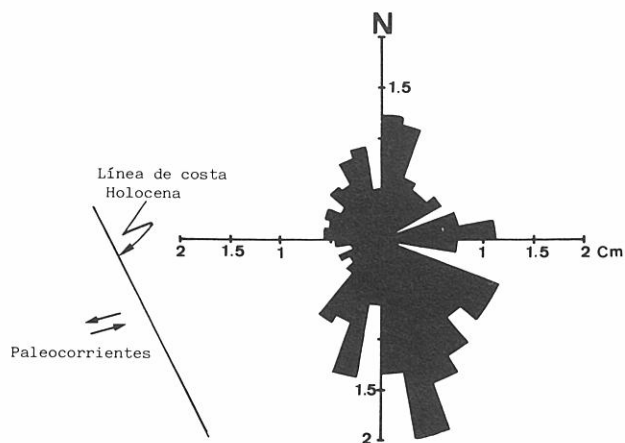


Figura 6. Rosa de los vientos para la relación Diámetro medio/Orientación de las galerías.

Fig. 8; Lám. I. figs. 2-9; Lám. II. figs. 1-7; Lám. III. fig. 1

Diagnosis:

Las paredes de los conductos presentan un reforzamiento de tipo aglutinante formado por granos de cuarzo, fragmentos de pequeños moluscos y microfósiles, que le confieren una textura microgranular muy característica. El espesor de este refuerzo puede variar entre 1 y 4 mm.

Descripción.

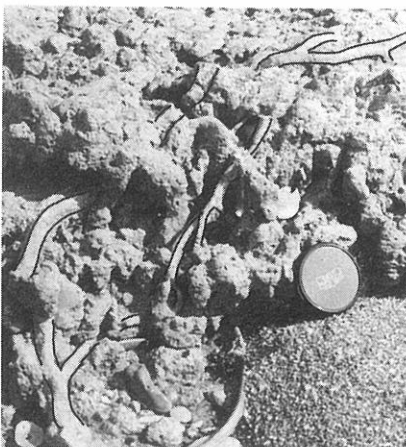
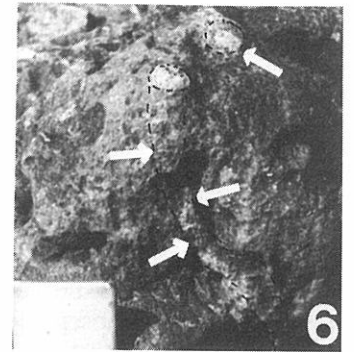
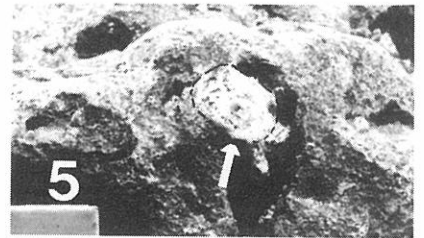
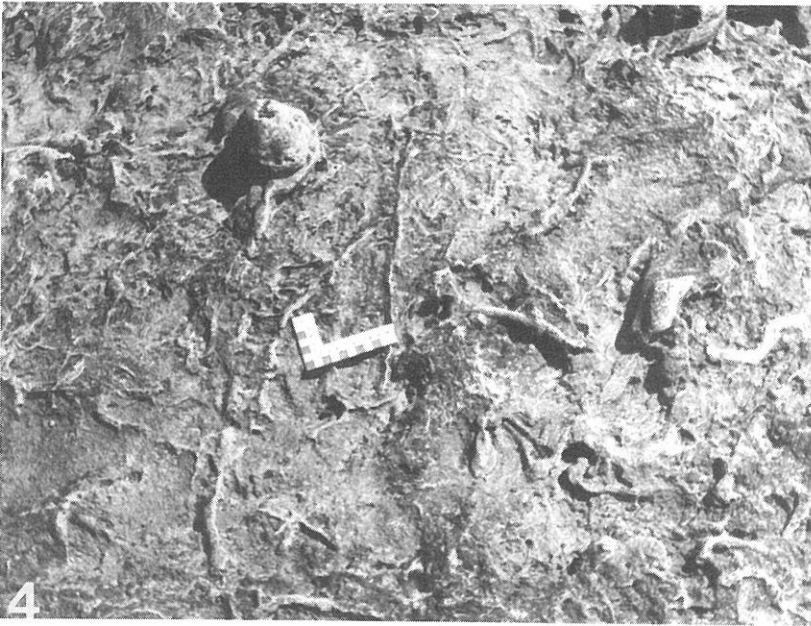
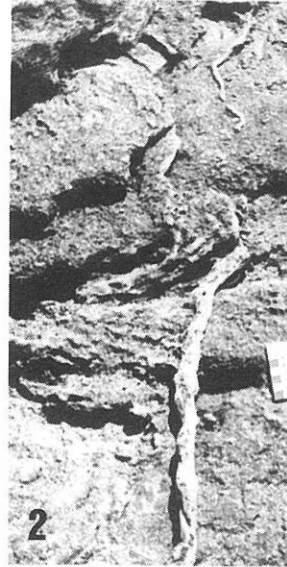
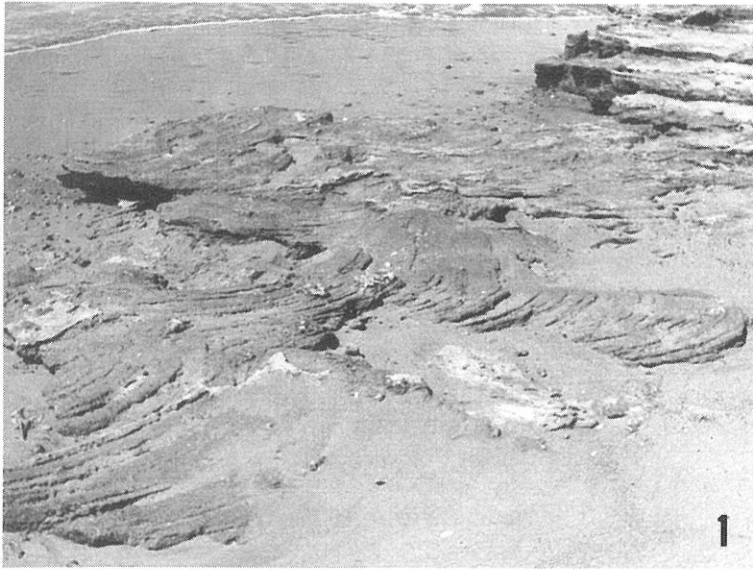
Sistema de galerías cilíndrico-elipsoidales, con una componente horizontal mayoritaria, de diámetro comprendido entre 0.5 y 4 cm, de trazado rectilíneo a sinuosamente irregular. A lo largo de su trayectoria pueden discurrir de forma más o menos paralela, entrecruzarse o bifurcarse en ángulos agudos y/o rectos. El diámetro de las galerías se mantiene más o menos cons-

ICNOLOGÍA SISTEMÁTICA

Iconogénero *Ophiomorpha* Lundgren 1891
Ophiomorpha sp

LÁMINA I:

- Figura 1.** *Areniscas conchíferas con sets* de estratificación cruzada en surco, de gran escala. Afloramiento en la bajamar. Playa del Chato.
- Figura 2.** *Ophiomorpha* sp. atravesando estructuras de estratificación cruzada.
- Figura 3.** Detalle del anterior. Obsérvese la construcción de lóbulos laterales reflejo de la actividad excavadora del organismo. Escala de la barra: 2.5 cm.
- Figura 4.** Sistemas de *Ophiomorpha* sp. Obsérvese la componente horizontal mayoritaria y la alta sinuosidad de sus trayectorias. Los conductos verticales presentan zonas con precipitación de carbonatos que originan edificios en forma de cúpula (Ángulo superior izquierdo).
- Figura 5.** Detalle de la salida del conducto vertical. Escala de la barra 2 cm.
- Figura 6.** Idem a la figura 5. Escala de la barra: 1.5 cm.
- Figs. 7-8.** Sistemas de conexión vertical-horizontal de *Ophiomorpha* sp.
- Figura 9.** Detalle del refuerzo de la pared en una chimenea de *Ophiomorpha* sp.



tante, presentando en algunas partes zonas lobuladas que reflejan claramente la actividad excavadora del organismo constructor. (Lám. I. figs. 2-3). La conexión de este sistema con el exterior se realiza a través de chimeneas más o menos verticales, que tiene una representatividad escasa y una longitud relativamente muy corta respecto al conjunto global de la construcción.

El interior de todos los conductos está ocupado en casi su totalidad por un complejo y denso sistema de galerías de diámetro muy pequeño que recorren la trayectoria principal de forma sinuosa más o menos paralela. En ocasiones, estas galerías atribuidas a *Planolites* sp, se apartan de la vía anterior formando ramificaciones pequeñas y cortas (Fig. 8).

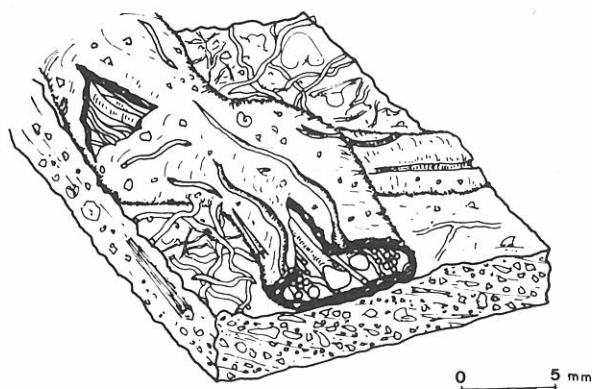


Figura 8. Desarrollo esquemático del sistema de *Planolites* sp. (Tubos cilíndricos largos y delgados) que se sitúan bien dentro de galerías de orden mayor: *Ophiomorpha* sp. (que presenta una pared reforzada de tipo aglutinante) o bien en zonas externas ya sea en relación directa o no con la anterior.

Discusión e Interpretación:

Ophiomorpha sp se diferencia de las icnoespecies mejor conocidas: *O. nodosa*, *O. borneensis*, *O. annulata* y *O. irregularis*, por el tipo de refuerzo aglutinante de su pared, que le presta un aspecto poco o nada pelletiforme. En este sentido, las semejanzas con *O. isabelli* descritas en el Plioceno de Huelva (Mayoral, 1986), son mayores, ya que esta última presenta un refuerzo de naturaleza arcillo-arenosa, aunque su textura sea más irregular y menos consistente.

En cuanto a la configuración de las galerías, criterio éste de rango sistemático secundario (Frey *et al*, 1978; Howard y Frey, 1984) sólo *O. irregularis* presenta

ciertas analogías con las nuestras, en especial por su trazo sinuoso y componente horizontal mayoritaria. En esta línea las semejanzas con *Planolites beverleyensis* (Billings, 1862) son muy estrechas, sobre todo en aquellos casos en los que las galerías se disponen paralelas o se entrecruzan. Las diferencias más notables radican en el menor o inexistente refuerzo de las paredes de este último; así como en su escasa o nula bifurcación y en el menor tamaño general de éstos.

Los organismos constructores de estas galerías parecen ser con toda fiabilidad, a la luz de los numerosos trabajos efectuados por investigadores precedentes (Kennedy y Sellwood, 1970; Müller, 1969, 1970), crustáceos decápodos callianásidos o semejantes, que generan estructuras de domicilio y/o de búsqueda de alimento (Pemberton y Jones, 1988).

Ichnogénero *Planolites* Nicholson 1873

Planolites sp

Fig. 8; Lám. II. figs. 1-5; Lám. III. figs. 1-5

Diagnosis:

Conductos cilíndricos de diámetro muy pequeño (5 mm), rectos a muy sinuosos, poco o nada bifurcados, paredes escasamente reforzadas y alta densidad de ocupación.

Descripción:

Conjunto de galerías horizontales extremadamente finas (0.5 mm a 5 mm de diámetro) de anchura constante, que se dispone en entramados muy densos que discurren o bien por el interior de galerías predentes (*Ophiomorpha*, Fig. 8) o bien partiendo de éstas hacia el exterior. Del mismo modo y sin una dependencia claramente directa con las galerías anteriores, pueden presentarse en intrincados sistemas de mallas que reflejan también ocupaciones de densidad semejante. El grado de ramificación es muy bajo, aunque aparentemente pueda parecer lo contrario debido al alto porcentaje de entrecruzamientos que existen entre ellos.

En los ejemplares que se encuentran en el interior de otras galerías mayores, es muy frecuente que no presenten ningún tipo de relleno. En el caso de que éste se produzca suele ser de color más claro que el de la matriz y de composición ligeramente diferente.

Discusión e Interpretación:

Planolites sp difiere de la mayoría de los encon-

LÁMINA II:

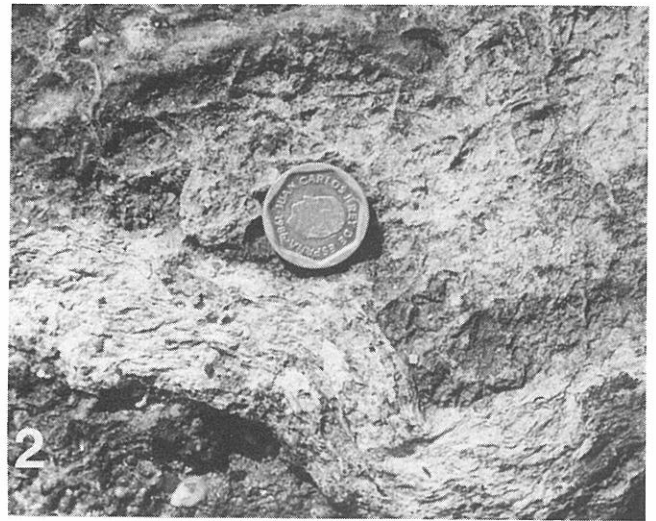
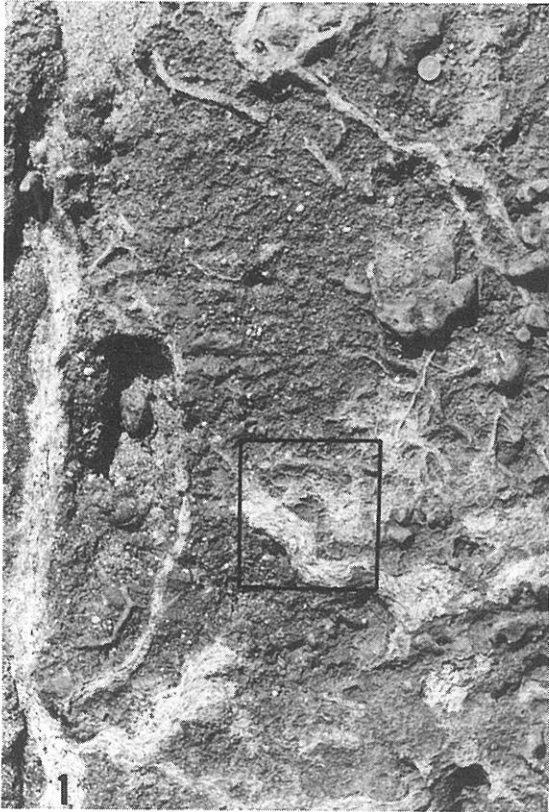
Figura 1. Sistemas horizontales de *Ophiomorpha* sp y *Planolites* sp.

Figura 2. Detalle del recuadro de la figura 1. Obsérvese la galería principal de *Ophiomorpha* sp recorrida internamente por *Planolites* sp. Éstos forman también un entramado complejo en el exterior.

Figura 3. Detalle de otra parte de la galería principal de *Ophiomorpha* sp. Obsérvese la misma circunstancia.

Figs. 4-5. *Ophiomorpha* sp. en conexión con *Planolites* sp.. Obsérvese en la figura 5 el refuerzo de la pared de *Ophiomorpha* sp.

Figs. 6-7. Trazado sinuoso de galerías de *Ophiomorpha* sp.



trados en sedimentos de edades parecidas (Pleistoceno de Carolina del Norte, Curran y Frey, 1977 e Isla Gran Caimán, Pemberton y Jones, 1988; Plioceno de Huelva, Mayoral, 1986) por su pequeño tamaño y elevada densidad de ocupación; así como por la propia configuración espacial de los sistemas presentados.

La mayor parte de los investigadores atribuyen la paternidad de estas galerías a la actividad de anélicos poliquetos de las familias de los capitélidos, eunícidos y enteropneustos (Howell, 1943; Frey y Howard, 1972; Howard y Frey, 1975; Barnes, 1980).

IMPLICACIONES PALEOGEOGRÁFICAS Y PALEOECOLÓGICAS

La información suministrada por los datos sedimentológicos (paleocorrientes) corrobora las deducciones llevadas a cabo por Zazo *et al* (1983) para el área de la Bahía de Cádiz. De esta forma, el modelo de sedimentación holoceno que aparece en la zona de estudios es equivalente al que se desarrolló durante el Pleistoceno superior, sobre todo en la zona de El Aculadero (Puerto de Santa María), situado unos pocos kilómetros más al Norte de donde hemos realizado nuestras observaciones.

La paleocosta Pleistocena ocupaba posiciones semejantes y estaba sometida a las mismas influencias del oleaje, deriva de olas, etc. Las direcciones de paleocorrientes obtenidas a partir de las láminas de estratificación cruzada (374 medidas) en los sedimentos areniscos conchíferos, demuestran la existencia de una dinámica intermareal, con aportes en dos sentidos opuestos (Fig. 3 A). Estos se relacionan con la existencia de canales mareales orientados al NE-SO (se han medido 16 ejes de surcos) y por lo tanto perpendicular a la paleolínea de costa.

Las direcciones NO obtenidas en los conglomerados (162 medidas, fig. 3 B) pueden atribuirse tal y como observaron Zazo *et al* (1983) a corrientes de deriva inducidas por el oleaje y a la acción de las marejadas del S y SO al incidir sobre la costa.

Dentro de este contexto paleogeográfico y en el ejemplo que aquí se estudia, se han podido comprobar que la orientación principal de las galerías es casi perpendicular a la antigua línea de costa (Fig. 5).

Las galerías que se orientan en este sentido presentan un diámetro pequeño y una longitud relativamente larga, disponiéndose además de forma más o menos paralela entre sí. Por el contrario existe una cierta tendencia a que las galerías de mayor tamaño y menor

longitud se encuentren orientadas en direcciones opuestas a las anteriores. (Fig. 6).

Esta disposición implica una dependencia muy fuerte respecto de la posibilidad de captación de nutrientes, cuyo suministro más favorable se realizaría en el sentido de las corrientes, que es precisamente el que presentan mayoritariamente las galerías.

Este hecho induce a pensar que deban de interpretarse como estructuras de búsqueda de alimento, mientras que las que son más o menos perpendiculares a ellas, podrían serlo de refugio y/o domicilio.

Relaciones de dependencia similares han sido ya observadas (Chakrabarti, 1981) para las galerías del crustáceo *Ocypode* que las orienta perpendiculares a la línea de costa.

Hechos parecidos fueron también observados por Seilacher (1961) para ciertos congrijos excavadores, que orientaban sus galerías en la dirección del movimiento del agua.

Por último, tal y como reconocen autores anteriores (Hohenegger y Pervesler, 1985) entre los numerosos factores que influyen en la adopción de una estrategia determinada para la construcción de las galerías, se encuentran algunos tales como las corrientes y circulación del agua dentro de ellas, modos de alimentación de los organismos constructores, naturaleza del sedimento, etc.

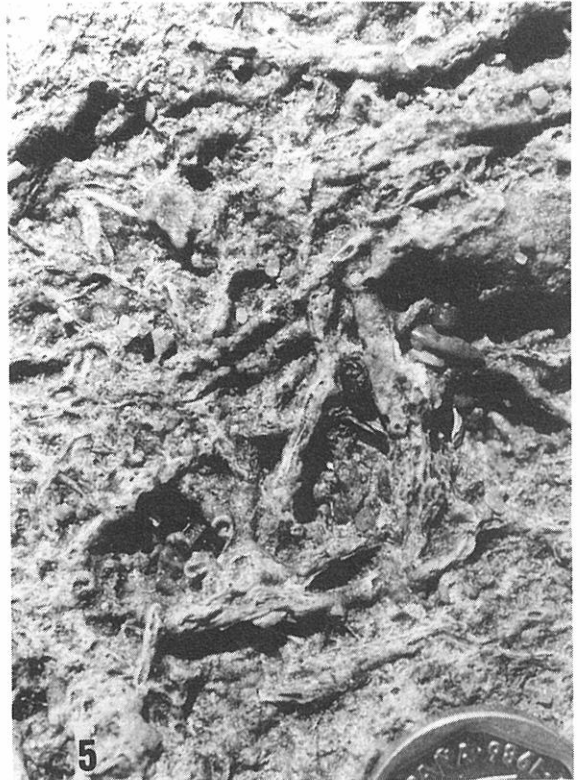
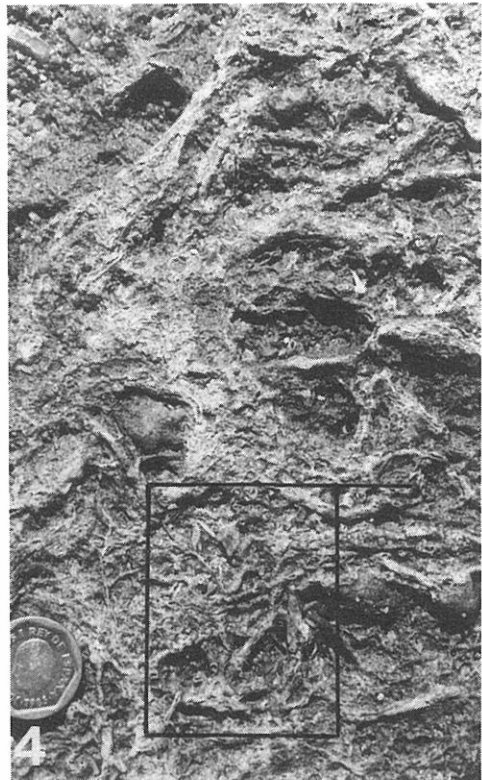
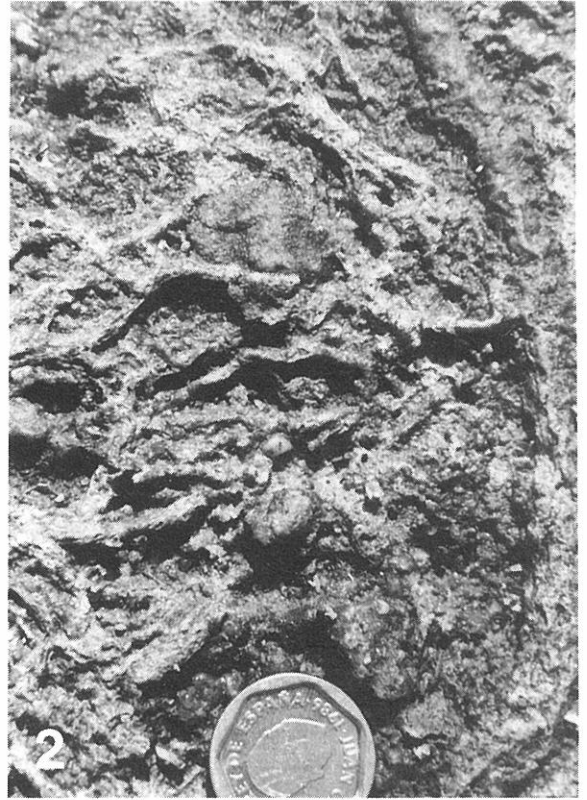
Como se puede apreciar, algunos de estos factores, en especial la relación orientación galerías/corrientes, también ha podido ser detectado en nuestro caso, con la importancia que se derive de la aplicación de su estudio en el sentido de poder reconocer no sólo aspectos de la conducta de los organismos productores de estos sistemas más o menos complejos, sino de la posibilidad de reconstruir las posiciones de antiguas líneas de costa.

En cuanto a cuestiones paleobatimétricas, si bien la longitud relativamente corta de las chimeneas de *Ophiomorpha* induce a pensar en una ligera profundidad y/o estabilidad del sedimento del fondo, ésta no parece ser tal, ya que la naturaleza litológica y las estructuras sedimentarias donde éstas aparecen, inducen a pensar en todo lo contrario. Lo más factible es que dentro de este contexto, (medio intermareal y en consecuencia energético) la parte superior de las construcciones orgánicas haya sido *decapitada* por efecto de la erosión.

Por último, y en función de la morfología de las galerías se puede llegar a plantear algunas cuestiones interesantes relativas al registro del desarrollo ontogénico de los productores o a datos paleoetológicos referentes a posibles asociaciones bióticas.

LÁMINA III:

Figura 1. Sistemas horizontales de *Ophiomorpha* sp. Se puede observar el trazado sinuoso y su relación con *Planolites* sp.
Figs. 2-5. Sistemas de *Planolites* sp. Obsérvese su alta densidad de ocupación, grado de entrecruzamiento y relación con galerías de orden mayor. (Figs. 2 y 4).



Ambas cuestiones se abordan al considerar las relaciones tan estrechas que existen entre los sistemas de *Ophiomorpha* sp y *Planolites* sp antes mencionados. En efecto, la presencia de este último partiendo hacia el exterior desde sistemas iniciales de *Ophiomorpha*, puede interpretarse como el comienzo de las primeras excavaciones de los organismos productores en su estado juvenil o post-larvario, que aparecerían ligados a determinadas zonas o áreas de cría de la galería principal. Esta circunstancia no es extraña y de hecho ha sido contemplada por autores anteriores como Bromley y Frey (1974) para el caso del crustáceo *Upogebia affinis* en Sapelo Island, Georgia; o como Forbe (1973) para el caso de las producidas por el crustáceo *Callianassa kraussi*. Este mismo autor sostiene que el reflejo de los sucesivos estados ontogenéticos se deducen a partir de los correspondientes cambios en el tamaño y morfología de las galerías; así como en la distribución espacial de las mismas. Todos estos aspectos se pueden contemplar igualmente en nuestro caso. Del mismo modo, las etapas postlarvarias iniciales o juveniles deducidas por la gradación en el tamaño de un mismo sistema de galerías, es un hecho muy corriente y ampliamente referenciado en la bibliografía (Kern y Warme, 1974; Frey y Howard, 1975; Curran, 1976) e incluso no tienen por qué presentar el mismo tipo de ornamentación que la galería principal a la que se encuentran directamente ligadas.

Otra interpretación igualmente factible de la relación *Ophiomorpha-Planolites*, es la que concierne a aspectos meramente paleoetológicos.

La presencia de pequeños conductores ligados a sistemas de galerías mayores, ya sea como entes aislados de escaso desarrollo en conexión directa con las anteriores, o ya sea formando intrincadas y complejas mallas más o menos individualizadas, puede interpretarse como una relación de comensalismo entre diferentes especies de animales. Esta característica también ha sido frecuentemente observada (Kennedy y Sellwood, 1970; Bosence, 1973). Casos de comensalismo en relación directa con galerías de crustáceos se pueden encontrar en MacGinitie (1930); Howard y Dörjes, 1972; Bromley y Frey (1974); Frey (1975).

Referencias de asociaciones actuales se dan con las galerías del crustáceo *Upogebia pugettensis* y las de ciertos foronídeos en Bodega Bay, California (Frey et al, 1978) o entre el crustáceo *Callianassa major* y el anélido poliqueto *Onuphis microcephala* en las playas de Sapelo Island, Georgia (Curran y Frey, 1977).

Un tercera explicación podría hallarse en la ocupación de un mismo sustrato por dos o más comunidades de organismos separadas secuencialmente en el tiempo. En este caso, *Planolites* sp, cuya textura y/o relleno es ligeramente diferente del de la matriz en el que se halla, podría haber colonizado y aprovechado un sustrato previamente bioturbado por *Ophiomorpha* sp. Incluso podría considerarse una posibilidad mixta, donde existiera un primer episodio de *Ophiomorpha* sp y un segundo, posterior, de *Ophiomorpha* sp-*Planolites* sp.

CONCLUSIONES

A partir del estudio icnológico de los sedimentos marinos holocenos en la costa del sector Cádiz-San Fernando, atribuidos en su mayor parte a la acción de crustáceos decápodos, foronídeos, y/o anélidos, se ha podido determinar la existencia de una relación directa entre la orientación de los sistemas de galerías con la posición de la antigua línea de costa, siendo ésta más o menos perpendicular a la dirección estadística presentada por las primeras.

Asimismo, la morfología de estos sistemas y su distribución espacial sugieren aspectos del comportamiento de los organismos productores relacionados con la motividad de sus construcciones, esencialmente de tipo fodichnia, e igualmente de las asociaciones bióticas existentes, fundamentalmente comensalismo. También son factibles el posible registro de sucesivos estados del desarrollo ontogenético de los organismos implicados o la colonización secuencial en el tiempo de comunidades diferentes a favor de un mismo sustrato.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución a los Proyectos n.º 274 del PICG: "COASTAL EVOLUTION IN THE QUATERNARY" y del Grupo de Investigación n.º 4079 "GEOMORFOLOGÍA Y CUATERNARIO" de la Junta de Andalucía, y por el proyecto de la DGICYT PB-90-0489.

BIBLIOGRAFÍA

- Barnes, R.D. 1980. *Invertebrate Zoology*. W.B. Saunders, Philadelphia, 1089 p.
- Billings, E. 1862. New species of fossil from different parts of the Lower, Middle, and Upper Silurian rocks of Canada, 96-168. In: Paleozoic Fossils, vol. 1 (1861-1865). *Geological Survey of Canada*.
- Bosence, D, W, J. 1973. Facies relationships in a tidally influenced environment: a study from the Eocene of the London Basin. *Geol, Mijnbouw*, 52 (2), 63-67.
- Bromley, R, G y Frey, R. W. 1974. Redescription of the trace fossil *Gyrolithes* and taxonomic evaluation of *Thalassinoides*, *Ophiomorpha* and *Spongiomorpha*. *Bull. geol. Soc. Denmark*, 23, 311-335.
- Curran, H.A. 1976. A trace fossil brood structure of probable callianassid origin. *J. Paleontol.* 50, 249-259.
- Curran, H, A. y Frey, R.W. 1977. Pleistocene trace fossils from North Carolina (U.S.A.) and their Holocene analogues, 139-162. In: T.P. Crimes and J.C. Harper (eds). *Trace Fossils 2*. Geological Journal Special Issue, n.º 9. Seel House Press, Liverpool.
- Chakrabarti, A. 1981. Burrow patterns of *Ocypode ceratophthalma* (Pallas) and their environmental significance. *J. Paleontol.* 55, 431-441.
- Forbes, A, T. 1973. An unusual abbreviated larval life in the estuarine burrowing prawn *Callianassa kraussi* (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea). *Mar. Biol.*, 22, 361.

- Frey, R. W. (1975). The realm of ichnology, its strengths and limitations. In: R. W. Frey, (ed): *The Study of Trace Fossils*. Springer-Verlag, New York, 13.
- Frey, R. W. y Howard, J. D. 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island (U.S.A.): Sedimentology and Biology. VI. Radiographic study of sedimentary structures made by beach and offshore animals in aquaria. *Seckenberg marit.* **4**, 169-182.
- Frey, R. W. y Howard, J. D. 1975. Endobenthic adaptations of juvenile thalassinidean shrimp. *Bull. geol. Soc. Denmark*, **24**, 283-297.
- Frey, R. W.; Howard, J. D. y Pryor, W. A. 1978. *Ophiomorpha*: its morphologic, taeonomic and environmental significance. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* **23**, 199-229.
- Hohenegger, J y Pervesler, P. 1985. Orientation of crustaceans burrows *Lethaia*, **18**: 323-339.
- Howard, J. D. y Dörjes, J. 1972. Animal-sediment relationships in two beach-related tidal flats; Sapelo Island, Georgia. *J. Sediment. Petrol.*, **42**: 608-623.
- Howard, J. D y Frey, R. W. 1975. Estuaries of the Georgia coast, U.S.A.: sedimentology and biology. II. Regional-animal sediment characteristics of Georgia estuaries. *Sencckenberg. marit.*, **7**: 33-103.
- Howard, J. D y Frey, R. V. 1984. Characteristics trace fossils in nearshore to foreshore sequences, Upper Cretaceous of East-Central Utah. *Canadian Jour. Earth. Sc.*, **21**: 200-219.
- Howell, B.F. 1943. *Burrows of Skolitos and Planolites* in the Cambrian Hardyston sandstone and Reading Pennsylvania. *Wagner Free Inst. Sci. Philadelphia, Bull.* **9**: 112-113.
- Kennedy, W.J. y Sellwood, B.W. 1970. *Ophiomorpha nodosa* Lundgren, a marine indicator from the Sparnacian of South- East England. *Geol. Assoc. Proc.*, **81**: 99-110.
- Kern, J.P. y Warme, J.E. 1974. Trace fossils and bathymetry of the Upper Cretaceous Point Loma Formation, San Diego, California. *Geol. Soc. Am. Bull.* **85**: 893-900.
- Lundgren, S.A.B. 1891. Studier öfver fossilförande lösa block. *Geol. Fören. Stockh., Förh.*, **13**: 111-121.
- MacGnitie, G.E. 1930. The natural history of the mud shrimp *Upogebia pugettensis* (Dana). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, **6** (10): 36-44.
- Mayoral, E. 1986. Icnofacies de *Skolitos* y *Cruziana* en el Neógeno superior (Plioceno marino) del sector Huelva-Bonares (Valle del río Guadalquivir, España). *Rev. Esp. Paleontol.*, **1**: 13-28.
- Müller, A.H. 1969. Zur Kenntnis von *Ophiomorpha* (*Miscellanea*). *Geologie*, **18**: 1.102-1.109.
- Müller, A.H. 1970. Über Ichnia von Typ *Ophiomorpha* und *Thalassinoides* (*Vestigia invertebratorum*, Crustacea). *Dtsch. Akad. Wiss., Berlin, Monatsber.*, **12**: 775-787.
- Nicholson, H.A. 1873. Contributions to the study of the errant annelids of the older Paleozoic rocks. *Royal. Soc. London, Proc.* **21**: 288-290.
- Pamberton, S.G. y Jones, B. 1988. Ichnology of the Pleistocene Ironshore Formation, Grand Cayman Island, British West Indies. *J. Paleontol.* **62** (4): 495-505.
- Seilacher, A. 1961. Krebse im Bradungssand. *Natur und Volk.* **91**: 257-264.
- Zazo, C. 1989. Los depósitos marinos cuaternarios en el Golfo de Cádiz. In: *El Cuaternario en Andalucía Occidental*, AEQUA. Monografías, 1: 113-122.
- Zazo, C.; Goy, J.L. y Dabrio, C.J. 1983. Medios marinos y marino-salobres en la bahía de Cádiz durante el Pleistoceno. *Mediterranea*, **2**: 29-52.