

Aportaciones al conocimiento de la icnoespecie *Teredolites longissimus* (Fm. Serraduy. Eoceno inferior de la zona surpirenaica central)

J. F. CARRASCO

Museo Geológico del Seminario de Barcelona
I.E.S. Enric Borràs

KEY WORDS: - *Teredolites*, ichnospecies, Eocene, Spain.

RESUMEN - Se notifica el hallazgo de dos colonias de *Teredinidos* que conservan gran parte de su estructura original. Se conservan en buen estado los tubos calizos que se adscribe al icnotaxon *Teredolites longissimus*. El hallazgo permite ampliar el conocimiento de su morfología, así como sugerir una pauta de crecimiento. Se describen tres criterios para encontrar la polaridad o sentido del crecimiento de los tubos. Se proponen unos paleoambientes en el que se desarrollaron las colonias de *Teredinidos* y unos procesos tafonómicos. Se discute la ambigua posición del estudio de estos restos, situados entre la Taxonomía y la Ichnotaxonomía.

ABSTRACT - The finding of two colonies of *Teredinidae*, that conserve great part of their original structure, is notified. The borings with calcite-linings tubes are well conserved that we assigne to ichnotaxon *Teredolites longissimus*. The finding has allowed to extend the knowledge of the its morphology, as well as to suggest growth guideline. Three criteria are described to find the polarity or sense of the growth of the tubes. The paleoenvironments, in which the colonies of *Teredinids* was developed, are propose, and also the taphonomic processes. The ambiguous position of these rests, located between the Taxonomy and the Ichnotaxonomy, is discusse.

INTRODUCCIÓN

La presencia de icnos cilíndricos fabricados por teredínidos, en distintas litogías y edades, ha sido notificada en numerosas ocasiones en la bibliografía paleontológica. Se conocen desde el Jurásico inferior (Kelly, 1988). Resulta excepcional el hallazgo de una colonia que conserve una gran parte de su estructura original. Hemos creído interesante dar a conocer este icno, hallado en terrenos del Eoceno marino de la zona surpirenaica central, por las aportaciones al conocimiento de su morfología que nos permitirán identificar futuros hallazgos aunque no se conserven en tan buen estado como los descritos en el presente trabajo. Le dedicamos especial atención a la descripción de la ornamentación de la superficie de los tubos y proponemos una hipótesis etológica para explicar el mecanismo de su formación. Definimos un índice para caracterizar matemáticamente el crecimiento, que puede ser útil en futuros estudios comparativos, y describimos tres métodos prácticos para hallar la polaridad en el crecimiento de los tubos. Este trabajo también nos ha ayudado a conocer el paleoambiente sedimentario de los materiales que lo engloban e inferir aspectos paleocológicos e icnotaxonómicos.

Ante la imposibilidad de determinar los fósiles a un nivel taxonómico inferior al de familia, y considerando que son moldes biogénicos de las perforaciones, nos adscribimos a la opinión de que se traten dentro de la Ichnotaxonomía. Estas perforaciones de bivalvos, revestidas de una capa caliza, nos proporcionan, como otros icnos, importante información sobre el comportamiento el perforador.

ENTORNO GEOLÓGICO

El material se halló en dos yacimientos cercanos a la Puebla de Roda (provincia de Huesca) y pertenecientes al mismo nivel estratigráfico. La zona donde se han hallado los fósiles pertenece al dominio sedimentario, que durante el Paleógeno se situaba sobre lo que actualmente es la cordillera de los Pirineos.

Una primera transgresión, durante el Ilerdiense, y procedente del Atlántico, formó un profundo golfo que llegaba hasta la costa mediterránea actual (fig.1).



Fig. 1.- Máximo desarrollo de la transgresión Ilerdiense en el dominio pirenaico (modificado de Pomerol, 1973).

Durante esta transgresión se depositaron los materiales que forman las unidades estratigráficas de la zona donde encontramos los icnos y que presentamos en este trabajo (fig.3 y 4). El material se encontró en capas margosas pertenecientes a la *Fm. Serraduy*. Esta unidad estratigráfica la componen los siguientes intervalos (siguiendo el esquema de Serra-Kiel *et al.*,1994) en nuestra zona de estudio (figs. 3 y 4):

- *Calizas de Alveolina* (Nijman & Nio, 1975). Estas calizas están formadas por dos horizontes de plataforma carbonatada interna, separados por un tramo detrítico de poca potencia (cerca de un metro). En total presenta una potencia de 55 metros, de los que 26 m corresponde al horizonte inferior y 28 m al superior. Esta formación pertenece al Ilerdiense inferior.

- *Calizas Arrecifales* (Gaemers, 1978). Se disponen sobre una superficie erosiva que afecta a las Calizas de Alveolina infrayacentes. Pertenecen a Ilerdiense medio 1.

- *Margas de Riguala* (Tosquella, 1988) o "Marl Member" de la *Fm. Serraduy* (Cuevas-Gozaló *et al.*, 1985). Sedimentos siliciclásticos predominantemente margosos de plataforma media y abierta. Se desarrollan por encima de las *Calizas de Alveolina*, así como lateralmente y por encima de las *Calizas Arrecifales*. Su potencia es de unos 100 m en nuestra zona de estudio y también pertenecen a Ilerdiense medio 1. En este intervalo hemos encontrado *Teredolites longissimus*. La mayor parte del material que describimos se encontró en abundancia pero en inminente peligro de destrucción por erosión al hallarse aflorando en una fuerte pendiente en el margen de un barranco (fig. 8). Algunos bloques del material ya se habían desprendido y yacían como derrubios.

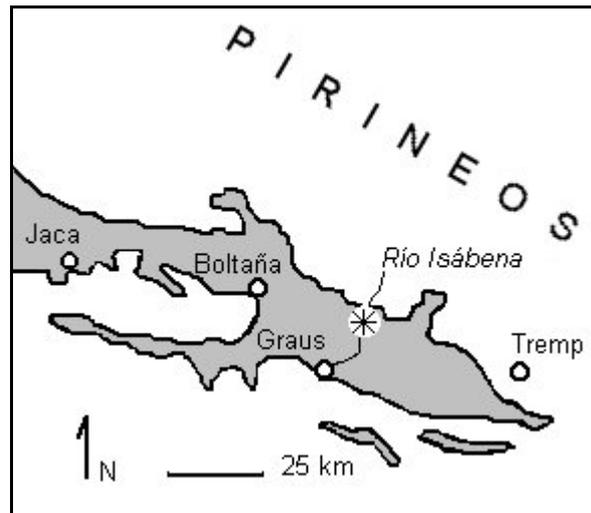


Fig. 2.-Distribución de Paleógeno marino en el sector subpirenaico con la ubicación de la zona de estudio. Adaptado de Mutti & al. (1972)

La unidad que yace sobre la Fm. de Serraduy es la Fm. Puebla (Cuevas-Gozaló *et al.*, 1985) con dos niveles limosos carbonatados, ricos en macroforaminíferos, separados entre sí por un intervalo margoso perteneciente al Ilerdiense medio 2. Sobre esta última unidad yace la Fm. Roda que abarca el intervalo Ilerdiense medio 2 y Cuisiense inferior, formada por intervalos margosos, areniscosos (Areniscas de Roda) y un complejo detrítico.

La interpretación que propone Cuevas-Gozaló *et al.* (1985) a la secuencia esquematizada en el corte geológico de la fig. 3, y que contienen las *Margas de Riguala*, se enmarca en la gran transgresión marina del Ilerdiense inferior que dio lugar a una gran sedimentación carbonática y somera (Calizas de Alveolina) junto con la formación de arrecifes coralinos-algales. Posteriores inestabilidades tectónicas (durante el Ilerdiense medio 1) provocaron una subsidencia que causó el hundimiento de los arrecifes, y generó extensas y potentes series de margas (*Margas de Riguala*) y que fueron depositadas durante este periodo. El posterior retorno a condiciones más estables dio lugar a la formación de una plataforma marina extensa y somera que favoreció de nuevo la formación de calizas poco profundas durante el Ilerdiense medio 2 (Fm. Puebla). Otra posterior actividad tectónica rellenó la cuenca con los sedimentos de la Fm. Roda entre el Ilerdiense medio 2 y el Cuisiense inferior.

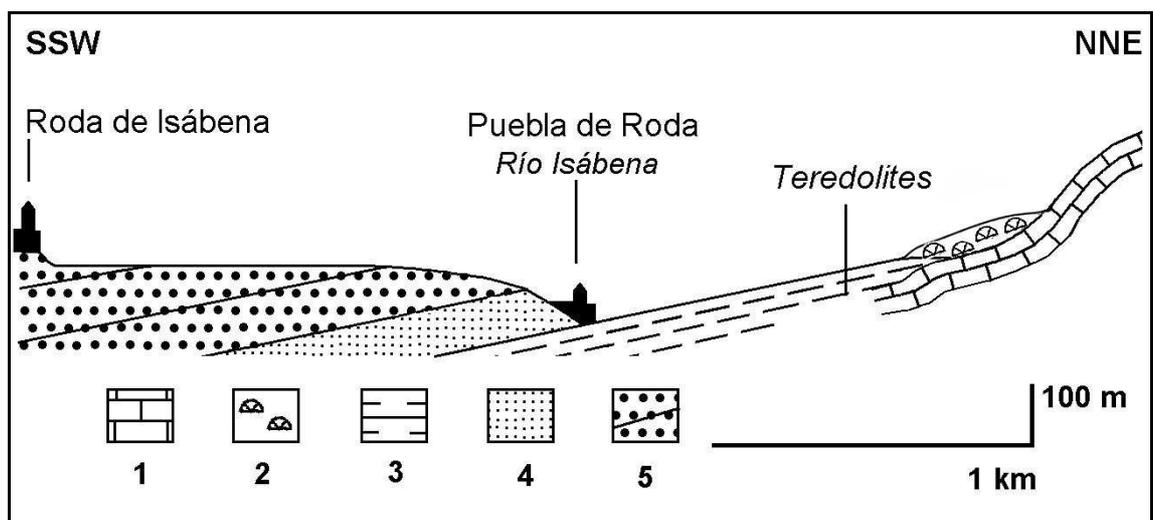


Fig. 3.- Corte geológico de la zona del estudio. 1: Calizas de Alveolina; 2: Calizas arrecifales; 3: Margas de Riguala, los tres intervalos pertenecientes la Fm. Serraduy; 4: Fm. Puebla; 5: Fm. Roda. Del autor.

Samsó (1988) y Tosquella (1988) opinan que a las *Margas de Riguala* le corresponden ambientalmente una plataforma externa fótica.

Eichenseer (1988) opina que estos depósitos arcillosos pertenecen a un frente deltáico, pero que su posición estratigráfica exacta no está resuelta debido a la falta de datos bioestratigráficos. También opina el autor que están compuestos principalmente por *mudstones*. Sugiere que los depósitos tenían el área fuente en el Sistema Nordeste del Isábena, y que posiblemente se depositaron durante el Ilerdiense medio 1. Esta asignación cronoestratigráfica coincide con los autores citados más arriba (Cuevas-Gozalo *et al.*, 1985, Samsó y Tosquella, 1988).

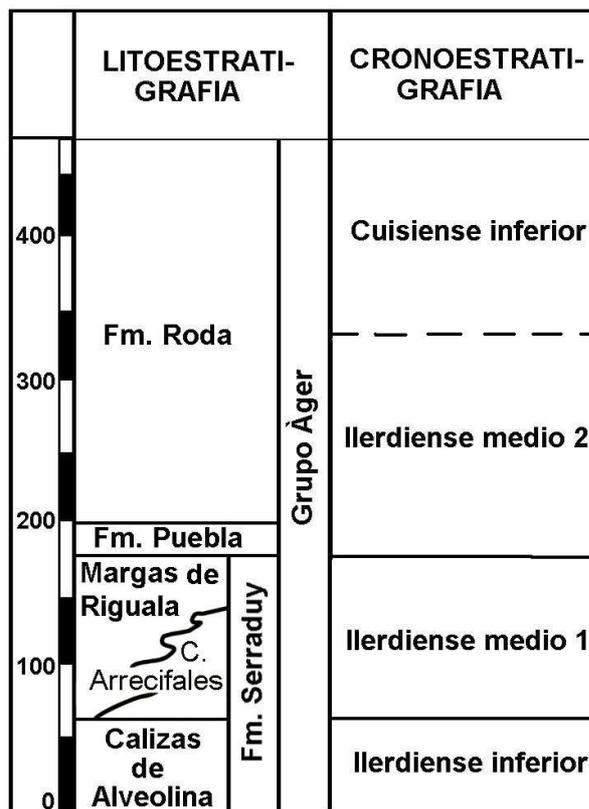


Fig. 4.-Sección estratigráfica de la zona de estudio. Simplificado de Serra-Kiel *et al.* (1994)

ICNOTAXONOMÍA

Los bivalvos perforadores de substratos leñosos pertenecen a la familia de los Foládidos o a la familia de los Teredínidos. Sólo los Teredínidos recubren las paredes de la perforación generando un tubo calizo. Este tubo proporciona un lugar de anclaje para los músculos retractores de los sifones y las paletas, y protege las partes blandas del animal durante la ocupación del substrato leñoso, o incluso después de la descomposición del substrato.

La asignación de los tubos o revestimientos calcáreos a la Icnotaxonomía ha sido controvertida pues estrictamente hablando, los tubos calcáreos son secreciones del cuerpo del molusco como las valvas. Kelly & Bromey (1984) propusieron que los revestimientos calcáreos asociados a las perforaciones de *Teredolites*, se consideraran fósiles del cuerpo, y no icnofósiles. Estos autores incluyeron los tubos calizos en el grupo informal denominado *Teredolithus* propuesto por Bartsch (1930). Este nombre colectivo se propuso para incluir muchos registros fósiles de indeterminadas especies pertenecientes a géneros tales como *Teredo* y *Kuphus*.

Sin embargo otros autores como Savrda & Smith (1996) argumentaron a favor de la inclusión de estos tubos en la Icnotaxonomía. Precisarón estos autores, y creemos que acertadamente, que la presencia

y el carácter de los revestimientos de caliza, por sí mismos proporcionan poca información taxonómica por debajo del nivel de familia, y también que la forma de estos revestimientos puede ser más una consecuencia del comportamiento del organismo que de caracteres taxonómicos. Otros trabajos más recientes (Pickerill *et al.*, 2003) están de acuerdo con esta interpretación y también consideran los tubos calcáreos como icnofósiles. Se ha de tener presente que la taxonomía de los Teredínidos se basa en los caracteres de las partes blandas, y de las paletas, que son pequeñas piezas calizas situadas en la base de los sifones y que normalmente no fosilizan pues son muy pequeñas y frágiles.

La formación de estos tubos comienza después de que la larva del bivalvo realiza un orificio en la superficie del tronco y penetra en su interior. El animal avanza raspando el interior del leño con la parte anterior de las valvas, realizando un agujero más o menos cilíndrico. Al mismo tiempo que avanza el animal, el manto segrega una capa de caliza que reviste el interior del agujero generando el tubo que es un molde del propio agujero. Las ornamentaciones de la superficie del tubo, y que describimos más abajo (los bioglifos), son moldes de las huellas que las valvas cincelan en la superficie interior del agujero a medida que avanza perforando el leño (fig. 7E). Es decir, los revestimientos calcáreos de las perforaciones son moldes de las perforaciones, y por lo tanto la ornamentación externa y la forma del tubo son características que estudia la Icnología.

Se podría alegar en contra de la consideración como icno del revestimiento calizo, que la forma que adopta la valva inferior de un ostreido (xenomorfismo), al adaptarse a la superficie irregular del substrato, también es un molde de esta superficie y no por esa razón se considera un icno. Pero la comparación es incorrecta ya que el teredínido, a diferencia del ostreido, primero perfora, genera el agujero que es un icno, y después lo reviste con una capa calcárea que constituye el molde del icno. En la fig. 7E pretendemos ilustrar este comportamiento secuencial en el que el animal primero perfora y después reviste.

Debido a la ausencia de restos del hipotético leño que hizo de substrato en los materiales del Barranco de Ramals, barajamos la opción, para estos materiales, de que los tubos se adscribieran al icnogénero *Gastrochaenolites* que tienen una morfología semejante. Lo descartamos porque este icno se asocia a substratos más o menos consolidados y generalmente a rocas calizas. En un substrato tan homogéneo y extenso como un fondo de margas, no parece que tenga lugar una agrupación tan densa y tan numerosa de bivalvos perforadores. Además se desconocen en *Gastrochaenolites* las bifurcaciones propias de *Teredolites longissimus* (fig.9). Tiene más sentido pensar que los perforadores de nuestro estudio, que se agrupan en una densa colonia, han colonizado un substrato de diferente naturaleza que la del medio sedimentario en el que los hemos hallado. Queda descartada la hipótesis de tubos calizos de especies de la familia Gastrochaenidae, que perforan fondos fangosos, por la distinta forma que presentan los tubos de esta familia (sobre todo en su parte proximal), por la falta de bifurcaciones, por la falta de callos o de pseudocallos y por la baja densidad de sus poblaciones en comparación a la densidad de los tubos de los materiales que presentamos. Además, al comparar nuestros ejemplares con los determinados por Vidal (1882) y Abad *et al.* (1998) como *Eufistulana chiaae*, de la familia Gastrochaenidae, todos encontrados en el Luteciense marino de Cataluña, hemos comprobado que la ornamentación de los tubos en los ejemplares de estos autores es helicoidal, y en cambio en nuestro material la ornamentación está formada por trayectorias circulares y aproximadamente paralelas entre sí.

Tampoco hemos encontrado ninguna posibilidad de confusión con las perforaciones de Gastrochaenidae, en substratos carbonáticos, estudiadas por Savazzi (1980) y pertenecientes a diversos periodos y taxones de la región del Véneto (NE de Italia).

Muy relacionado con el problema de la adscripción a la Taxonomía o a la Icnotaxonomía está la interpretación sobre si el substrato fue el propio fondo marino (substrato autóctono) o un leño (substrato alóctono). Como se describe más adelante, la icnoespecie *Teredolites longissimus* se genera al perforar un bivalvo substratos leñosos, lo que le confiere al icno unas determinadas características descritas en su diagnosis (*vide infra*). Ha sido decisivo para decantarnos por un substrato leñoso en los materiales del Barranco de Ramals los siguientes datos:

1) El hallazgo de un bloque con *Teredolites longissimus* con matriz margo-carbonosa (substrato de origen orgánico), en el yacimiento de Riguala (4 km al E del Barranco de Ramals y en la misma unidad litoestratigráfica) presentando la misma morfología que los materiales del yacimiento del Barranco del Ramals y que al ser los más abundantes y mejor conservados, son los que se describen en este trabajo.

2) La observación, en los materiales del yacimiento del Barranco de Ramals, de que la mayoría de perforaciones del bloque principal (el único que hemos podido averiguar *in situ* su posición de enterramiento) comienzan en la superficie inferior y se dirigen hacia arriba (fig.8, y fig. A, Lámina I,) lo que no tendría sentido en un sustrato de fondo marino de cualquier litología. Además la superficie inferior, de donde arrancan estos tubos, tiene una curvatura aproximadamente convexa, como la periferia de un tronco (fig. 8). También hemos observado este dato en el bloque nº 3.

Otros datos que se ajustan más a la hipótesis de un sustrato leñoso es la presencia de numerosas bifurcaciones (fig. 9), la formación de pseudocallos (figs. 7, 9 y Lámina I fig. B y C) la forma sinuosa o contorneada de los tubos, características que se presentan en los teredínidos xilófagos. Más adelante proponemos una hipótesis para explicar la ausencia de restos de leño, en los materiales del Barranco del Ramals, en concordancia con las hipótesis propuestas por otros autores que estudiaron materiales semejantes a los nuestros (Plaziat, 1984, Pickerill & al. 2003).

Ichnogénero *Teredolites* Leymerie, 1842

Ichnoespecie tipo: *Teredolites clavatus*, Leymerie, 1842.

Diagnosis: Reproducimos la diagnosis de Pickerill *et al.* (2003) y se aceptan las rectificaciones y enmiendas que realizaron Kelly & Bromley, 1984 y Svrda & Smith (1996): *Agujeros en forma cilíndrica y alargada ensanchándose progresivamente hacia el extremo proximal, generalmente revestidos internamente; se encuentran a menudo, pero no siempre, asociados a sustratos leñosos; región del cuello no separada de la cámara principal; secciones transversales en todos los tramos más o menos circulares; bifurcados o sin bifurcar.*

Ichnoespecie *Teredolites longissimus* Kelly & Bromley, 1984

Diagnosis: *Teredolites* predominantemente paralelos a la dirección de la fibra del sustrato leñoso, teniendo una relación longitud/anchura normalmente superior a 3. Generalmente tienen forma sinuosa o contorneada.

El material que se presenta se adscribe a esta ichnoespecie. La característica “crecimiento predominantemente paralelo a las fibras del leño”, es dudosa para reconocer aquellos icnos en los que no se conserva el sustrato leñoso como es el caso de los materiales de uno de los dos yacimientos que presentamos en este trabajo, pero al disponer de abundante material y en buen estado, aportamos datos que apuntan a este tipo de sustrato.

El material que se estudia consta principalmente de agujeros rellenos de matriz margosa y revestidos internamente de una lámina caliza. Este revestimiento forma un tubo, y todos los datos biométricos y morfológicos se han tomado a partir de estos tubos. Los tubos son contorneados y algunos presentan bifurcaciones.

Material: El material estudiado consta de nueve bloques de margas repletos de tubos calizos rellenos de matriz. También consta de perforaciones huecas en cuyas paredes han quedado impresas las ornamentaciones de los tubos que alojaban (fig. A Lámina I). Los materiales pertenecen a dos yacimientos:

- 1) Ocho bloques procedentes del Barranco de Ramals, a 1 km al Norte de La Puebla de Roda, registrados en el Museo Geológico del Seminario de Barcelona con el número 67.752.
- 2) Un bloque procedente de Riguala, a 4 km al NE de La Puebla de Roda, registrados en el mismo museo con el número 67.753.

Los materiales del Barranco del Ramals són los más abundantes y son los que se han utilizado para la descripción de la morfología de este icno. En este yacimiento se han recuperado 8 bloques de tubos abigarrados incluidos en una matriz margosa y rellenos de este mismo material. El bloque principal (fig.A, Lám.I), el único que se conoce en su posición de enterramiento, tiene las siguientes dimensiones: 25 x 10 x 7 cm. Los demás bloques (numerados del 1 al 7) van desde el más pequeño con 7 x 6 x 4 cm. (el nº 1), hasta el mayor con 14 x 13 x 6 cm. (el nº 3).

Este conjunto formaba en el yacimiento un alargado lentejón de 2,80 m orientado de NW a SE, con un espesor máximo de 15 cm. en el centro, y una profundidad de 7 cm. en este sector. El lentejón yacía concordante con las capas infra y suprayacente y afloraba en la pendiente del margen derecho del barranco del Ramals.

La mitad izquierda del conjunto, de unos 1,30 m, se reducía a unos pocos fragmentos de tubos sueltos y muy espaciados. De este lado del yacimiento, se han recuperado 7 bloques que se encontraban desprendidos unos decímetros más abajo, como material de derrubio. De la mitad derecha del lentejón, de unos 1,50 m, hemos extraído el bloque principal, del que conocemos su posición de enterramiento (fig. A, Lám. I y fig. 8).

Los materiales del yacimiento de Riguala están formados por un bloque de color negro (11 x 6 x 5 cm) compuesto de tubos calizos inmersos en una matriz marga-carbonosa. El color del bloque se debe a la carbonización del leño que hacía de substrato a los teredínidos.

Descripción: Se utilizará los materiales del yacimiento del Barranco de Ramals por ser los más abundantes y por contener un bloque en el que se pudo anotar su posición de enterramiento. Este último dato ha sido muy importante para deducir aspectos tafonómicos e icnotaxonómicos. Como ya hemos avanzado, el bloque del yacimiento de Riguala presenta unos icnos con la misma morfología.

Los tubos calizos rellenos de marga se encuentran muy apretados, dejando entre sí el mínimo espacio que permite el empaquetamiento de las formas cilíndricas. Los tubos, en realidad, tienen forma troncocónica ya que el grosor de éstos aumenta progresivamente desde el extremo distal al proximal (Fig 7A,B). Presentan los tubos una disposición principalmente paralela entre sí, y la mayoría se sitúan perpendicularmente a la superficie de estratificación en el bloque principal, que es el único encontrado en posición de enterramiento. En el bloque 3 la disposición es aparentemente caótica (Lámina I fig. E)

Los tubos son rectos en algunos tramos y en otros sinuosos. También hemos encontrado numerosos tubos bifurcados (fig. 9). El poco espacio que queda entre los tubos, y el interior de éstos, está colmatado de marga con abundante presencia de glauconita.

a) *Ornamentación.* Los tubos presentan en sus superficies externas un relieve en forma de anillos subparalelos entre sí y con trayectorias irregulares (figs. B, C, Lámina I). Cada anillo en realidad está formado por un microescalón. Estos relieves son como minúsculas plataformas o salientes subperpendiculares a la superficie del tubo (fig 7C-D). La orientación de estos salientes es constante, y siempre está dirigida hacia la parte anterior del tubo o extremo proximal, donde se sitúa el *pseudocallo* (figs. 7D y 9B, Lámina I, figs. C y D). Esta orientación constante nos ha servido para encontrar el sentido del crecimiento o polaridad de cada tubo, y por consiguiente, el avance de la perforación, aunque el fragmento de tubo no conserve el *pseudocallo*. Se ha aprovechado este dato para observar la distribución espacial el sentido de crecimiento de los individuos de la población de *Teredolites longissimus*, así como la trayectoria del animal en las bifurcaciones (fig. 9) y la polaridad en los tubos aislados.

Se denominará a esta ornamentación “bioglifos”, en el sentido que le da Bromley (1984). El bioglifo sería el rastro que dejan los picos o salientes del borde anterior de las valvas en su acción de raspar para avanzar dentro del substrato leñoso. Al mismo tiempo que el bivalvo raspa y avanza, su manto segrega la capa caliza que reviste las paredes de la perforación formando los tubos. En la superficie externa de estos tubos quedaría registrado un molde de la huella (bioglifo) que deja el bivalvo en la madera al raspar (fig 7C,D; Lámina I figs. B, C.).

Se ha descartado el término “xenoglifos” (también empleado por Bromley, op. cit., pero en *Teredolites clavatus*), y por consiguiente también se descarta otra interpretación de este relieve, ya que este término se utiliza para explicar la ornamentación superficial de los tubos debida a la disposición de las fibras leñosas en el seno de la madera, ya que *Teredolites clavatus* avanza perpendicularmente a la dirección de estas fibras. En el material estudiado la pauta que presenta la ornamentación no parece ajustarse a esta última interpretación pues hemos observado en numerosos tubos que cambian su sentido de crecimiento (Lámina I, fig. B), que la orientación de la ornamentación no puede reflejar la dirección de las fibras leñosas, que en los troncos es constante y longitudinal.

El número de bioglifos por unidad de longitud es variable, pero la media obtenida en el estudio de segmentos de distinto grosor es de 7 bioglifos por centímetro. Se ha encontrado una diferencia de

densidad de los bioglifos en función del diámetro del tubo: En fragmentos de entre 4 y 6 mm de diámetro la densidad es de 6 bioglifos por centímetro, y en fragmentos de entre 3 y 4 mm de diámetro la densidad es de 8 bioglifos por centímetro. Los datos, aunque estadísticamente insuficientes, sugieren que el individuo adulto genera bioglifos más espaciados, es decir, que el individuo adulto realiza menos bioglifos, por unidad de longitud, que el más joven. Una explicación a esta distribución podría ser que entre bioglifos adyacentes el bivalvo excava el leño para digerir la celulosa y que cuando acaba esta excavación, más o menos continua, habría un breve intervalo de reposo en el que el bivalvo aprovecharía los nutrientes para crecer. A continuación el animal excavaría el siguiente segmento de tubo pero ya con las valvas algo más desarrolladas, lo que implicaría un crecimiento en grosor del tubo. En los individuos jóvenes habría más episodios de desarrollo o engrosamiento del animal, y a más edad, los episodios de engrosamiento estarían más espaciados. Se sugiere provisionalmente, a falta de estudios comparativos, que la densidad de los bioglifos y el grado de fosilización de éstos pueden depender de la dureza del substrato leñoso.

A lo largo de muchos tubos se observan curvas o recodos, que son cambios en el sentido del avance del animal en el substrato. En los recodos la distribución de los bioglifos a ambos lados del recodo es desigual. En concreto en el lado convexo, los bioglifos están más espaciados, y al contrario, en su lado cóncavo más apretados (fig. 7, C y Lámina I, fig. B.). Se interpreta esta desigual densidad de bioglifos en un mismo recodo como el desigual esfuerzo que el animal realiza para provocar un giro. Es decir, para que el tubo cambie de sentido el bivalvo rasparía con más intensidad en el lado convexo (lado de más recorrido) que en el lado cóncavo (de menor recorrido).

Algunos tubos presentan una superficie lisa, es decir, sin ninguna ornamentación. Generalmente esta característica se ha encontrado asociada a una mayor recristalización de los tubos.

b) Datos biométricos de los tubos. Se entiende por “diámetro del tubo” en este trabajo, el diámetro exterior del cilindro, es decir, el que abarca el grosor de la pared del tubo y el diámetro interior o agujero del tubo, que en nuestros materiales están rellenos de margá. A medida que el animal avanza en el substrato crece el tamaño del animal, y este crecimiento implica un aumento del diámetro del tubo. Este dato también nos servirá como criterio, junto a la orientación de los bioglifos y la presencia de pseudocallo (*vide infra*), para hallar la polaridad o el sentido del crecimiento de cada tubo. El diámetro más pequeño que se ha observado mide 0,81 mm, y el más grande 10 mm.

En la tabla 1 se expone las medidas realizadas en fragmentos de tubos de diferentes grosores. Para cada fragmento (fig. 7F) se ha calculado un coeficiente de crecimiento (G) a partir del diámetro mayor (D, en el extremo proximal), del diámetro menor (d, en el extremo distal) y de la longitud del fragmento (L). Este coeficiente es un indicador de la velocidad de engrosamiento del tubo:

$$G = [D - d] / L \quad [1]$$

Los datos de la columna D (diámetro mayor) y d (diámetro menor) están ordenados de menor a mayor. Se ha calculado el coeficiente de crecimiento que se muestra en la columna G.

D	d	L	G
2,67	2,04	10,45	0,061
2,86	2,08	19,76	0,039
3,78	2,56	21,00	0,058
4,42	2,86	39,00	0,040
4,68	3,64	30,00	0,034
5,07	4,29	26,52	0,029
5,33	4,42	38,50	0,023
6,24	5,07	34,50	0,034
8,45	8,06	19,5	0,02

Tabla 1. Biometría de 10 fragmentos de tubos de *Terdolites longissimus*. Datos expresados en mm. D: Diámetro proximal (medido en el extremo más cercano a la zona proximal); d: Diámetro distal (medido en el extremo más lejano al extremo proximal); L: longitud del fragmento; G: coeficiente del incremento del diámetro del tubo.

Como se puede observar en la tabla 1 el coeficiente G disminuye a medida que el grosor del tubo aumenta (D o d).

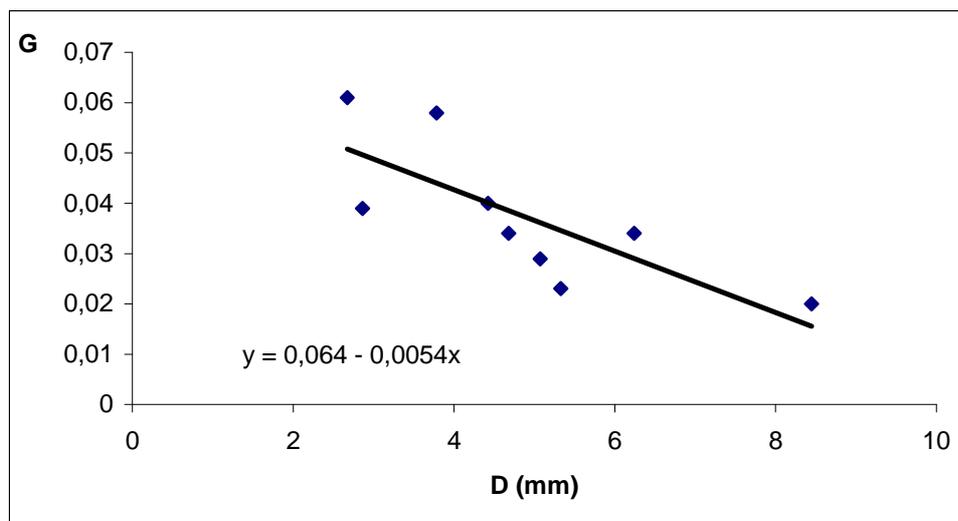


Fig. 5.-Gráfica con recta de regresión de la variable diámetro de los tubos (D, diámetro proximal) sobre la variable coeficiente de crecimiento (G).

Se ha calculado el coeficiente de correlación entre la variable “diámetro de los tubos” y la variable “coeficiente de crecimiento”. Se puede observar en la figura 5 que la correlación es negativa. A medida que el diámetro del tubo crece, el coeficiente de crecimiento o velocidad de engrosamiento lo hace a una velocidad cada vez menor.

Como el crecimiento del diámetro del tubo debe seguir la misma pauta de crecimiento que la del bivalvo, se cree que los datos de la tabla 1 se ajustarían mejor a una curva exponencial (fig. 6), la cual expresaría mejor el comportamiento de la variable crecimiento de la longitud o grosor del tubo en función del tiempo. Este tipo de curvas de tipo asintótico, que siguen el modelo Bertalanffy, han sido muy empleadas para representar el crecimiento de muchos organismos (Margalef, 1977, p. 583). Como que en nuestro estudio es imposible medir las variables dimensionales en función del tiempo creemos que una curva exponencial en la que la variable independiente “tiempo” sea sustituida por un parámetro conocido como el diámetro (que aumenta con el tiempo) y la variable dependiente sea la longitud del tubo, podría ajustarse bastante bien a la pauta de crecimiento de *Teredolites longissimus*.

Si en la ecuación [1] se considera que el diámetro menor "d" en un primer momento (justo cuando la larva infecta el tronco) es nulo nos quedaría:

$$G = D / L$$

Si se toma como variable dependiente la inversa del coeficiente de crecimiento G entonces:

$$1/G = L/D$$

La inversa de G es un parámetro que refleja más directamente la longitud de los tubos y la curva exponencial tendría la forma que indica la gráfica de la fig. 6.

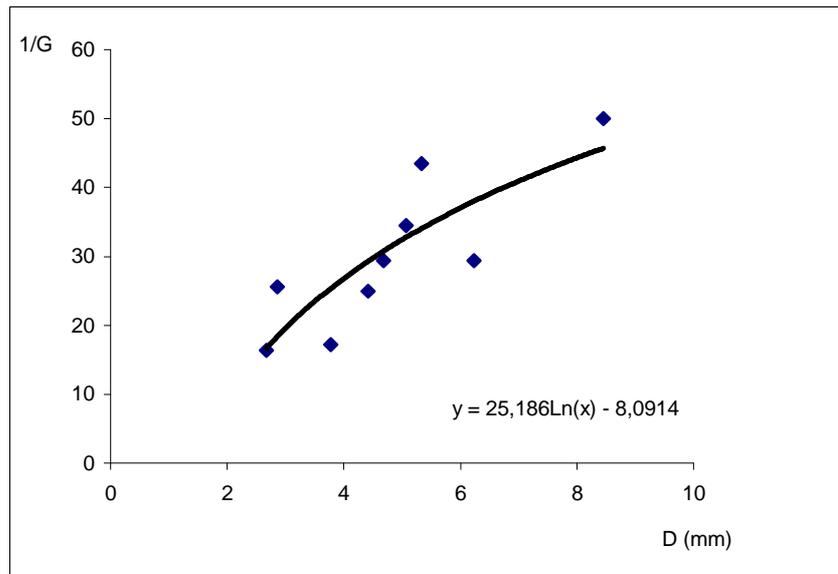


Fig. 6. Curva exponencial del crecimiento de los tubos de *Teredolites longissimus* en la que la variable independiente es el diámetro de éstos, y la variable dependiente es el inverso del coeficiente de crecimiento que a su vez es un parámetro dependiente de la longitud. La ecuación de la curva está insertada en la gráfica.

Si se considera que el tubo más grueso que se ha encontrado tiene un diámetro de 10 mm, y si se da por bueno el ajuste de los datos a la curva de la fig. 6, podemos deducir que los individuos con este diámetro han llegado a construir tubos que alcanzaron como mínimo el medio metro.

De acuerdo con Margalef (1977) la curva de crecimiento de un organismo no es una característica de la especie sino de la población, por lo que esta curva sólo nos permitirá comparar pautas de crecimiento entre distintas poblaciones de *Teredolites longissimus*. Estas pautas se podrán correlacionar en futuros estudios con otras variables como la densidad de población o características paleoambientales.

Prácticamente el grosor de las paredes de los tubos, independientemente de su diámetro, es de ¼ de mm. En unos pocos tubos se ha observado grosores superiores pero creemos que es una consecuencia de una mayor recristalización de éstos.

c) *El pseudocallo*. El callo es una protuberancia semiesférica del pie del bivalvo situada en la parte anterior de la abertura de las valvas. Esta protuberancia puede fosilizar, y es una característica propia de las subfamilias Martesiinae y Jouannetiinae, ambas pertenecientes a la familia Pholadidae, siguiendo los criterios taxonómicos de Turner (1969). Pero como indica Turner (*op. cit.*) se pueden formar moldes internos y de aspecto semiesférico en la parte anterior de las valvas sin que sean auténticos callos. El criterio para saber si una forma semiesférica al final de un tubo es un auténtico callo está en la presencia de un surco central que divide el callo en dos mitades. Como en nuestro material no se ha encontrado esta división denominaremos a estas formas pseudocallos (fig. 7D, fig. 9A-B, y Lámina I, figs. B, C). No obstante aunque estas estructuras no sean verdaderos callos, nos han permitido disponer de un criterio adicional para conocer el sentido de crecimiento de algunos tubos ya que también esta protuberancia se localiza en la parte anterior o proximal de los tubos.

Se ha podido medir dos parámetros del pseudocallo en dos fragmentos. Se ha creído interesante exponer los datos aunque no sean estadísticamente significativos. Se define el parámetro *h* como la altura del arco que forma el perfil del pseudocallo, y *c* la cuerda de este arco, que coincide con el diámetro del tubo en las proximidades del pseudocallo (fig. 7D). En la tabla 2 se exponen los datos de los dos ejemplares.

c	h
7,8	2,08
8,37	1,89

Tabla 2. Biometría del pseudocallo. c: longitud de la cuerda del arco; h: altura del arco. Medidas expresadas en mm. Léase texto y véase la fig. 7D.

En la tabla 2 se observa que al pseudocallo con más altura le corresponde un diámetro más pequeño, y que aproximadamente la altura del pseudocallo en ambos es el doble de sus diámetros respectivos.

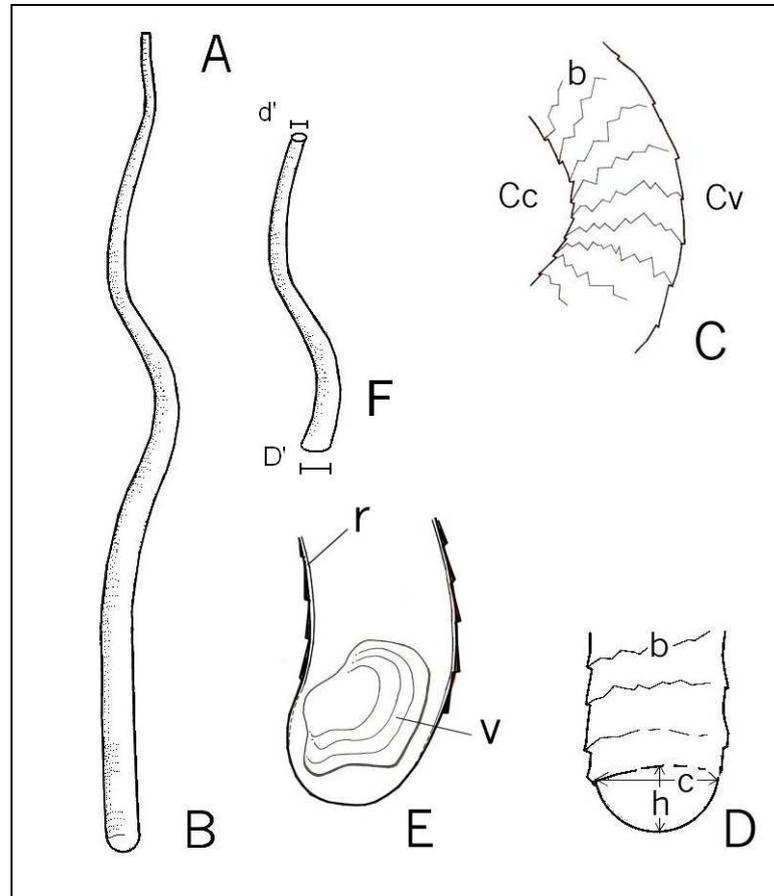


Fig 7. Reconstrucción esquemática de *Teredolites longissimus*. A: extremo distal; B: extremo proximal; C: detalle de un recodo; b: bioglifo; Cc: lado cóncavo del recodo; Cv: lado convexo del recodo; D: detalle del extremo proximal con pseudocallo; h: altura del pseudocallo; c: cuerda o anchura de la base del pseudocallo; b: bioglifo; E: Posición de las valvas en el extremo proximal: r: revestimiento calcáreo; v: valva izquierda. F: Esquema de un fragmento con indicación del diámetro proximal D', y del diámetro distal d' (D' siempre es mayor que d'). La figura E modificada de Kelly (1988).

d) *Distribución espacial del sentido de crecimiento*. En la mayoría de bloques se observa un sentido preferente del crecimiento, y por consiguiente una disposición subparalela de los tubos, aunque en algunos bloques el crecimiento es aparentemente caótico con numerosos tubos contorneados (Lámina I fig. E). Se ha interpretado esta última distribución atípica como consecuencia del cambio de sentido de las fibras del leño justo en la conjunción de una rama con el tronco, o como el lugar cercano al centro del leño donde los tubos cambian el sentido del avance para seguir el sentido de las fibras. Una distribución caótica semejante a la nuestra la observa Murray *et al.*, (2004) en la conjunción de una rama en un tocón varado en el fango de la zona intermareal de la bahía de Willapa (océano Pacífico de la costa canadiense).

Se han conservado en algunos bloques algunas superficies convexas en las que abundan las secciones de tubos de pequeño diámetro, lo que viene a indicarnos que en estos planos se iniciaron las perforaciones (fig. 8). Es de destacar la posición inferior de una de estas superficies en el bloque principal (Lámina I, fig. A), que es el único que se ha estudiado en posición de enterramiento, lo que nos proporciona información indirecta sobre la naturaleza del substrato (*vide supra*).

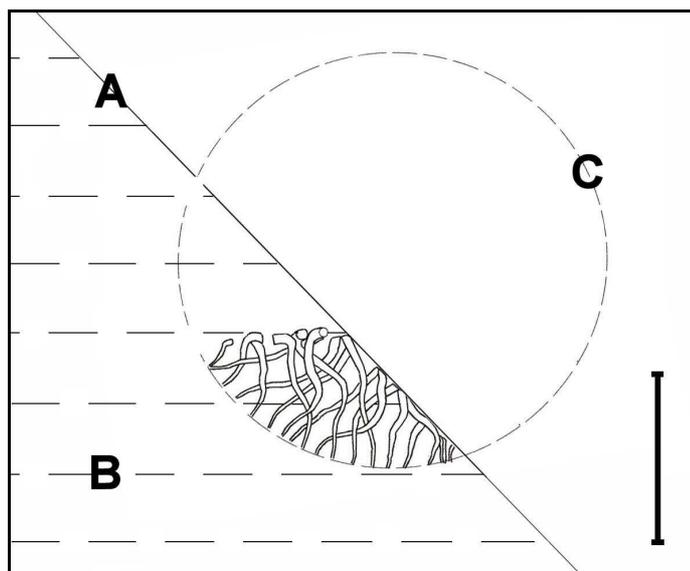


Fig. 8.-Esquema de la sección transversal del bloque principal. A: Plano de la superficie erosiva del yacimiento . B: Materiales margosos en los que yacía la colonia de *Teredolites longissimus*. C: La línea discontinua reconstruye el perímetro del leño a partir de la curvatura que presenta el bloque con *Teredolites longissimus* . Se deduce un diámetro de unos 25 cm. El segmento representa 10 cm.

En el bloque principal (estudiado *in situ*, fig. 8 y Lámina I fig. A) se observa la distribución predominantemente paralela y normal a una superficie cóncava. Algunos tubos de este bloque cambian de sentido en la parte superior del bloque para colocarse casi horizontalmente. Esta observación concuerda con la tendencia que tienen los *Teredolites longissimus* a colocarse paralelamente a las fibras del leño. Como hemos indicado en las “notas icnotaxonómicas” los tubos de este bloque nacen en la parte inferior que tiene forma cóncava como la superficie interior de un tronco (fig. 8). Este mismo dato se ha observado en el bloque nº 3 aunque este yacía como derrubio más abajo de su posición original en el yacimiento.

e) *Las bifurcaciones.* Se ha encontrado numerosos tubos bifurcados (fig. 9). La presencia de estas bifurcaciones se ha interpretado, siguiendo la propuesta de Savrda *et al.* (1996), como una consecuencia de la colonización masiva de un substrato por parte de los teredínidos. La alta densidad poblacional aumentaría la probabilidad de colisiones entre los individuos de la colonia. Después de un choque entre un individuo que avanza y el tubo de otro, se produciría un cambio el sentido del avance, generando unas formas que recuerdan las ramas de un arbusto. Se descarta que sean producto de una colisión y fusión de tubos entre dos individuos, lo que daría lugar a una formas falsamente bifurcadas, ya que se puede observar que el sentido del crecimiento es continuo para las dos ramas. Es decir, observando la orientación de los bioglifos, como criterio para conocer el sentido del crecimiento, se comprueba que es un mismo individuo que cambia su sentido de avance (fig. 9B). Además no se ha encontrado en las formas bifurcadas una rama más gruesa que la otra sino que aproximadamente tienen siempre el mismo diámetro, lo que concuerda con la hipótesis del cambio de sentido de un mismo individuo.

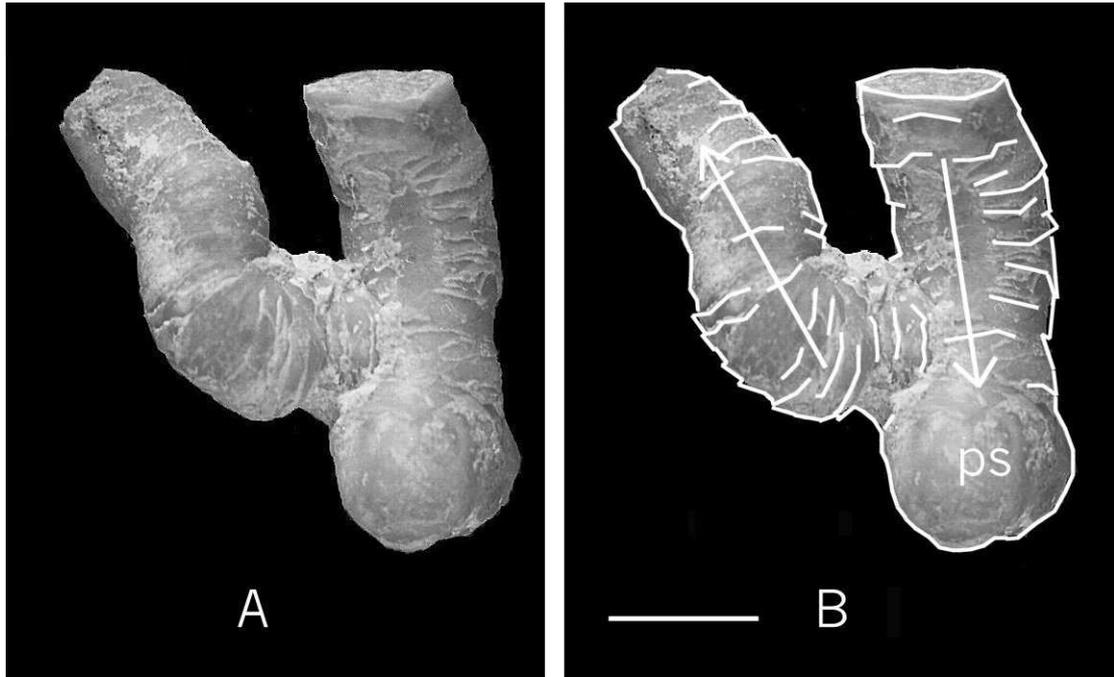


Fig.9.-A: Bifurcación en *Teredolites longissimus*. B:interpretación de la figura anterior con el perfil y los bioglifos resaltados; ps: pseudocallo. Las flechas indican la polaridad o el sentido del crecimiento del tubo bifurcado. El segmento representa 5 mm.

Otra característica que refuerza el dato de una elevada densidad de individuos en la colonia de nuestro estudio es la presencia de muescas ovaladas en la superficie de los tubos que se han interpretado como marcas que se formaron por la presión de contacto entre tubos contiguos.

f) *Los sifones*. En las figuras D y F de la Lámina I se pueden ver, en el interior de los tubos, formas circulares que sólo hemos observado en tubos de diámetro pequeño. En la figura D, se observan dentro de cada tubo dos círculos secantes que podrían corresponder a los sifones inhalante y exhalante del bivalvo. Por la morfología de las secciones se deduce que eran sifones parcialmente soldados, y la circunstancia de que sólo se ha observado en tubos de pequeño diámetro nos sugiere que los sifones podrían encontrarse sólo soldados parcialmente cerca del extremo distal de los tubos.

También en la figura F de la Lámina I se pueden ver, en la sección transversal de un tubo de pequeño diámetro, los dos sifones separados, y entre ellos una línea ondulada en forma círculo comprimido en el centro, que se podría pertenecer a la sección de un órgano situado entre los dos tubos como branquias o gónadas, aunque los datos son insuficientes para asignarles con seguridad un órgano determinado. También podría tratarse de un fenómeno de separación de membranas durante la recristalización.

RESUMEN DE LAS APORTACIONES AL CONOCIMIENTO DE *TEREDOLITES LONGISSIMUS*

El enfoque icnotaxonómico de los materiales que se presentan permite describir en detalle unos datos que servirán para caracterizar con más precisión a *Teredolites longissimus*. Se resume a continuación estos datos:

En cada fragmento de tubo se pueden encontrar la polaridad o el sentido de su crecimiento con tres criterios diferentes. Como que los tubos aumentan su diámetro a medida que el animal avanza en el sustrato, el extremo más grueso es el polo o la parte proximal, es decir, la más cercana al animal si el tubo se encontrara completo y con el bivalvo en su interior (figs. 7A,B,E). También se puede averiguar la polaridad conociendo la orientación de los bioglifos. Los salientes de estas ornamentaciones de la superficie de los tubos siempre señalan hacia la parte anterior o proximal del tubo (fig. 7C,D,E y fig. 9). Por último si el tubo que se estudia presenta pseudocallo, éste siempre se encontrará en el extremo proximal (figs. 7ED y Lámina I, figs. B y C).

Por la forma y orientación de los bioglifos se deduce un mecanismo para explicar su formación. Se propone que el animal al excavar en el substrato con los picos anteriores de sus valvas raspa con movimientos circulares generando unos relieves en la cara interior de la perforación. Al revestirse esta cara interior de una capa de caliza, los bioglifos se constituirían en moldes de estos relieves (fig. 7C,D,E y Lámina I figs. B,C).

La densidad de los bioglifos varía en proporción inversa al diámetro del tubo. A más diámetro menos densidad de bioglifos. Esta observación nos sugiere un comportamiento excavador diferente en jóvenes y adultos. En los individuos más jóvenes la actividad excavadora es superior, posiblemente debido a una tasa metabólica superior en esta fase del desarrollo.

La densidad de los bioglifos también es diferente en las curvas de los tubos. En el lado convexo es menor que en el cóncavo (fig. 7C). Se interpreta esta desigualdad como resultado de una actividad excavadora desigual a ambos lados de la perforación cuando el animal ha de cambiar de sentido en su avance. Excavaría con más intensidad en el lado cóncavo para provocar el giro hacia ese lado.

El coeficiente de crecimiento que ha sido definido es un parámetro que refleja el grado de incremento del diámetro del tubo a lo largo de su longitud, o lo que es lo mismo a lo largo de la vida del animal. A partir de los datos biométricos se deduce que el animal crece en grosor más rápidamente en sus fases juveniles. Esta última conclusión está en concordancia con la anterior observación en la que se sugería que las fases juveniles tienen más densidad de bioglifos posiblemente debido a una tasa metabólica superior.

Las bifurcaciones son una consecuencia de la elevada densidad de población en la colonización del substrato leñoso.

La hipótesis de un substrato leñoso, en los materiales del Barranco de Ramals, es sugerida, en parte, por la curvatura convexa de la cara enterrada del bloque principal, de donde nacen numerosos tubos (fig. 8). La curvatura de esta superficie nos permite inferir un diámetro de unos 25 cm para el leño. La presencia de matriz carbonosa en el bloque del yacimiento de Riguala confirmaría el substrato leñoso de estos bivalvos.

INTERPRETACIONES TAFONÓMICAS Y PALEOAMBIENTALES

Como hemos indicado en las “*Notas icnotaxonómicas*”, todos los datos apuntan a que los agentes constructores de los tubos fueron bivalvos perforadores de material leñoso y pertenecientes a la familia Teredinidae.

La Biología de los teredínidos es bastante conocida ya que son los causantes de importantes pérdidas económicas en las construcciones navales y portuarias. Tienen una repartición geográfica mundial y atacan el material leñoso sumergido en el mar o en los estuarios. Algunas especies pueden sobrevivir en aguas salobres. Las larvas son planctónicas y son específicamente atraídas por la madera. Como los teredínidos son incapaces de metabolizar la madera han de vivir en simbiosis con bacterias celulolíticas. Estas bacterias se han encontrado alojadas en la glándula de Deshayes, glándula anexa al tracto digestivo, también en las branquias, en sus ovarios y en los huevos. Se ha comprobado que la bacteria endosimbionte puede transmitirse a los descendientes de modo vertical (a través de los huevos) o de modo horizontal a través del ambiente.

Las larvas realizan un orificio de apenas 1 mm en la superficie del leño para penetrar en su interior. Se desarrollan dentro del substrato leñoso, y el bivalvo avanza perforando la madera para alimentarse de ésta. Al principio el avance es perpendicular a la superficie del leño y después sigue la dirección de crecimiento de éste. El manto del bivalvo segrega una capa caliza que tapiza el interior del tubo, el cual le sirve de protección y superficie de anclaje para los músculos retractores de los sifones y las paletas.

Conociendo la biología de estos xilófagos se puede reconstruir el ambiente en el que se produjo la colonización del leño. Sería un ambiente litoral próximo a la costa. El leño infectado, que puede ser un tronco o una raíz, sería arrastrado por las corrientes hasta el mar abierto. Otra posibilidad es que se tratara de un árbol enfermo de un manglar, y la infección tuviera lugar *in situ*. Otro posible escenario de la

colonización del leño nos lo proporciona Murray *et al.* (2004) que encuentran tocones medio enterrados en el fango de la zona intermareal de la bahía de Willapa (océano Pacífico de la costa canadiense) infectados de *Teredolites longissimus*. En cualquier caso, como la densidad de los tubos en nuestro material de estudio, es muy alta, hemos de imaginar que el leño permaneció un tiempo varado para dar lugar a esta elevada ocupación por parte de las larvas de teredínidos.

Para tener una idea de la capacidad destructiva de estos bivalvos se exponen algunos datos que se han obtenido en estudios de teredínidos recientes (Rojas & Severeyn, 1999). Estos autores dejaron anclados, a distintas profundidades, varios troncos en el lago Maracaibo de Venezuela. Estudiaron periódicamente los efectos causados por los teredínidos y concluyeron que durante el primer mes apenas se observaban daños, pero que en el cuarto mes el substrato leñoso estaba completamente destruido.

Siguiendo la reconstrucción de los acontecimientos, nuestro leño infectado de teredínidos en los mares del Eoceno de la cuenca surpirenaica, sería también infectado por microorganismos descomponedores que facilitarían la pérdida de la poca materia leñosa que quedara del antiguo tronco, así como el desmoronamiento de la estructura de los tejidos vegetales. Otros fenómenos de tipo físico-químico ayudarían a la destrucción de la materia leñosa como la hidratación y la acción mecánica del oleaje. La presencia de Glauconita en la matriz de los bloques del yacimiento del Barranco de Ramals es un indicador de la existencia de materia orgánica en descomposición en un ambiente ligeramente oxidante (Corrales, 1977).

El leño arrastrado por las corrientes se hundiría por la elevada densidad que aporta la caliza de los tubos incrustados en la madera (la caliza es unas tres veces más densa que el leño), la pérdida progresiva de materia leñosa y la colmatación de los tubos con agua marina. Ya en el fondo marino el leño se anclaría ligeramente y la parte expuesta a las corrientes y a los depredadores se iría fragmentando y dispersando.

Como hemos indicado más arriba, la colonia de teredínidos formaba en el yacimiento del Barranco de Ramals, un lentejón de una longitud cercana a los 3 metros, un espesor de unos 15 cm., y una profundidad de 7 cm en el bloque principal. Hemos de suponer que las dimensiones originales del leño hundido fueron superiores y que la acción de las corrientes marinas y la actividad de depredadores sobre la parte no enterrada lo desgastaría. El elevado empaquetamiento, junto con la forma sinuosa de los tubos, y las numerosas bifurcaciones mantendrían parte de la estructura de la colonia durante el enterramiento, al mismo tiempo que los espacios situados entre los tubos se colmatarían de sedimentos.

Otro dato que apoya la hipótesis de un leño como substrato, es que la superficie donde se inician la mayoría de tubos en el bloque principal (fig. 8 y Lámina I fig. A, el que conocemos su posición de enterramiento) es la superficie inferior, presentando ésta una curvatura aproximadamente convexa, como la del perímetro de un tronco o raíz.

Plaziat (1984) describe un afloramiento de “*Teredo*” de características muy similares al del Barranco de Ramals, en el Ilerdiense medio de Montlaur (Aude), aunque de menor tamaño y con una densidad de tubos inferior. Como en nuestro material también la materia vegetal ha desaparecido, y ha sido sustituida por materiales margosos. También Plaziat (*op. cit.*) lo interpreta como un fragmento de leño de un tronco o raíz que inicialmente iba a la deriva infestándose de “*Teredo*” y el peso creciente de los tubos calizos y la descomposición de la madera provocaría su hundimiento.

El bloque de Riguala presenta abundante materia carbonosa, lo que nos sugiere que en este caso el leño se enterraría más rápidamente que el leño del Barranco de Ramals dando lugar a la carbonización parcial del substrato debido al ambiente anóxico generado. Es decir, inferimos una velocidad de sedimentación superior en el medio en el que se depositó el leño de Riguala o un evento sedimentario repentino como un enterramiento brusco.

Los datos litoestratigráficos de Samsó (1988) y Tosquella (1988) coinciden con nuestra hipótesis de situar el icno en un ambiente litoral relativamente próximo a la costa ya que los autores afirman que las *margas de Riguala* se formaron en una plataforma media y abierta en un ambiente de plataforma externa fótica. También en coincidencia con nuestra hipótesis Eichenseer (1988) opina que estos depósitos arcillosos pertenecen a un frente deltáico cuya área fuente se situaba en el Sistema Nordeste del Isábena.

Otros registros fósiles de *Teredolites* citados en la bibliografía paleontológica de la cuenca eocénica de Tremp-Graus son:

Gaemers (1978) en su estudio bioestratigráfico, paleoecológico y paleogeográfico de los depósitos marinos de la Fm. Áger de la Cuenca de Tremp (equivalente al Grupo Áger en nuestra zona de estudio, fig. 4) encuentra “perforaciones de Teredínidos” en diversas biofacies. Las perforaciones pertenecientes al mismo nivel cronoeestratigráfico que nuestros materiales (Ilerdiense medio 1), se presentan como elementos alóctonos, y asociadas a la facies de “comunidades de *Turritella*” de las localidades de Gurp y Arén, y a la subfacies de “comunidades de *Patallophyllia*” en Sant Cerni y al Norte de Tremp.

Eichenseer (1988) cita *Teredo* (?) (*sic*) en el frente arrecifal de nuestra zona de estudio, y con el mismo nivel estratigráfico que las Margas de Riguala. Creemos que en realidad son tubos calizos como los que describimos en este trabajo.

Martinius (1995) encuentra *Teredo* sp. en la biofacies de *Mytilus-Spondylus-Cardiidae*, a 1,5 km al sur de nuestro yacimiento pero perteneciente a la Fm. Roda (Ilerdiense medio 2, figs. 3 y 4). Creemos que en realidad se trata de perforaciones revestidas de caliza, pues el material que estudia se hallaba pobremente conservado. El autor asigna esta biofacies a un ambiente sedimentario de poco profundo, submareal y de alta energía. También el mismo autor encuentra fragmentos de leño con perforaciones de *Teredo* sp. en la biofacies Naticid-*Clavilithes* pero en la misma formación y en capas del Cuisiense inferior. Asigna la biofacies a un ambiente sedimentario de bahía, de salinidad normal y a una profundidad comprendida entre 30 y 60 m.

Luterbacher (1970) cita *Teredo*, a unos 30 km al SE de nuestro yacimiento, en capas de edad ilerdiense, y en una facies con abundantes ejemplares del coral *Patallophylla*, y con numerosos moluscos (*Mesalia*, *Cardita*, *Natica* y *Velates*), además de serpúlidos y fragmentos de cangrejos. Deduce el autor que el paleoambiente de la facies debía de pertenecer a fondos fangosos de aguas someras ubicadas entre una bahía y un prodelta y entre 10 y 20 m de profundidad. Según comunicación personal del autor, el material encontrado presentaba una morfología semejante a nuestros materiales pero se componía de fragmentos sueltos.

Por el momento en los bloques con *Teredolites* se ha encontrado un ejemplar del braquiópodo *Terebratulina tenuistriata*, un fragmento de púa de equinoideo, y algunos fragmentos de pequeños bivalvos indeterminados, así como algunos microforaminíferos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Dr. Abad, al Dr. Calzada y al Sr. Farrés la lectura crítica del manuscrito y sus sugerencias. Al Dr. Luterbacher la bibliografía que nos ha prestado y que pertenece a su extensa biblioteca, y al profesor Pickerill de la Universidad de New Brunswick (Canadá) su amabilidad al enviarnos una separata de su trabajo (Pickerill *et al.* 2003), y el reconocimiento de la calidad de los materiales que presentamos en este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

ABAD, A. & CAÑIGUERAL, A., 1998. Contribució al coneixement del bivalve eocènic *Eufistulana chiae* (Vidal, 1882). *Batalleria*, (8), 13-16. Barcelona.

BARTSCH, P. 1930. *Teredolithus*, a new collective group name. *Science*, 71:460-461.

BROMLEY, R. G., PEMBERTON, S.G. & RAHMANI, R.A., 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology. The Society of Economic Paleontologists and Mineralogists and The Paleontological Society*. Vol. 58 (2), pp. 488-498. Kansas.

CORRALES, I., ROSELL, J. SÁNCHEZ DE LA TORRE, L., VERA, J.A. Y VILAS, L. 1977. Estratigrafía. *Ed. Rueda*, 718 pp. Madrid.

CUEVAS-GOZALO, M., DONSELAAR, M.E. & NIO, S.D., 1985. Eocene clastic tidal deposits in the Tremp-Graus Basin (Provinces of Lérida and Huesca). 6th *European Regional Meeting I.A.S. Lérida*. Guidebook Excursion n° 6: 215-266.

EICHENSEER, HERBERT, 1988. Facies Geology of Late Maestrichtian to Early Eocene Coastal and Shallow Marine Sediments, Tremp-Graus Basin, Northeastern Spain. *Disseertation zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften der Geowissenschaftlichen Fakultät der Eberhard-Karls-Universität Tübingen*. 237 pp.

GAEMERS, P.A.M., 1978. Biostratigraphy, Palaeoecology and Palaeogeography of the mainly marine Ager Formation (Upper Paleocene-Lower Eocene) in the Tremp Basin, Centra-South Pyrenees, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*. Deel 51, Aflevering 2. Bladz. 151-231.

KELLY, S.R.A., 1988. Cretaceous Wood-boring bivalves from western Antarctica with a review of the mesozoic Pholadidae. *Palaeontology*, Vol. 31, Part 2, pp. 341-372, pls. 26-27

KELLY, S.R.A. & BROMLEY, R.G., 1984. Icnological nomenclature of clavate borings. *Palaeontology*, 27:793-807.

LUTERBACHER, H. P., 1970: Environmental Distribution of Early Tertiary Microfossils, Tremp Basin, Northeastern Spain. *Esso Production Research-European Laboratories.EPR-E-1ER-70*, 46 pp. 17 pls. Houston.

MARGALEF, RAMÓN, 1977. Ecología. *Ediciones Omega*, 951 pp. Barcelona.

MARTINIUS, A. W., 1995. Macrofauna associations and formation of shell concentrations in the Early Eocene Roda Formation (southern Pyrenees, Spain). *Scripta Geologica*, nº 108: 1-39, 5 figs., 5 pls. Nationaal Natuurhistorisch Museum. Leiden.

MURRAY, K. GINGRAS, MACEACHERN, JAMES A., & PICKERILL, RON K., 2004. Modern Perspectives on the *Teredolites* Ichnofacies: Observations from Willapa Bay, Washington. *Palaios*, V. 19, p. 79-88.

MUTTI, E., LUTERBACHER, H. P., FERRER, J. & ROSELL, J., 1972. Schema stratigrafico e lineamenti di facies del Paleogene marino della zona centrale sudpirenaica tra Tremp (Catalogna) e Pamplona (Navarra). *Mem. Soc. Geol.*, Vol. XI, 391-416, 10 figs. , 1 lám. Pisa.

NIJMAN, W. & NIO, S.D., 1975. The Eocene Montañana delta. *In: Sedimentary evolution of the Paleogene South Pyrenean Basin (J. Rosell y C. Puigdefabregas Eds.)*. 9th. *International Congress I.A.S.*, part B: 56 p., Nice.

PICKERILL, R. K., DONOVAN, S.K. & PORTELL, R.W., 2003. *Teredolites longissimus* Kelly & Bromley from the Miocene Grand Bay Formation of Carricou, the Grenadines, Lesser Antilles. *Scripta Geologica* 125:: 1-9, fig., 1 pl., 1 table, Leiden.

PLAZIAT, JEAN-CLAUDE, 1984. Le Domain Pyrénéen de la fin du Crétacé à la fin de l'Éocène. *Thèse présentée à l'Université Paris-Sud*. Tome III, 772-1342 pp.

POMEROL, CH., 1973. Ère Cénozoïque. Tertiaire et Quaternaire. *Doin, éditeurs*, 269 pp. Paris.

ROJAS, JOSÉ E. & SEVEREYN, HÉCTOR, 1999. Tasa de degradación de madera por el perforador de manglar *Psiloteredo healdi* (Bivalvia:Teredinidae) en el Lago de Maracaibo, Venezuela. *Revista de Biología Tropical* vol. 48 fasc. 1, 6 pp. Universidad del Zulia. Facultad Experimental de Ciencias, Departamento de Biología. Maracaibo.

SAMSÓ, J., 1988. Estudi Sedimentalògic i Bioestratigràfic de la Formació St. Esteve del Mall (Eocè, Conca Tremp-Graus). *Tesis doctoral inédita*. Barcelona.

SAVAZZI, ENRICO, 1980. New records of fósil *Gastrochaenacea* (Pelecypoda) from the Venetian Region (NE Italy). *Memorie di Scienze Geologiche*. (34), 177:182, 1 plate. Padova.

SAVRDA, C.E. & SMITH, M.W., 1996. Behavioral implications of branching and tube-lining in *Teredolites*. *Ichnos*, 4: 191-198.

SERRA-KIEL, J., CANUDO, J.I., DINARES, J., MOLINA, E., ORTIZ, N., PASCUAL, J.O., SAMSÓ, J.M. Y TOSQUELLA, J., 1994. Cronoestratigrafía de los sedimentos marinos del terciario inferior de la Cuenca de Graus-Tremp (Zona Central Surpirenaica). *Rev. soc. Geol. España*, 7 (3-4), pp. 273-297.

TOSQUELLA, J., 1988. Estudi Sedimentalògic i Bioestratigràfic de la Formació de Gresos de Roda (Eocè, Conca Tremp-Graus). *Tesis doctoral inédita*. Barcelona

TURNER, R.D., 1969. Superfamily Pholadacea. In treatise on Invertebrate Paleontology (dir. R.C. Moore), Mollusca 6, Bivalvia, Part N(2): 702-741. The Geological Society of America and The University of Kansas.

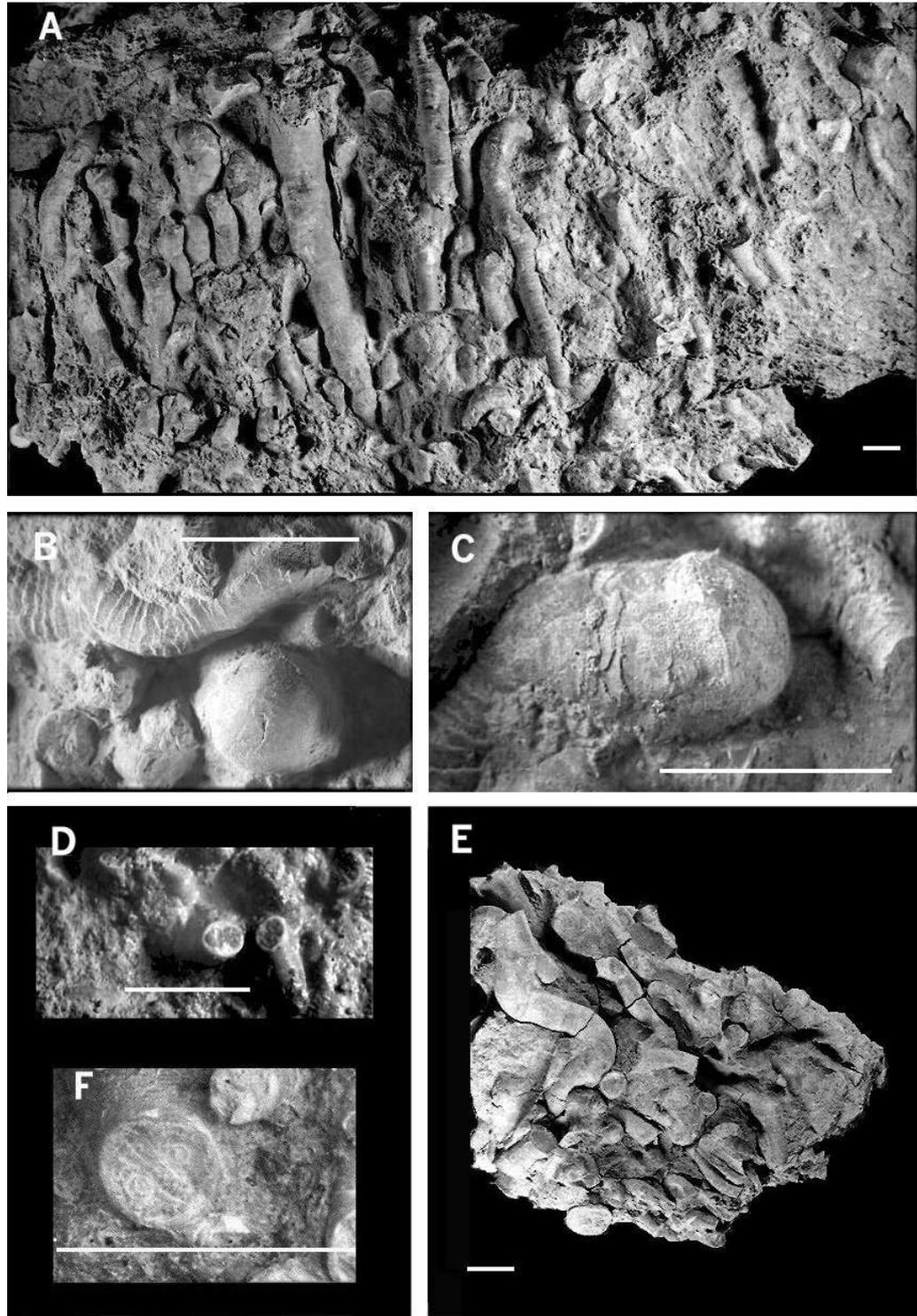


Lámina I

Lámina I. A: vista general de una cara del bloque principal en posición de enterramiento (Bloque principal). B: en la parte superior tubo con bioglifos, y en la parte inferior derecha un pseudocallo (Bloque 7) . C: Vista lateral de un pseudocallo. En la parte inferior izquierda se pueden observar bioglifos (Bloque 2). D: Secciones transversales de dos tubos de pequeño diámetro mostranto las formas encajantes de los sifones (Bloque principal). E.: Orientación caótica de los tubos (Bloque nº3). F: Sección transversal de un tubo mostrando en su interior los sifones y una lámina plegada entre ellos (Bloque 6). El segmento representa 1 cm.