

REVISIÓN DE LA TERMINOLOGÍA ICNOLÓGICA EN ESPAÑOL

José Antonio GÁMEZ VINTANED y Eladio LIÑÁN

Departamento de Geología (Área de Paleontología). Universidad de Zaragoza. 50009 - Zaragoza. España.

Gámez Vintaned, J.A. y Liñán, E. 1996. Revisión de la terminología icnológica en español . [A revision of the Spanish ichnological terminology]. *Revista Española de Paleontología*, **11** (2), 155-176. ISSN 0213-6937.

Le mot doit faire naître l'idée, l'idée doit peindre le fait; ce sont trois empreintes d'un même cachet; et comme ce sont les mots qui conservent les idées et qui les transmettent, il en résulte qu'on ne peut perfectionner le langage sans perfectionner la science, ni la science sans le langage et que, quelques certains que fussent les faits, quelques justes que fussent les idées qu'ils auraient fait naître, ils ne transmettraient encore que des impressions fausses si nous n'avions pas des expressions exactes pour les rendre.

LAVOISIER

ABSTRACT

The aim of this paper is to revise from a semantic and historical point of view the ichnological terminology in the Spanish language. The boom reached by the ichnology has led to the appearance of numerous new terms which must find their correct Spanish counterparts. In practice, the different meanings given to some terms and the misuse of some others have led to the lack of nomenclature consensus and the inflation in the synonyms. On the other hand, literal translations of foreign terms introduce unnecessary foreignisms in the Spanish scientific terminology.

Since a well defined nomenclature is condition for the proper development of any science, we find convenient this proposal in order to simplify the terminology and to fix some ichnological concepts. At the same time, a glossary in Spanish, English, German and French is given.

On the other hand, an approach towards the ichnology from an ethological point of view allows the review of the biogenic structure concept and leads to the most accurate concept of **ethological structure**, which is preferred by the authors instead of biogenic structure. A new classification for the ethological structures is also proposed, distinguishing between bioturbation, bioerosion, biodeposition and bioarrangement structures. The concepts of **philotaxis** and **helicotaxis** are also introduced.

Furthermore, **pista** is considered to be the most convenient Spanish term to denote the concept of *Spur* and trace because of historic and semantic reasons. This term was, in fact, proposed by the Spanish pioneers in ichnology in the beginning of this century.

Key words: Ichnology, terminology, History of Science, new concepts.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es revisar histórica y semánticamente la terminología icnológica en lengua española. El auge que ha alcanzado la icnología hace que nos encontremos en un momento histórico en el que la aparición de numerosos vocablos, el distinto empleo conceptual de algunos de ellos y el uso inapropiado de otros han conducido a un exceso de sinónimos y a una falta de consenso nomenclatural, tan necesario para el desarrollo de cualquier disciplina científica; amén de que traducciones literales de ciertos términos suponen la introducción de extranjerismos innecesarios en la terminología científica española. Por todo ello, se cree oportuno hacer aquí una propuesta tendente a simplificar la terminología y a fijar los conceptos, al tiempo que se equipara con las terminologías anglosajona, germánica y gala; lo que esperamos tenga una buena acogida entre nuestros colegas.

Por otra parte, la aproximación a la icnología desde el punto de vista del comportamiento permite revisar el concepto de estructura biogénica, proponiendo su sustitución por el nuevo concepto de **estructura etológica**, que es, a nuestro entender, más preciso. Se propone también un nuevo esquema de clasificación de las estructuras etológicas, que sustituya al hasta ahora propuesto para las estructuras biogénicas. De este modo, se diferencia

entre: estructuras de bioturbación, estructuras de bioerosión, estructuras de biodepósito y estructuras de bioordenación. También se introducen los conceptos de **filotaxia** y **helicotaxia**.

Por último, se destaca que **pista**, por su preciso significado y empleo histórico, es el término más adecuado para designar las estructuras producidas en un sustrato que reflejan el comportamiento y la morfología de su productor; término que ya propusieron a principios de siglo los pioneros de la icnología española como la traducción más adecuada del término *Spur* y, por consiguiente, de *trace*.

Palabras clave: **Icnología, terminología, Historia de la Ciencia, nuevos conceptos.**

INTRODUCCIÓN

La icnología es una disciplina cuyos inicios se remontan a principios del siglo XIX, y que adquirió categoría científica con los trabajos de Hitchcock y Buckland. Hoy es considerada por muchos como un campo interdisciplinar que complementa los estudios sedimentológicos, estratigráficos, paleoetológicos, paleoecológicos y de paleontología sistemática. Así, no es de extrañar que cursos de icnología sean impartidos en diferentes universidades extranjeras, y en España se comenzaran a impartir cursos a partir de los años ochenta en las Universidades de Zaragoza, Central y Autónoma de Barcelona, Complutense y Autónoma de Madrid, y Oviedo. Este auge que ha alcanzado la icnología hace que nos encontremos en un momento histórico, con la reciente aparición de nuevos conceptos y vocablos (mayoritariamente ingleses) que han ampliado los campos de aplicación de la disciplina y mejorado su precisión terminológica. Por otra parte, la inflación nomenclatural, uno de los problemas más graves que ha aquejado a la icnología desde los tiempos de su fundación, ha venido remitiendo en los últimos años. Ello gracias a notables trabajos de síntesis (Fürsich 1974a, b; Häntzschel, 1975; Pemberton y Frey, 1982; Pemberton *et al.*, 1988; entre otros) y a una concienciación cada vez más generalizada del problema. También ha contribuido, sin duda, la aparición de la tercera edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, cuyas normas y recomendaciones regulan ya los «nombres basados en la actividad fosilizada de animales (icnotaxones)» (International Commission on Zoological Nomenclature, 1985: 4-5). En este punto, conviene recordar la conveniencia de nombrar adecuadamente las formas icnológicas observadas en los depósitos; ello tanto para evitar que sus referencias se pierdan en una relación interminable y poco útil de nombres informales como para facilitar la transmisión de esa información.

En lo que al mundo de la lengua española se refiere, la falta de un glosario global adecuado ha propiciado el uso de diferentes términos para conceptos iguales, y viceversa, según los autores; aunque cabe destacar, en icnología de vertebrados, los glosarios terminológicos de Casamiquela (1964) y, más recientemente, Leonardi (1987; que incluye traducciones al español) y Moratalla *et al.* (1988). También ante este problema, García-Ramos *et al.* (1989) han propuesto una terminología icnológica general en español que recoge algunos de los más importantes conceptos. Del mismo modo, Martinell (1989) ha abordado la traducción de términos básicos usados en el

estudio de las estructuras de bioerosión. Por último, la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (1996) incluye varios términos icnológicos en su vocabulario. Todo ello está en sintonía con la motivación del presente trabajo. Consideramos que, para un mejor desarrollo de los trabajos de investigación icnológica en lengua española, es necesaria la utilización de una terminología concisa y ajustada lo más posible a la semántica de nuestra lengua. En este sentido, el uso que a veces se ha dado a algunos términos icnológicos españoles (cuyo pretendido significado entra en conflicto semántico con el idioma) va contra la básica necesidad de tener una ciencia rigurosa y fácilmente transmisible. A esto se añade la introducción de elementos extraños innecesarios en la terminología científica española, producto de la españolización de ciertos vocablos (por ejemplo, traza).

Por todo ello creemos oportuno hacer aquí una propuesta más comprehensiva tendente a unificar la terminología y a fijar los conceptos, al tiempo que se equipara ésta con las terminologías anglosajona, germánica y gala; lo que esperamos tenga una buena acogida entre los especialistas de habla hispana.

¿QUÉ ESTUDIA LA ICNOLOGÍA?

El término **icnología** (*ichnology*) fue propuesto por Buckland (1836) para denotar la disciplina que se encargaba del estudio de las icnitas. El término procede del griego *ιχνοζ* (*ijnos*), huella, y *λογοζ* (*logos*), tratado, y en la más estricta etimología trataría de las huellas dejadas por los organismos. Con el avance de los conocimientos, una definición moderna de la icnología puede ser: la disciplina geológica que estudia las estructuras etológicas, es decir, el registro de comportamiento de los seres vivos en soportes naturales. Este estudio incluye la descripción, clasificación e interpretación de este registro. De la definición de icnología se desprende el carácter marcadamente pluridisciplinar de esta ciencia, cuyas fuentes en geología son paleontológicas y estratigráficas. Así, las estructuras objeto del análisis paleoicnológico son, antes que nada, fósiles y producto del comportamiento de los seres vivos.

La etología, en un sentido clásico, es la disciplina biológica que estudia el comportamiento de los seres vivos. El comportamiento ha sido definido y clasificado de varias maneras, pero siguiendo a Eibl-Eibesfeldt (1979) aceptamos que comportamiento son los patrones de respuesta observables en un organismo frente a un estímulo interno o externo a lo largo de un tiempo. Es

importante resaltar que dichos patrones son recurrentes y que son indiferentes a que se conozcan o no los mecanismos fisiológicos motivadores. Aunque para su estudio actual estos patrones de respuesta se suelen registrar artificialmente mediante un soporte audiovisual, también pueden registrarse de manera natural (y por tanto estudiarse) sobre otros soportes como por ejemplo los sedimentos o los seres vivos. Para cada evidencia tangible del comportamiento registrada en soporte natural es para lo que proponemos el término **estructura etológica**, cuya definición damos más abajo.

Las evidencias fósiles de comportamiento engloban no sólo las estructuras etológicas, objeto de la paleoicnología, sino también determinados fósiles corporales (como por ejemplo las evidencias de procesos de muda o de apareamiento).

Boucot (1990a: 9) ha propuesto una escala de fiabilidad con siete categorías para las evidencias fósiles de comportamiento en función de su fiabilidad para conocer su productor. En ella sitúa «*many trace fossils*» en las categorías 4 y 5A, con un grado de incertidumbre medio o alto. Casos de “comportamiento congelado” (*frozen behavior*; Boucot, 1990a) como el ejemplar del trilobites *Flexicalymene* encontrado *in flagrante delicto* encima de *Rusophycus* (Osgood, 1970: lám. 58, figs. 4 y 5) se situarían en la categoría 1, con una fiabilidad máxima entre la evidencia etológica y su productor. Sin embargo, para el análisis icnológico, es más importante identificar los comportamientos que identificar a los productores, lo cual sería más importante para una aproximación taxonómica.

Frey (1973) utilizó para nombrar el soporte material de la icnología un término un tanto vago, el de **estructura biogénica**, que lo definió para la icnología en un sentido restringido como «evidencia tangible de la actividad de un organismo fósil o actual distinta de la producción de partes corporales», otorgándole también el carácter de «expresiones indirectas de comportamiento». Es en este último carácter en el que queremos enfatizar en el presente trabajo, pues las actividades a las que se refería Frey (1973) se pueden describir en términos de comportamiento. Es por eso por lo que, en nuestra opinión, el término estructura biogénica (*biogenic structure*) es poco preciso, pues sólo deja claro su significado cuando se especifica la disciplina científica en la que se usa, y recomendamos sea sustituido por el de estructura etológica.

En consecuencia, en el presente trabajo planteamos una aproximación etológica al problema de definir el soporte material de la icnología, por ser menos ambigua que la clásica. Así, para englobar todos los objetos de estudio de la icnología, proponemos el término estructura etológica como alternativa al término hasta ahora empleado de estructura biogénica, debido a su mayor precisión. Damos la siguiente definición para **estructura etológica**: evidencia tangible de la actividad de uno o varios individuos, antiguos o actuales, que registra en mayor o menor grado el comportamiento del productor o productores mediante la interacción activa con un sustrato (orgánico o inorgánico) o mediante la producción

de sedimento. Para que una estructura etológica se forme, el sustrato no necesariamente ha de estar incluido en la litosfera; es el caso de las estructuras de bioerosión producidas sobre organismos vivos que habitan en la hidrosfera o en la atmósfera, que al morir pueden quedar registrados en la litosfera. Además, es importante resaltar que toda estructura etológica no es necesariamente una estructura sedimentaria.

Excluimos de las estructuras etológicas, y por tanto del estudio icnológico, aquellos elementos extraños que se construyen en el interior de organismos, como por ejemplo los gastrolitos de crustáceos (vulgarmente llamados “ojos de cangrejo”, que son concreciones calcáreas situadas a cada lado del cardias y relacionadas con la muda), los cálculos renales y las perlas de bivalvos, por considerarlos partes del cuerpo que generalmente se sedimentan tras la muerte del productor y que no se registran de manera recurrente.

Por otra parte, la aproximación a las estructuras etológicas desde un punto de vista estratigráfico y sedimentológico genera el término **estructura sedimentaria etológica**: tipo de estructura etológica producida por la interacción de organismos con un sedimento o una roca. Obviamente, este último concepto sólo comprende una parte de las estructuras etológicas, puesto que no incluye la interacción sobre organismos vivos. A este respecto, Frey (1973) distinguió tres grupos dentro de las estructuras biogénicas: estructuras biogénicas sedimentarias, estructuras de bioerosión, y otras evidencias de actividad; incluyó en las primeras las realizadas sobre o dentro de un sustrato no consolidado constituido por partículas. La misma opinión se mantiene en Frey y Pemberton (1985). Este criterio tan restrictivo no coincide con el concepto más actual y extendido de estructura sedimentaria: aquellas características de los depósitos que se refieren al ordenamiento y discontinuidades existentes entre las partes de una roca como producto de la actuación de fuerzas externas e internas al depósito y de los seres vivos relacionados con él. Siguiendo esta definición, las estructuras de bioerosión producidas en sustratos duros inertes son, a la vez, estructuras sedimentarias etológicas (de las llamadas; en ocasiones, estructuras secundarias), pero no lo son las producidas sobre partes duras de seres vivos. Además, los restos originados durante ambos tipos de actividad bioerosiva (limaduras, por ejemplo) sí contribuyen a la génesis de sedimento, y por tanto deben considerarse estructuras sedimentarias a la vez que etológicas. Por todo ello, pensamos que la clasificación de las estructuras biogénicas de Frey debe ser enmendada (Fig. 1).

Dentro de las **estructuras etológicas** diferenciamos cuatro tipos, en función de la interacción productor-sustrato que representan. Tipificamos estas interacciones como: **bioturbación**, **bioerosión**, **biodepósito** y **bioordenación**. En este nivel de clasificación no tiene cabida el término estructuras sedimentarias etológicas, por estar basado en un criterio diferente.

1- Las **estructuras de bioturbación**. Son aquellas estructuras etológicas que implican una distorsión y/o destrucción de la ordenación y/o estratificación de un

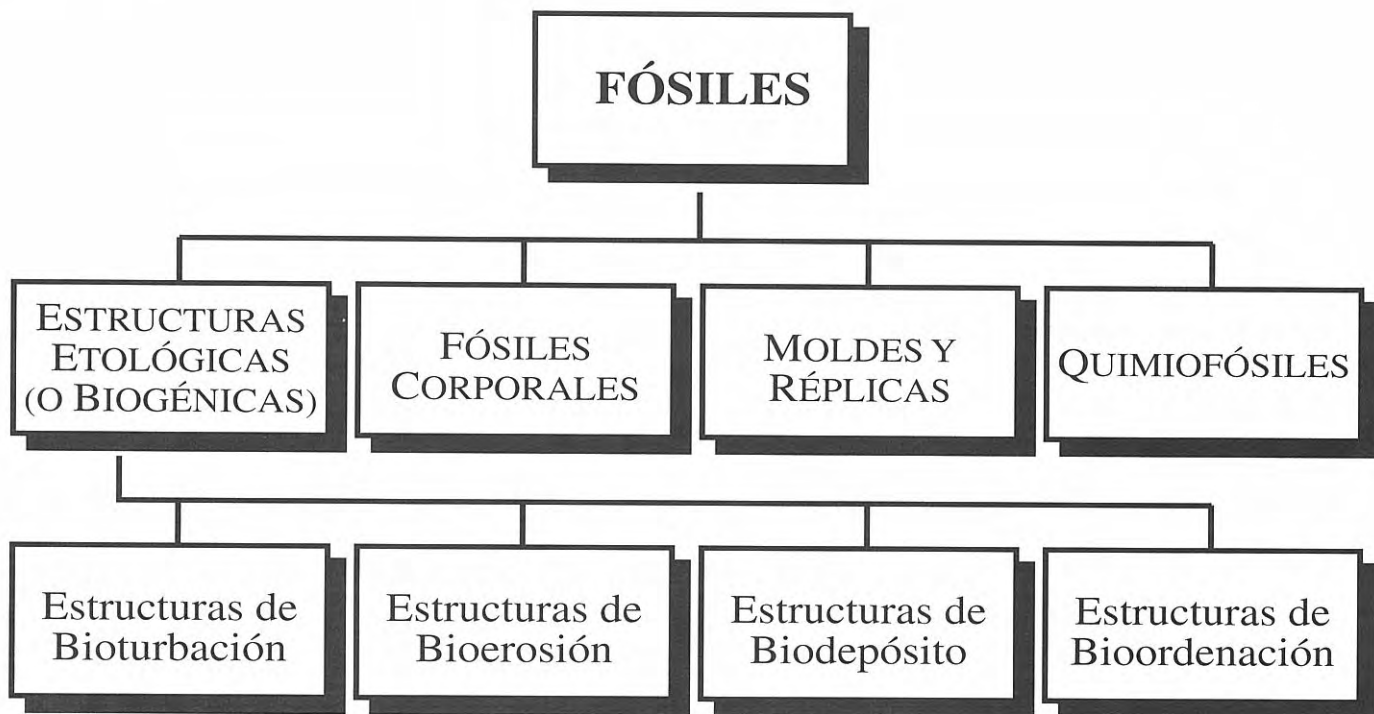


Figura 1. Tipos de fósiles y de estructuras etológicas.

sustrato no consolidado. La **bioturbación** es, pues, un proceso de mezcla del sedimento por acción de los seres vivos que habitan dentro o sobre él, viéndose modificada su consistencia y su estructura primarias. Las estructuras de bioturbación se generan en sustratos no consolidados (ya sean fluidos, blandos o firmes). Pueden estar originadas por animales (tanto invertebrados como vertebrados) y plantas (que dan lugar a rizolitos, estructuras de penetración de raíces). Se pueden diferenciar los tipos siguientes:

- * De morada.
- * De reposo.
- * De desplazamiento.
- * De alimentación.
- * Combinaciones de los anteriores.

2- Las **estructuras de bioerosión**. Son aquellas estructuras etológicas que implican la destrucción de sustratos consolidados, tanto inertes (duros) como de seres vivos. Pueden estar originadas por cualquier ser vivo y se diferencian los siguientes tipos:

- * De morada.
 - Perforaciones.
 - Estructuras de incrustación.
 - Estructuras superficiales.
- * De alimentación.
 - Orificios (de depredación).
 - Mordeduras (estructuras de durófagos, estructuras de ramoneo, roeduras).
 - Pulido gástrico (en gastrolitos de vertebrados).
- * De pacer.
 - Raspaduras.

3- Las **estructuras de biodepósito**. Son aquellas estructuras etológicas que representan un depósito de

sedimento no ordenado en láminas o estratos. Pueden estar originadas por cualquier ser vivo, y estar relacionadas:

- * Con la actividad digestiva.
 - Excrementos actuales y fósiles (coprolitos).
 - Pelets fecales.
 - Materiales fecales fósiles conservados dentro del tracto gastrointestinal (cololitos).
 - Pelets de regurgitación actuales (egagrópilas) y fósiles (regurgitalitos).
- * Con otras actividades.
 - Montones y pelets de excavación.
 - Pseudoheces.
 - Limaduras y otros residuos de la actividad bioerosiva.
 - Termiteros.

4- Las **estructuras de bioordenación**. Son aquellas estructuras etológicas que representan una ordenación del sedimento (preexistente o neoformado), generalmente en láminas o estratos. Pueden estar originadas por cualquier ser vivo, y se diferencian dos tipos:

- * Forman estratos.
 - Estromatolitos (estromatolitos s. s. y trombolitos).
 - Moteado por madrigueras.
 - Estratificación gradada biogénica.
 - Tapices bisales.
- * No forman estratos.
 - Microfitolitos (oncolitos y catagrafos).

Otros grupos de estructuras etológicas, no incluidos en este esquema, pueden ser incluidos a la vez dentro de varios de los tipos reseñados, dependiendo del productor.

Es el caso de los nidos o de las madrigueras con revestimiento; así, los nidos de reptiles suelen ser estructuras de bioturbación, mientras que los de las aves pueden ser también de biodepósito y de bioordenación, según los casos. En las madrigueras con revestimiento, se da a la vez bioturbación (madriguera *s.s.*) y biodepósito (revestimiento de la pared).

El concepto de **pista** (= *Lebensspuren, trace*) surge independientemente de la anterior clasificación: es una estructura etológica individualmente identificable, que refleja en mayor o menor grado la morfología del organismo productor.

Por último, si bien la icnología se ocupa de evidencias de comportamiento, sus deducciones no sólo informan acerca de aspectos etológicos sino también de numerosos otros de la geología sedimentaria y de la biología (cf. Frey y Seilacher, 1980), puesto que su fin no es otro que obtener datos sobre procesos geológicos y biológicos acaecidos. Se diferencia entre paleoicnología y neoicnología según se estudien estructuras etológicas fósiles o actuales. Definimos **paleoicnología** como la parte de la icnología que se ocupa de las estructuras etológicas fósiles, tratando de conocer las características diferenciativas de cada icnotaxón, la naturaleza del organismo que lo produjo (taxón productor), el comportamiento que representa, las características del sustrato, los procesos tafonómicos que permitieron su conservación, y su distribución estratigráfica.

INTRODUCCIÓN HISTÓRICA A LA TERMINOLOGÍA EN ESPAÑOL

En el ámbito del saber, los conceptos expresados por vocablos no son inmutables sino que cambian con la mejora de nuestro conocimiento. Por eso, cualquier trabajo terminológico requiere un tratamiento histórico como único método posible para, analizando las diferentes acepciones de los vocablos empleados y su evolución, aprehender el concepto actual de cada uno de ellos.

En este apartado expondremos los términos tal y como aparecen textualmente en cada trabajo, aunque somos conscientes de que algunos de los términos antiguos adolecen de errores ortográficos y otros están semánticamente abandonados.

Una de las primeras noticias de icnofósiles publicada en lengua española se debe a Amar de la Torre (1841), que los denominó como impresiones de pisadas de animales. Ezquerria del Bayo, en su traducción de la obra de Lyell (1847: 492-494), utilizó preferentemente el término huella, y también impresiones y pisadas, para referirse a los ejemplares de *Chirotherium* ingleses y alemanes. Vilanova y Piera en su libro de 1876 (págs. 412-415) hablaba indistintamente de huellas e impresiones para vertebrados y de rastros de anélidos; referencias ambas a icnofósiles foráneos. En las investigaciones de icnofósiles españoles, desde un principio se diferenciaron los trabajos de pisadas de vertebrados del resto, por lo que en este análisis histórico

de la terminología los consideraremos también por separado.

Estudios de paleoicnología de vertebrados en España

Además de las citas referidas de Amar de la Torre (1841), Ezquerria del Bayo *in* Lyell (1847) y Vilanova y Piera (1876), nos encontramos con las de otros autores. Así, Calderón (1897) habló de huellas de *Cheirotherium*; Palau (1905: 113), de impresiones y huellas de *queirotherium*; Navás (1906: 209-213; 1931) usó indistintamente pista y huella de *Cheirotherium*; Gómez de Llarena (1917), huellas de *Chirotherium*; y Palacios (1918), impresión de una pisada de *Chirotherium*. En cuanto a las heces fósiles de vertebrados, han sido denominadas **coprolitos** (Donayre, 1873; Ingunza, 1874; Meléndez, 1947; Hernández-Pacheco y Meléndez, 1957; Adrover, 1963).

En resumen, las pisadas de vertebrados fueron al principio referidas normalmente como huellas (Calderón, 1897; Gómez de Llarena, 1917) o, con más frecuencia, como huellas y pistas indistintamente (Navás, 1906, 1931; Meléndez, 1947). Más raramente se empleó pisada (Palacios, 1918). A partir de los años setenta (momento en que prolifera este tipo de trabajos en español; Casanovas Cladellas *et al.*, 1989), el término pista ha ido utilizándose cada vez menos, puesto que el término **rastrillada** es más concreto para designar el concepto de sucesión de pisadas de un mismo productor vertebrado, separándolas así nítidamente de las pisadas de invertebrados. En el ámbito de los vertebrados, el término **huella** (estructura originada por una extremidad locomotriz) se utiliza también como sinónimo de **pisada** e **icnita**, términos ambos restringidos a vertebrados.

Estudios de paleoicnología de invertebrados en España

En relación con estos icnofósiles, Donayre (1873: 58) citó impresiones de Cruziana. Palacios (1893) se refería a huellas de *Scolythus* (págs. 22, 34, 37), trazas de *Scolythus* (pág. 24), impresiones de *Scolythus* (págs. 25, 32) e impresiones de *Cruziana* (pág. 36). Hernández-Pacheco (1908) citó indistintamente impresiones de algas y huellas del paso de animales (pág. 77) o rastros y pistas (pág. 80) e incluso moldes (págs. 85, 87). Por su parte, Kindelán (1919) hablaba fundamentalmente de impresiones para referirse a los icnofósiles del flysch de Guipúzcoa. En concreto: Fucoides y otras impresiones de vegetales, en la pág. 21; impresiones de *Scolicia prisca*, en la pág. 22; impresiones de fucoides, en la pág. 24; impresiones de *Fucoides*, *Paleodichthyon*, *Scolicia prisca* y trazas de anélidos, en la pág. 25; impresiones de *Chondrites*, en la pág. 28; huellas de *Helmintoides*, en la pág. 29, donde concluye diciendo «son pues numerosas las impresiones de animales y vegetales e impresiones de vegetales»; y *Helmintoides*, en la pág. 30.

Por lo tanto, hasta el primer cuarto de este siglo se utilizaban las denominaciones de pisadas, impresiones, huellas, rastros, pistas y trazas sin hacer demasiado énfasis en su definición, debido al polémico origen de los diferentes icnofósiles de invertebrados. A partir de este

momento, los trabajos de icnología comenzaron a precisar los términos. Así, en 1927, Hernández-Pacheco utilizó el término de pistas para referirse a diferentes icnofósiles (*Skolithos* y *Nereites*). Azpeitia Moros (1933) distinguía entre huellas de arrastre, perforaciones o galerías, y jacillas cuando aludía a impresiones de un cuerpo como es el caso de *Lorenzina*; también citó pista como sinónimo de huella (págs. 17, 24). Hernández Sampelayo (1935) hablaba de pistas comprendiendo tigillites, cruziana y formas planas. Meléndez (1947) aludía a pistas y huellas relacionadas con anélidos (pág. 457), o también huellas, pistas y otros restos (coprolitos y gastrolitos); empleaba huella cuando se identificaba a grandes rasgos el productor, y pista cuando era ambigua su procedencia (*Bilobites*, *Hieroglífidos*, *Fraena*, *Cruziana*; págs. 16-19). Posteriormente, el mismo autor (Meléndez, 1950) empleó pistas y huellas (pistas de reptación y de animales no reptantes de paso, huellas estrelladas y problemática, y conductos perforantes). Gómez de Larena (1946; 1949; 1954; *in* Bülow, 1958) utilizaba de forma general pista; en el trabajo de 1954 diferenciaba entre pistas de origen orgánico e inorgánico. Kindelán y Duany (1957) utilizó pista e impresión como términos generales, y rastro para referirse a madrigueras. Por último, Farrés Malian (1963) emplea con más asiduidad el término pistas, aunque con cierta frecuencia habla indistintamente de huellas y más raramente de rastros (págs. 103, 106). En tiempos más recientes, los libros de texto, como reflejo del devenir histórico, tampoco son demasiado concretos con la terminología; como, por ejemplo, el libro de Corrales *et al.* (1977), donde se separan pistas, huellas internas y perforaciones; o el de Meléndez (1970; 1982), que emplea indistintamente huellas y pistas para invertebrados y huellas para vertebrados.

En los trabajos sobre paleoicnología de las últimas décadas, aparece con cierta frecuencia el nuevo término general **icnofósil** (Gómez de Larena *in* Seilacher, 1963b). **Traza**, como término general, aparece más tarde y su empleo es menos frecuente (Pendón, 1977; Liñán, 1984; García-Ramos *et al.*, 1984). Por último, Meléndez (1989) amplía el uso del término **ichnita** (= **icnita**; hasta entonces limitado al campo de los vertebrados) a la paleoicnología de invertebrados, dándole rango de término general. La Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (1996) concede al término **icnita** este mismo significado general.

En resumen, parece claro que **pista** fue el término preferido en España para designar a los icnofósiles ya a partir del primer cuarto de este siglo. En ocasiones, pista se ha empleado distinta o indistintamente junto con huella; pero dado que también ha sido casi usual el empleo de huella para pisadas de vertebrados, parece conveniente escoger pista para evitar esta confusión; y sobre todo porque **pista** fue el término general utilizado por los auténticos introductores del concepto y la metodología de la icnología en España, a saber, Hernández-Pacheco y Gómez de Larena. En concreto, Gómez de Larena introdujo al español, entre los años 40 y 60, buena parte de los conceptos icnológicos de Richter

y Seilacher y siempre prefirió utilizar en primer lugar pista como término general (equivalente del alemán *Spur*). Desde entonces, el empleo de "pista" como término general se ha venido manteniendo hasta nuestros días: Almela y Ríos (1946), Hernández Sampelayo (1952), Kindelán y Duany (1957), Farrés Malian (1963), Moreno *et al.* (1976), Pérez-Estaun (1978), Palacios Medrano (1982), Fedonkin *et al.* (1983), Liñán (1984), Liñán y Palacios (1987), Liñán y Tejero (1988), Valenzuela *et al.* (1990), Gámez *et al.* (1991) y Gámez-Vintaned (1995), entre otros.

Estudios de paleoicnología en Hispanoamérica

En los trabajos icnológicos de vertebrados en la América de habla hispana, se ha venido empleando habitualmente la palabra huella (Casamiquela, 1964; Aceñolaza y Toselli, 1981, pág. 148). En los trabajos de invertebrados, el panorama es parecido al español; así por ejemplo, Borrello (1966) diferencia entre trazas, restos tubiformes y cuerpos fósiles; pero en ocasiones habla también de marcas, impresiones, improntas y pistas. Desde los años setenta, los trabajos argentinos (Aceñolaza y Durand, 1973; entre otros) se refieren comúnmente a trazas, con algunas referencias a huellas (Aceñolaza y Toselli, 1981, pág. 79). En definitiva, el uso del término **traza** se ha consolidado en el continente americano, por la españolización del inglés *trace*, a partir de los años setenta en paleoicnología de invertebrados; no así en la de vertebrados.

COMENTARIOS A LA TERMINOLOGÍA SEGUN EL DICCIONARIO DE LA LENGUA ESPAÑOLA DE LA REAL ACADEMIA ESPAÑOLA

A continuación discutiremos los términos utilizados históricamente para designar los términos icnológicos generales, discusión que se hará en un marco de semántica y de uso histórico. Las acepciones de los significados de los términos que se van a exponer se refieren a la última edición (vigésima primera) del Diccionario de la Lengua Española (Real Academia Española, 1992).

El término **impresión** incluiría en paleontología no sólo ciertas estructuras de actividad orgánica sino también los moldes externos e internos de los cadáveres, y esa es la razón por la que en icnología cada vez se utiliza menos.

Pista significa, en primera acepción sobre nueve, «huella o rastro que dejan los animales o personas en la tierra por donde han pasado». Este es uno de los primeros términos usados por los pioneros en las descripciones del tipo de fósiles que nos ocupa, y uno de los más empleados. Se ha utilizado tanto en los estudios sobre icnología de invertebrados como de vertebrados. Es, sin duda, la traducción más adecuada para los términos *trace* (inglés), *Lebensspur* (alemán) y *trace* (francés), desde el punto de vista histórico y etimológico. Proponemos su empleo para designar cualquier tipo de estructura

etológica individualmente identificable, que refleja en mayor o menor grado la morfología del ente productor.

Huella, uno de los vocablos más utilizados, deriva de **hollar** y significa «señal que deja el pie del hombre o del animal en la tierra por donde pasa». Por eso es tan comúnmente utilizado en paleoicnología de vertebrados. En quinta acepción (sobre un total de nueve) significa «rastros, seña, vestigio que deja una persona, animal o cosa». Huella ha venido siendo históricamente un término general bastante utilizado y, en consecuencia, teóricamente se podría admitir su empleo como sinónimo de **pista**. No obstante, desde la más estricta etimología, huella se debe restringir a las pisadas de animales dotados de apéndices locomotores, como ha sido profusamente empleado. Por ello recomendamos que, en el futuro, **huella** se emplee en este sentido más restrictivo, tanto en icnología de vertebrados (donde ya se emplea en este sentido) como de invertebrados.

En cuanto al término **traza** (derivado de **trazar**), sólo existe alguna cita aislada (Kindelán, 1919) para referirse a anélidos, y algunas más recientes ya comentadas, debido a una traducción literal del término *trace* galo y anglosajón. Las acepciones de este vocablo («diseño que se hace para la fabricación de un edificio u otra obra», etc.) son muy diferentes del significado que se le ha pretendido dar en icnología; tan sólo en quinta acepción de un total de nueve, aparece, en sentido figurado, el significado «huella o vestigio». Por tanto, el empleo de traza no parece recomendable. Aunque su empleo (sobre todo en Hispanoamérica) a partir de los años setenta es relativamente frecuente, sería deseable, desde un punto de vista semántico, que fuera sustituido por **pista**.

Rastro, según el diccionario, significa en tercera acepción (sobre nueve) «vestigio, señal o indicio de un acontecimiento», y en octava «señal, huella que queda de una cosa». Como hemos visto, ha sido utilizado sólo muy esporádicamente como término general en icnología (Vilanova y Piera, 1876; Farrés Malian, 1963). Pero más recientemente se ha propuesto el término más concreto **rastros de pisadas** (García-Ramos *et al.*, 1989) para describir series sucesivas de pisadas que pueden indicar el sentido del movimiento del organismo productor, tanto en paleoicnología de invertebrados como de vertebrados. Su vago significado y su escaso y contradictorio empleo desaconsejan considerar **rastros** como término general en icnología, pero puede admitirse el uso del término más concreto **rastros de pisadas**.

icnita es la forma española de *ichnites*. Hitchcock (1837) introdujo el género *Ichnites* para designar todas las pisadas (*footmarks*) de vertebrados. Pero, de acuerdo con Häntzschel (1975, pág. W74), se emplearía posteriormente como término general, sin connotaciones sistemáticas, tanto para las pisadas de vertebrados como invertebrados; así, aparecería como terminación en nombres de subgrupos para pisadas de vertebrados (Tetrapodichnites, Sauroidichnites, Ornithichnites) y como terminación de icnogéneros interpretados como pisadas de invertebrados (*Protichnites* Owen, 1852). A pesar de ello, todavía sería utilizado en paleoicnología de invertebrados con categoría de icnogénero por Opper

(1862, *Ichnites lithographicus*). En la bibliografía en español, icnita es un término clásicamente utilizado en icnología de vertebrados para designar cada una de las huellas dejadas por este grupo zoológico durante su locomoción. Sólo recientemente se ha propuesto este término como vocablo general, sinónimo del término inglés *trace* (Meléndez, 1989; García-Ramos *et al.*, 1989; Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 1996). Por todo ello, dado el casi invariable uso histórico de **icnita**, parece más recomendable restringir su empleo a los estudios icnológicos de vertebrados.

TERMINOLOGÍA ICNOLÓGICA

Pueden agruparse los términos más utilizados en la investigación icnológica dentro de tres grandes grupos: morfológicos, estratinómico-toponómicos y etológicos. Una buena parte de estos términos han surgido como consecuencia de las sucesivas clasificaciones tipológicas propuestas para las pistas. Repasos más o menos exhaustivos a estas clasificaciones se hallan en Frey (1973), Häntzschel (1975), Simpson (1975), y en Frey y Pemberton (1985). Todos estos intentos de clasificación se han caracterizado por utilizar, en mayor o menor medida, criterios genéticos y por lo tanto interpretativos. Ello puede resultar incluso inevitable, pues, como indican Frey y Pemberton (1985, pág. 75), en el momento que se considera una estructura para su inclusión en una de estas clasificaciones ya se está interpretando (en ese caso, el origen biológico para ella).

De entre todas las clasificaciones generales abordadas, tan sólo la de Simpson (1975, tab. 3.2) resulta ser estrictamente morfológica o descriptiva. Las de Lessertisseur (1955, tab. 5) y Horowitz (*in* Frey, 1971, pág. 96), si bien son descriptivas en esencia, tienen sendas divisiones interpretativas en su base. Otras clasificaciones meramente morfológicas, tan sólo para pistas que aparecen en ambientes geológicos concretos, son la de Vassoevich (1953, pág. 41) para las pistas fósiles del flysch, y las de Ewing y Davis (1967, págs. 265-267) para pistas actuales de fondos marinos profundos.

En los siguientes apartados se procede a definir los términos icnológicos más importantes. Cuando se acepta una definición anterior o se modifica ligeramente, el nombre de su autor original va entre paréntesis. Cuando el término en cuestión es empleado por primera vez en español, se indica como «término introducido en este trabajo». Las traducciones correspondientes al inglés, alemán y francés aparecen en el Apéndice I.

Terminología morfológica

En general, la terminología morfológica es sencilla y de fácil comprensión. Abundan sustantivos y adjetivos de amplio uso, no restringidos a la terminología icnológica, tales como cresta, surco, simple, meandriforme, radial, ramificado, etc. Aquí nos limitaremos a exponer tan sólo los términos especializados, algunos de los cuales no están exentos de una componente interpretativa. No obstante, lo fácil de su reconocimiento y lo generalizado

de su uso nos llevan a incluirlos en este apartado, que no pretende ser una relación exhaustiva.

- **Celdilla:** cámara intraestratal a lo largo o al final de un fuste o túnel, con forma generalmente ovoide o esférica, y de tamaño mayor que el diámetro del fuste o túnel al cual se asocia. (cf. Frey y Pemberton, 1985). (Término introducido en este trabajo).

- **Conexiones:** estructura laminar compuesta por restos yuxtapuestos de paredes de madrigueras y producida conforme éstas van cambiando de posición en el sedimento.

- **Configuración:** interrelación espacial de las pistas, incluyendo la disposición de las diferentes partes que las componen así como su orientación con respecto a la estratificación y/o al azimut. (Frey, 1973).

- **Chimenea:** tubo consistente (o parte de él) que se extiende por encima de la superficie del sustrato como continuación de la abertura de la madriguera.

Precisiones: consideramos oportuno reservar este término para la traducción del inglés *chimney*, en lugar de para la de *shaft* propuesta por García-Ramos *et al.* (1989).

- **Edificio de madrigueras:** sistema de madrigueras verticales y horizontales interconectadas en una configuración tridimensional. (cf. Ekdale *et al.*, 1984). (Término introducido en este trabajo).

- **Estructura en menisco:** relleno de madriguera formado por volúmenes de sedimento en forma de plato con sección axial en media luna. (cf. Bromley, 1990).

- **Fuste:** madriguera vertical o elemento vertical de un sistema de madrigueras. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: García-Ramos *et al.* (1989) traducen este concepto (término inglés *shaft*) como chimenea. Consideramos que este último término debe reservarse para la traducción del inglés *chimney*.

- **Galería:** sistema de madrigueras, predominantemente horizontal, de túneles interconectados. (Ekdale *et al.*, 1984).

- **Huella:** pista individual dejada por un apéndice locomotor de un animal en el sustrato. En un sentido estricto, es sinónimo de pisada.

Precisiones: en ocasiones se ha utilizado, en un sentido lato, como sinónimo de pista.

- **Ícnita:** cada huella de un vertebrado.

- **Ícnofósil:** igual significado que pista fósil.

- **Madriguera:** estructura etológica emplazada dentro de un sustrato no consolidado (blando o firme), que resulta en la formación de un espacio ocupado y mantenido por un animal durante un tiempo más o menos largo.

Precisiones: en este concepto no se incluyen las pistas de reptar intraestrales. Consideramos el término **madriguera** (Gámez-Vintaned, 1995) más apropiado como equivalente en español de *burrow*, *Gang* o *terrier* que el previamente propuesto "huella de excavación" (García-Ramos *et al.*, 1989) por dos razones:

1- Por ser madriguera la traducción correcta de los términos extranjeros arriba apuntados.

2- Por la conveniencia de emplear el término **excavación** solamente para una técnica concreta de penetración de las

varias posibles de hacer madrigueras, que consiste en soltar granos de un sustrato compactado y transportarlos fuera del lugar de excavación, ya sea a otra parte de la madriguera o fuera de ella (cf. Bromley, 1990).

- **Madriguera con halo:** madriguera rodeada de una zona de distinto color, generada por procesos diagenéticos, que la resalta. (cf. Chamberlain, 1975). (Término introducido en este trabajo).

- **Manto:** capa exterior de un relleno de madriguera zonado con dos capas. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

- **Marca:** en icnología, todo surco, y su cresta complementaria, resultado de arar el sustrato con un apéndice. Se diferencian marcas de empuje y marcas de rastrillaje en función de su morfología y de su significado inferido.

Precisiones: Se opta por el término **marca** para englobar los de surco y cresta y evitar explicar continuamente el proceso de formación de la estructura y su replicado.

- **Núcleo:** región central de un relleno zonado. (Término introducido en este trabajo).

- **Orificio:** cavidad realizada en sustrato duro que es atravesado de parte a parte, con puntos de entrada y salida situados en posiciones opuestas. (Mayoral, com. esc., 1995).

- **Pared:** término cajón de sastre donde se incluyen todos los elementos que realzan el contorno de una madriguera: el propio límite de madriguera, las zonas de compresión dentro del sustrato adyacente, el revestimiento, o el manto en un relleno zonado. (Bromley, 1990).

- **Perforación:** cavidad realizada en sustrato duro con sólo un punto de entrada o con uno de entrada y otro de salida, pero sin llegar a atravesar el sustrato de parte a parte. (Mayoral, com. esc., 1995).

- **Pisada:** pista individual dejada por un apéndice locomotor de un animal en el sustrato. Es sinónimo de huella.

- **Pista:** estructura etológica individualmente identificable, que refleja en mayor o menor grado la morfología del organismo productor.

Precisiones: una pista puede estar formada por un sólo elemento (por ejemplo, una madriguera o una pisada) o por varios elementos físicamente separados pero en conexión etológica (por ejemplo una rastrillada o un reguero de pelets).

- **Pista de locomoción:** pista producida durante el desplazamiento de un organismo dentro de o sobre un sustrato.

- **Pista de reptar:** pista de locomoción continua, sin pisadas individualizadas, formada dentro de o sobre un sustrato no consolidado. (Término introducido en este trabajo).

- **Pista fósil:** pista antigua conservada en una roca. (cf. Ekdale *et al.*, 1984). Igual significado que icnofósil.

- **Rastrillada:** conjunto de pisadas dejadas por un animal vertebrado en progresión. Puede indicar o no el sentido de movimiento del productor.

Precisiones: aconsejamos, por razones de prioridad, utilizar este término (Casamiquela, 1964) para los rastros de

pisadas formados por vertebrados.

- **Rastro de pisadas:** conjunto de pisadas dejadas por un animal en progresión. Puede indicar o no el sentido de movimiento del productor.

- **Relleno de madriguera:** material que ocupa el interior de una madriguera.

- **Relleno activo:** material que ocupa el interior de una madriguera y que ha sido acumulado activamente por un animal (generalmente el mismo que la ha construido). (cf. Seilacher, 1964b).

- **Relleno pasivo:** material que ocupa el interior de una madriguera y que se ha acumulado sin la intervención de un ser vivo. (cf. Seilacher, 1964b).

- **Relleno zonado:** relleno de madriguera que consiste en dos o más tipos discretos de sedimento dispuestos concéntricamente; un **manto** rodeando un **núcleo**. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

- **Revestimiento de madriguera:** material aplicado sobre la pared de una madriguera por su ocupante. Puede incluirse aquí también el material acumulado de modo pasivo, adherido a la pared mientras la madriguera está abierta. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: Mayoral (1986a, b) emplea "reforzamiento" para referirse a esta estructura. Aunque su función más habitual es la de refuerzo, ésta no es la única. Así pues, preferimos "revestimiento" por no tener implicaciones funcionales.

- **Sistema de madrigueras:** unidad compleja de madrigueras altamente ramificadas y/o interconectadas.

- **Sistema de perforaciones:** unidad compleja de perforaciones altamente ramificadas y/o interconectadas.

- **Tubo:** madriguera que posee un revestimiento bien desarrollado. (cf. Ekdale *et al.*, 1984).

- **Túnel:** madriguera horizontal o predominantemente horizontal, o elemento horizontal de un sistema de madrigueras.

Terminología estratinómica y toponómica

La estratinomía, en un sentido clásico, es sinónimo de estratigrafía (Martinsson, 1970: 325). En un sentido más estricto, podemos decir que la **estratinomía** interpreta los procesos de interacción entre los organismos y el sustrato tendentes a la formación de estructuras sedimentarias de tipo etológico. Hasta la fecha, sólo se han desarrollado nomenclaturas estratinómicas para las estructuras de bioturbación, que son las más estudiadas. Los otros tipos de estructuras etológicas susceptibles de estudiarse desde un punto de vista estratinómico (estructuras de biodepósito, de bioordenación y algunas de bioerosión) carecen todavía de una clasificación estratinómica propia, si bien algunos de los términos empleados para las estructuras de bioturbación pueden aplicárseles.

La nomenclatura estratinómica para estructuras de bioturbación ha ido surgiendo con las sucesivas clasificaciones propuestas, entre las que destacamos las de Seilacher (1953; 1964a, b) y Webby (1969). La más utilizada es la de Seilacher, que utiliza una nomenclatura descriptiva susceptible de ser interpretada genéticamente. Una síntesis de la misma puede verse en la Figura 2.

ESTRUCTURAS DE BIODEFORMACIÓN			
RELIEVES COMPLETOS			
SEMIRRELIEVES	Relieves de límite	epirrelieves	convexos
			cóncavos
	Relieves hendidos	hiporrelieves	convexos
			cóncavos

Figura 2. Clasificación estratinómica de Seilacher (1953, 1964a) para las estructuras de bioturbación, que recoge los términos descriptivos más usados.

Seilacher (1953) definió una serie de términos de marcado carácter descriptivo: **estructura de biodeformación** (equivalente a *Verformungs-Wühlgefüge* (Schäfer, 1956), si bien Seilacher empleó *Wühlgefüge*, modificando el significado original del término de Richter, 1936), **relieve completo** (*Vollform*) y **semirrelieve** (*Halbform*). Dentro de este último tipo diferenciaba entre **relieve hendido** (*Spaltrelief*) y **relieve de límite** (*Grenzrelief*); y en éste, a su vez, entre **epirrelieve** (*Epirelief*) e **hiporrelieve** (*Hyporelief*). Varios de estos tipos podían contemplar formas **exógenas** y **endógenas**. Posteriormente el mismo autor (Seilacher, 1964a) tradujo estos términos al inglés y, en relación con los relieves completos (Seilacher, 1964b), acuñó los siguientes: **relleno** (*fill*) y **cavidades** (*cavities*, o madrigueras abiertas); sin embargo, prescindió del término relieve hendido (quizá por su significado demasiado estricto), que sería recuperado por Osgood (1970) en su forma inglesa (*cleavage relief*). La definición original de relieve hendido («semirrelieve conservado en superficies de partición entre capas homogéneas»; Seilacher, 1953) presenta connotaciones litológicas que creemos conveniente eliminar para facilitar su empleo, enmendándola (ver abajo). Posteriormente, Goldring y Seilacher (1971) difundieron el término inglés *undertrack* (**subpista**, traducción del francés *sous-trace* de Heyler y Lessertisseur, 1963), que recogía la esencia del término alemán *Spaltrelief*, sin sus limitaciones de tipo litológico pero con las limitaciones de un término genético.

La clasificación estratinómica resultante, bastante completa, ha sido y sigue siendo hoy día ampliamente utilizada por los especialistas. La casi totalidad de las pistas se incluyen en alguno de los tres tipos básicos de esta clasificación (estructura de biodeformación, relieve completo y semirrelieve; Fig. 2). Sin embargo, como ocurre con cualquier clasificación descriptiva, algunas pistas han de ser descritas mediante más de un tipo básico, como por ejemplo la mayoría de las pisadas de animales sobre sedimentos laminados (relieve de límite y relieve hendido).

- **Estructura de biodeformación:** estructura de bioturbación que carece de contornos netos. (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: puede formarse mediante dos tipos de penetración (*burrowing*); a saber, por **intrusión** (que supone

el desplazamiento temporal de granos sedimentarios para permitir el paso de un animal a través de un sustrato fluido; cf. Bromley, 1990; término introducido en este trabajo) o por **compresión** (que consiste en la compactación de un sustrato blando hacia los lados para permitir el paso de un animal, dejando un espacio abierto y otro deformado alrededor; cf. Bromley, 1990; término introducido en este trabajo).

- **Relieve completo:** tipo de pista conservada como un cuerpo tridimensional de contornos netos y sección transversal cerrada, generalmente situada dentro de un estrato. (cf. Seilacher, 1953).

Precisiones: se ha escogido **relieve completo** como traducción de *Vollform* para evitar la confusión que la primera opción de traducción del adjetivo alemán *Voll* (lleno) podría tener con el término **relleno**.

- **Semirrelieve:** tipo de pista de contornos netos y sección transversal abierta, situada en el plano de unión entre dos estratos o entre dos láminas de un mismo estrato. Incluye los tipos: relieve de límite y relieve hendido.

Precisiones: aunque la mayoría de las pistas en semirrelieve se conservan como relieves de límite (lo que ha hecho que estos dos términos hayan sido utilizados en ocasiones indistintamente), es necesaria su separación inequívoca.

- **Relieve de límite:** tipo de pista conservada en semirrelieve entre dos estratos de diferente litología. Incluye los tipos: epirrelieve e hiporrelieve. (Seilacher, 1953). (Término introducido en este trabajo).

- **Epirrelieve:** tipo de pista conservada en relieve de límite (sea cóncavo o convexo) en el techo de un estrato. (Seilacher, 1953; 1964a).

Precisiones: los términos cóncavo y convexo fueron

introducidos por Seilacher (1964a) para sustituir los de negativo y positivo respectivamente.

- **Hiporrelieve:** tipo de pista conservada en relieve de límite (sea cóncavo o convexo) en el muro de un estrato. (Seilacher, 1953; 1964a).

- **Relieve hendido:** tipo de pista consistente en una sucesión continua de semirrelieves registrados en superficies de laminación dentro de un estrato o en las superficies de estratificación de estratos contiguos.

Precisiones: es un término meramente descriptivo.

- **Subpista:** cada una de las pistas, conservadas en semirrelieve, originadas por la deformación progresiva de láminas (o planos de estratificación) en el sedimento infra o suprayacente respecto al nivel donde se situaba el organismo productor.

Precisiones: es un término genético. Toda subpista va asociada, en el momento de su producción, a un semirrelieve o a un relieve completo. Anteriores autores españoles han utilizado términos como subimpresión y subhuella como traducción del término inglés *undertrack*. Subpista es más general e incluye a subhuella. Subimpresión, por las mismas razones que impresión, es preferible no utilizarlo.

En función de la génesis estratinómica de las pistas, Webby (1969) introdujo cuatro adjetivos para su clasificación (**exógena, endógena, preexógena y preendógena**), con el fin de describir cómo los procesos de erosión y sedimentación actúan selectivamente sobre estos cuatro tipos genéticos reduciéndolos a dos tipos descriptivos (semirrelieve y relieve completo). Esta clasificación se muestra especialmente útil para el análisis de las pistas de la facies *flysch* (Fig. 3).

Atendiendo a criterios de posición de una pista fósil en relación con un determinado estrato (**toponomía**), Martinsson (1965) ideó un nuevo sistema de tipificar los

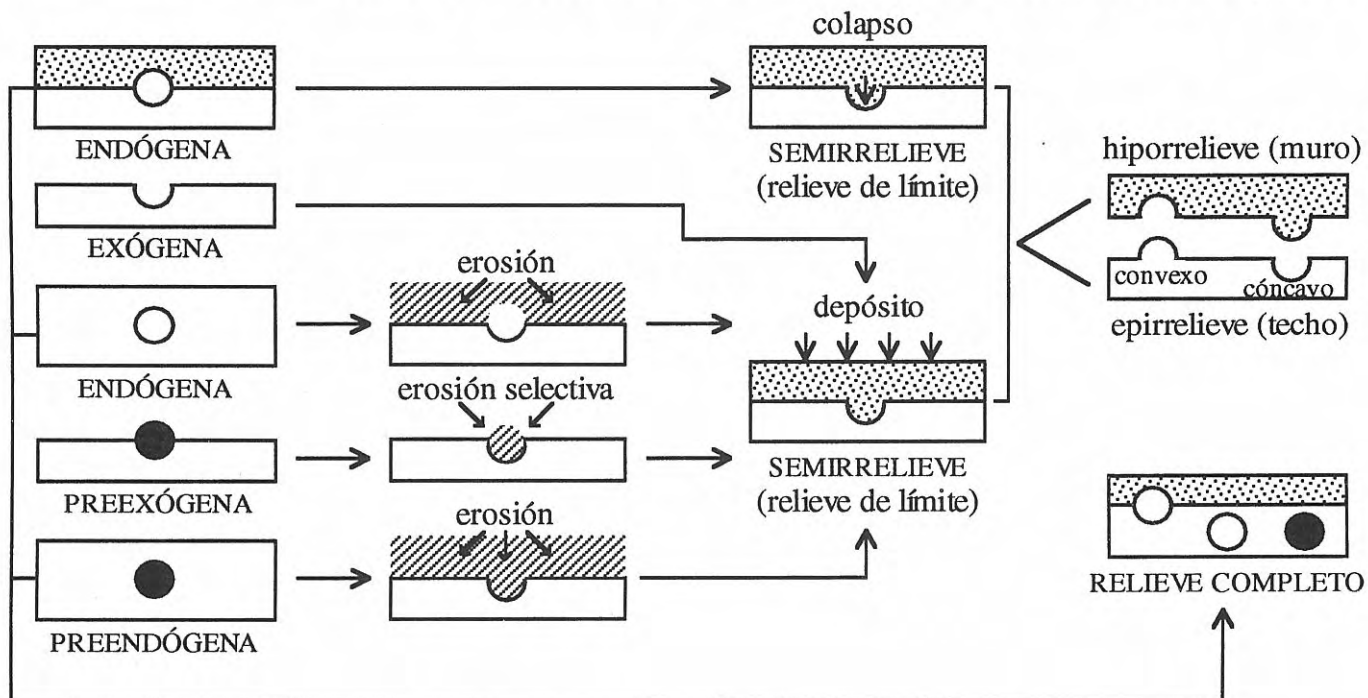


Figura 3. Génesis (izquierda) y modo de conservación (derecha) de las estructuras de bioturbación. Nomenclatura y procesos estratinómicos más comunes implicados entre una y otra. Modificado de Seilacher (1964a) y Webby (1969).

icnofósiles, que perfiló definitivamente en 1970 calificándolo de clasificación toponómica. Si bien la aproximación al tema es francamente descriptiva, la terminología creada no está exenta de apreciaciones interpretativas (por ejemplo, *exichnia*). Tanto los términos propuestos como los conceptos que representan son claros y sencillos, y permiten una completa descripción de cualquier icnofósil. No obstante, su empleo no ha sido ni con mucho generalizado. Comprende cuatro conceptos fundamentales que, transcritos directamente del griego y con ortografía inglesa, son: *endichnion*, *exichnion*, *epichnion* e *hypichnion*. La única modificación que se propone en el presente trabajo es el empleo de *hipichnion* en lugar de *hypichnion*, para acomodar este término a la ortografía española.

- **Endichnion** (pl.: **endichnia**): icnofósil conservado dentro del cuerpo principal del material de moldeado. (Martinsson, 1970).

- **Exichnion** (pl.: **exichnia**): icnofósil conservado fuera del cuerpo principal del material de moldeado, sin contacto original firme con él a lo largo de sus superficies laterales. (Martinsson, 1970).

- **Epichnion** (pl.: **epichnia**): icnofósil conservado en contacto original firme con la superficie superior del cuerpo principal del material de moldeado; puede aparecer como una cresta o un surco. (Martinsson, 1970).

- **Hipichnion** (pl.: **hipichnia**): icnofósil conservado en contacto original firme con la superficie inferior del cuerpo principal del material de moldeado; puede aparecer como una cresta o un surco. (Martinsson, 1970).

Precisiones: en las definiciones anteriores, el adjetivo original indica el momento de formación de la estructura por el organismo productor.

El concepto de **cuerpo principal del material de moldeado** (término introducido en este trabajo) es el empleado en la definición original de «main “casting” medium» de Martinsson (1970, pág. 325): «la sustancia más resistente en la que se conserva un icnofósil cuando se encuentra en una secuencia estratigráfica».

Terminología etológica

Richter (1928) fue el primer autor que aplicó conceptos etológicos al estudio de las pistas fósiles, al reconocer que los icnogéneros *Helminthoida* y *Nereites* reflejaban reacciones de homostrofia y tigmotaxia en los comportamientos de sus productores. Posteriormente Krejci-Graf (1932) llevó a cabo la primera clasificación etológica de las pistas, muy detallada pero de difícil aplicación. No fue hasta el trabajo de Seilacher (1953) que se pusieron las bases de una sólida nomenclatura etológica de los icnofósiles, que todavía hoy permanece válida. Este autor distinguió cinco tipos básicos de comportamiento, proponiendo para ellos los términos **domichnia**, **cubichnia**, **repichnia**, **pascichnia** y **fodichnia**. Posteriormente se añadieron los de **fugichnia** (Simpson, 1975), **agricchnia** (Ekdale *et al.*, 1984) y **equilibrium structures** (Frey y Pemberton, 1985) o **equilibrichnia** (Bromley, 1990). Además se han propuesto otros términos, como por ejemplo **mordichnia**

y **naticchnia** (Müller, 1962) o **praedichnia** (Ekdale, 1985), si bien son de uso menos frecuente que los arriba citados. A continuación se describe brevemente el significado de los términos etológicos de más amplio uso en icnología.

- **Agrichnia** (sing.: **agricchnion**): grupo de pistas que representan un comportamiento de construcción de madrigueras, generalmente cilíndricas, que sirven a la vez de morada y de granja o trampa, por las que se desplazan sus productores recolectando alimento. Conforman madrigueras y sistemas de madrigueras (en ocasiones en forma de red) regulares, más o menos complejas, paralelas a la estratificación, que suelen conservarse como semirrelieves (por colapso o por erosión y relleno de las madrigueras) a los que se denomina grafogliptos. Ejemplo: *Paleodictyon*, *Spirorhapse*.

Precisiones: no todos los grafogliptos pertenecen a la categoría *agricchnia*.

- **Cubichnia** (sing.: **cubichnion**): grupo de pistas con un comportamiento de reposo que reproducen en mayor o menor medida el tamaño y la morfología lateroventral de sus productores, por lo que son cortas y suelen contener los elementos de simetría del organismo responsable. Ejemplos: *Asteriacites*, *Rusophycus*.

- **Domichnia** (sing.: **domichnion**): grupo de pistas producidas por el comportamiento de construcción de una morada. Suelen ser relieves completos de formas cilíndricas rectas, casi siempre perpendiculares a la estratificación, a veces en forma de U o también ramificados. Frecuentemente están construidas por animales semisésiles suspensívoros y también por carnívoros y sedimentívoros. Ejemplos: *Arenicolites*, *Skolithos*.

- **Equilibrichnia** (sing.: **equilibrichnion**): estructuras producidas al migrar gradualmente su productor en dirección vertical a la estratificación para ajustar su posición y mantener, así, una profundidad constante en el sustrato, en respuesta a una agradación o erosión paulatinas de éste. Ejemplo: *Diplocraterion*.

Precisiones: en un sentido amplio es un tipo especial de *fugichnia*, y su interpretación no siempre resulta inequívoca.

- **Fodichnia** (sing.: **fodichnion**): grupo de pistas de alimentación producidas por organismos semisésiles que buscan, a la vez, comida y habitación dentro del sedimento. Este comportamiento produce pistas de relieve completo subparalelas a la estratificación y de formas muy variadas. Ejemplos: *Phycodes*, *Planolites*.

- **Fugichnia** (sing.: **fugichnion**): estructuras (con varios tipos de comportamiento inicial: morada, reposo, etc.) producidas al migrar bruscamente su productor en dirección vertical u oblicua a la estratificación mientras intenta escapar de la posibilidad de enterramiento por sedimentación, de desenterramiento por erosión o de la amenaza de un predador. Son pistas de relieve completo o de relieve hendido, junto a las que se conservan restos de sus anteriores emplazamientos. Ejemplo: estructuras de escape.

- **Pascichnia** (sing.: **pascichnion**): grupo de pistas de alimentación producidas por organismos micrófagos ágiles en o cerca de la interfase agua/sedimento. Su

modo de conservación es como semirrelieves, cuyos trazados altamente regulares (meandriiformes, espiralados) han sido interpretados como patrones de máximo aprovechamiento de un recurso alimenticio limitado (Richter, 1924) o como patrones tendentes a optimizar la relación costo/beneficio en la explotación de un recurso de distribución parcheada respecto al riesgo de ser depredado (Kitchell, 1979). Ejemplo: *Helminthoidea, Phycosiphon*.

- **Repichnia** (sing.: **repichnion**): grupo de pistas con comportamiento de locomoción. Son estructuras epi o intraestratales, que constituyen un sólo elemento acintado cuando son producto de reptar o bien grupos de huellas alineados cuando se generan por el paso o la carrera de un animal. Ejemplos: *Gordia, Diplichnites*.

Hay otros tipos de comportamiento identificables en las pistas (especialmente en las de tipo pascichnia, aunque no exclusivamente); son los siguientes:

- **Filotaxia**: modelo de comportamiento en el que se sigue un patrón de lazos más o menos regulares, al volver el organismo repetidamente sobre la trayectoria anterior. (Término introducido en este trabajo). Ejemplos: *Cruziana, Psammichnites*.

- **Fobotaxia**: modelo de comportamiento en el que el organismo, en su desplazamiento, evita intersectar su trayectoria anterior o la de otros productores, sin dar lugar a un patrón morfológico regular. Ejemplos: *Helminthopsis, Chondrites*.

- **Helicotaxia**: modelo de comportamiento en el que se sigue un patrón de desplazamiento espiral. (Término introducido en este trabajo). Ejemplos: *Gyrolithes, Spirocormorhapse*.

- **Homostrofia**: modelo de comportamiento en el que se produce una desviación de hasta 180°, en la dirección de movimiento, de la parte anterior del cuerpo del organismo respecto a la parte posterior del mismo, dando lugar a un patrón meandriiforme. Ejemplos: *Helminthoidea, Cochlichnus*.

- **Reotaxia**: modelo de comportamiento en el que el organismo se orienta respecto al sentido de la corriente predominante. Ejemplo: *Dimorphichnus*.

- **Tigmotaxia**: modelo de comportamiento en el que el organismo se guía en su desplazamiento por el camino anteriormente recorrido, al cual se adapta guardando una distancia regular. Ejemplos: *Nereites, Spirorhapse*.

Precisiones: en Zoología se restringe este término (=estereotaxia) para los casos en que el estímulo guía es de tipo táctil, lo cual es difícilmente contrastable en casos fósiles.

Una vez más, existen pistas que participan de más de uno de estos patrones de comportamiento, como es el caso de *Spirorhapse azteca* Seilacher, 1977, que presenta tigmotaxia y homostrofia, y el de *Torrowangea rosei* Webby, 1970 (*sensu* Gámez-Vintaned y Liñán, 1993), que presenta filotaxia y homostrofia.

Otros términos icnológicos

- **Contenido icnológico**: conjunto de pistas halladas en un estrato o estratos de una localidad. Pueden diferenciarse en él una icnofauna (producida por

animales) y una icnoflora (producida por plantas). El contenido icnológico puede estar compuesto por una o varias icnocenosis. (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: se emplea este término descriptivo en lugar de asociación fósil (comúnmente empleado en paleontología cuando se estudian fósiles corporales) para evitar su confusión con el término abstracto icnoasociación.

- **Iconocenosis**: conjunto de pistas halladas en un estrato o en estratos sucesivos genéticamente relacionados que registran la actividad de una comunidad concreta.

Precisiones: es sinónimo de **cortejo icnológico** (término introducido en este trabajo). Puede o no nombrarse con el nombre de su icnotaxón o icnotaxones más característicos. En un sentido estricto, sería más preciso emplear el término **paleoiconocenosis** para el material fósil, y restringir el de iconocenosis para las estructuras etológicas actuales. Si bien se debe tender a dichos usos, y a pesar de que el significado original de iconocenosis era neoicnológico (Davitashvili, 1945; Radwanski y Roniewicz, 1970), todavía hoy iconocenosis es un término poco utilizado fuera de la paleoicnología. Por otra parte, no debe confundirse este término con el de *ichnocoenosis* empleado por Frey *et al.* (1990) como sinónimo de icnofacies.

- **Iconoasociación**: icnotaxón o icnotaxones que están presentes de manera recurrente a lo largo de una serie de iconocenosis. (cf. Gámez Vintaned y Mayoral Alfaro, 1992).

Precisiones: se nombra mediante el nombre del icnotaxón o icnotaxones en cuestión (ejemplo: iconoasociación de *Planolites montanus*). Este concepto posee un nivel de abstracción que no tienen ni el de contenido icnológico ni el de iconocenosis. Nótese, por tanto, la diferencia con el término descriptivo asociación fósil, de uso habitual en paleontología cuando se estudian fósiles corporales. Evidentemente, la abstracción que subyace en una iconoasociación es de rango menor, en cuanto a generalidad, que la de una icnofacies.

- **Iconofacies**: asociación característica de pistas fósiles, recurrente en el espacio y en el tiempo, que refleja directamente condiciones ambientales tales como batimetría, salinidad y tipo de sustrato. (Bromley, 1990).

Precisiones: las icnofacies se denominan con el nombre de su icnogénero más representativo. Pese a los diferentes usos que ha sufrido el término icnofacies (Bromley, 1990, págs. 186-187), es más adecuado reservarlo para expresar el concepto general arriba indicado, que coincide con el de Seilacher (1963a, 1964a, 1967) y al que Bromley (1990) ha dado en llamar «icnofacies seilacheriana». Por otra parte, propuestas como la de Frey *et al.* (1990) de utilizar el término iconocenosis como sinónimo de icnofacies deben rechazarse por utilizarse ya iconocenosis para otro concepto.

- **Iconogénero**: grupo taxonómico con categoría de género basado en el registro fósil de un determinado tipo de actividad animal.

- **Iconoespecie**: grupo taxonómico con categoría de especie basado en el registro fósil de un determinado tipo de actividad animal.

- **Iconoespectro**: abundancia relativa con que los diferentes etotipos (domichnia, cubichnia, etc.) están representados en una iconocenosis. (Seilacher, 1964a).

- **Ícnofábrica**: todos los aspectos de la textura y de la estructura interna de un sedimento que resultan de la bioturbación y la bioerosión a todas las escalas. Comprende fábrica de bioturbación y fábrica de bioerosión. (Ekdale *et al.*, 1984).

- **Ícnogremio**: grupo de icnoespecies que expresan un tipo similar de comportamiento, pertenecen al mismo grupo trófico y ocupan un nivel similar en el sustrato. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

- **Ícnotaxobase**: rasgo morfológico de un icnofósil que se considera una base válida para icnotaxonomía. (Bromley, 1990). (Término introducido en este trabajo).

- **Índice de fábrica de bioturbación**: medida semicuantitativa de la bioturbación sufrida por un sedimento, expresada en relación con el porcentaje original de fábrica sedimentaria alterada. Contempla una escala de 1 a 6, en orden ascendente de intensidad de bioturbación. (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: en el trabajo de definición de este índice como “**índice de icnofábrica**” (Droser y Bottjer, 1986), los autores no dejan claro qué definición de “icnofábrica” siguen, si la más restrictiva de Ekdale y Bromley (1983; referida sólo a la bioturbación; que es la que parecen emplear) o la más amplia de Ekdale *et al.* (1984; referida a bioturbación más bioerosión). Para evitar confusiones, parece conveniente sustituirlo por el más preciso de **índice de fábrica de bioturbación**.

- **Penetración**: proceso biogénico que tiende a homogeneizar por medios físicos un sustrato no consolidado, formando madrigueras, estructuras de biodeformación o pistas de reptar intraestratales. (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: Bromley (1990) diferencia cuatro estilos de **penetración** (*burrowing*): **intrusión**, **compresión**, **excavación** y **relleno hacia atrás**.

- **Textura de bioturbación**: textura de conjunto conferida al sedimento por una bioturbación extensiva; típicamente consiste en madrigueras (u otras pistas) densas, retorcidas o interpenetradas, pocas de las cuales son distinguibles morfológicamente. (Frey, 1973). (Término introducido en este trabajo).

Precisiones: equivale al índice 5 de icnofábrica de Droser y Bottjer (1986). Frey y Pemberton (1985, 1990) consideran sinónimos “textura bioturbada” e “icnofábrica”; esta postura induce a la confusión de los dos conceptos, que deben mantenerse separados (Ekdale *et al.*, 1991).

CONCLUSIONES

Se revisa el objeto de estudio de la icnología desde un punto de vista etológico, y se propone el nuevo término **estructura etológica** para sustituir al más impreciso de **estructura biogénica**, a la vez que se propone un nuevo esquema de clasificación para este tipo de estructuras.

Del análisis histórico y semántico de los vocablos generales españoles utilizados en icnología se desprenden las siguientes conclusiones:

- **Pista** es el término más adecuado para designar las estructuras producidas en un sustrato que reflejan el

comportamiento y la morfología de su productor. Se diferencia entre pistas actuales y pistas fósiles (=icnofósiles). Se recomienda, por tanto, restringir su empleo a un nivel general incluyendo cualquier tipo de estructura etológica independientemente de su origen.

- Se recomienda limitar el empleo de **huella** para designar las pisadas de animales provistos de apéndices locomotores, y la sustitución paulatina del término **traza** por el de pista.

- Se recomienda restringir el empleo del término **icnita** para designar cualquier pista individual de locomoción (o sea, cualquier huella) de vertebrados.

- Se sugiere abandonar, en icnología, el uso de los términos **impresión** y **rastro** (salvo rastro de pisadas) por imprecisos.

Se proponen los nuevos conceptos de **filotaxia** y **helicotaxia** para incorporarlos a la terminología etológica de la icnología.

AGRADECIMIENTOS

El manuscrito original se ha visto mejorado con los comentarios de los Dres. María Lourdes Casanovas, Sixto Fernández, Jordi Martinell, María Luisa Martínez Chacón, Eduardo Mayoral, Joaquín Moratalla y José Vicente Santafé, lo que no implica necesariamente que estén de acuerdo con todas las opiniones expresadas en el mismo. Este trabajo es una contribución al Proyecto DGICYT PB93-0591 y al Proyecto IGCP nº 366 («Aspectos ecológicos de la radiación cámbrica»).

BIBLIOGRAFÍA

- Abel, O. 1912. *Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. E. Schweizerbart, Stuttgart, 708 pp.
- Abel, O. 1935. *Vorzeitliche Lebensspuren*. Gustav Fischer, Iena, 644 pp.
- Aceñolaza, F. G. y Durand, F. R. 1973. Trazas fósiles del basamento cristalino del Noroeste Argentino. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba*, 2 (1-2), 45-55.
- Aceñolaza, F. G. y Toselli, A. J. 1981. Geología del Noroeste Argentino. *Publicaciones especiales de la Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Tucumán*, 1287, 1-212.
- Adrover, R. 1963. Un yacimiento de Coprolitos en el Pontense de Teruel. *Estudios geológicos*, 19, 205-209.
- Agassiz, L. 1833. Briefliche Mittheilung an Prof. Bronn vom 8.11.1833. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geognosie, Geologie und Petrefaktenkunde*, 1833, 675-677.
- Almela, A. y Ríos, J. M. 1946. Datos para el conocimiento estratigráfico y tectónico del Pirineo navarro. VI. Algunos datos paleontológicos de la región subpirenaica navarra. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 16, 75-87.
- Amar de la Torre, R. 1841. Noticias acerca de las impresiones de pisadas de animales en las rocas de varios países. *Anales de Minas*, 2, 218-236.

- Ausich, W. I. and Bottjer, D. J. 1982. Tiering in suspension-feeding communities on soft substrata throughout the Phanerozoic. *Science*, **216**, 173-174.
- Azpeitia Moros, F. 1933. Datos para el estudio paleontológico del flysch de la Costa Cantábrica y de algunos otros puntos de España. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, **53**, 1-65.
- Bather, F. A. 1927. Arenicoloides: a Suggestion. *Paläontologische Zeitschrift*, **8** (1-2), 128-130.
- Borrello, A. V. 1966. *Paleontología Bonaerense. Fascículo V. Trazas, restos tubiformes y cuerpos fósiles problemáticos de la Formación La Tinta. Sierras Septentrionales-Provincia de Buenos Aires*. Provincia de Buenos Aires, Gobernación, Comisión de Investigación Científica, La Plata, 42 pp.
- Boucot, A. J. 1990. *Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution*. Elsevier, Amsterdam, 725 pp.
- Bromley, R. G. 1975. Trace fossils at omission surfaces. In: *The Study of Trace Fossils* (Ed. R. W. Frey). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 399-428.
- Bromley, R. G. 1990. *Trace Fossils: biology and taphonomy*. Special Topics in Palaeontology, 3, Chapman & Hall, London, 280 pp.
- Bromley, R. G., Pemberton, S. G. and Rahmani, R. A. 1984. A Cretaceous woodground: the *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology*, **58**, 488-498.
- Buckland, W. 1829. On the discovery of coprolites, or fossil faeces, in the Lias at Lyme Regis, and in other formations. *Transactions of the Geological Society of London*, series 2, **3**, 223-236.
- Buckland, W. 1836. *The Bridgewater Treatises on the Power, Wisdom and Goodness of God as manifested in the Creation. Treatise 6: Geology and mineralogy considered with reference to natural theology. Vol. I, Vol. II*. William Pickering, London.
- Bülow, K. von. 1958. *Geología para todos. Iniciación teórica y práctica en las Ciencias de la Tierra*. Versión española de la 4ª edición alemana y notas adicionales. Traducción por J. Gómez de Llarena. Libros de hoy, Editorial Labor, S. A., Barcelona, Madrid, Buenos Aires, Río de Janeiro, México, Montevideo, 349 pp.
- Calderón, S. 1897. Una huella de "Cheirotherium" de Molina de Aragón. *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural*, **26**, 27-29.
- Casamiquela, R. M. 1964. *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Talleres Gráficos del Colegio Industrial Pío IX, Buenos Aires, 229 pp.
- Casanovas Cladellas, M. L., Pérez-Lorente, F., Santafé Llopis, J. V. y Fernández Ortega, A. 1989. *Huellas fósiles de dinosaurios de La Rioja: yacimientos de Valdecevilla, La Senoba y de la Virgen del Campo*. Ciencias de la Tierra, Paleontología, 12, Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 190 pp.
- Chamberlain, C. K. 1975. Trace fossils in DSDP cores of the Pacific. *Journal of Paleontology*, **49**, 1074-1096.
- Corrales Zarauza, I., Rosell Sanuy, J., Sánchez de la Torre, L., Vera Torres, J. A. y Vilas Minondo, L. 1977. *Estratigrafía*. Editorial Rueda, Madrid, 718 pp.
- Davitashvili, L. Sh. 1945. Tsenozy zhivyykh organizmov i organicheskikh ostatkov. Soobshch. *Akad. Nauk Gruzin. SSR*, **6** (7), 527-534. (Traducción francesa por M. Markovic: Biocoenoses d'organismes vivants et de restes organiques. *Bureau de Recherches géologiques, géophysiques et minières, Traduction n° 2077*, 1-4, año 1964).
- Donayre, F. M. 1873. Bosquejo de una descripción física y geológica de la provincia de Zaragoza. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **1**, 1-128.
- Droser, M. L. and Bottjer, D. J. 1986. A semiquantitative classification of ichnofabric. *Journal of Sedimentary Petrology*, **56**, 558-569.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1979. *Etología. Introducción al estudio comparado del comportamiento*. 2ª edición. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 643 pp.
- Ekdale, A. A. 1985. Paleoeology of the marine endobenthos. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **50**, 63-81.
- Ekdale, A. A. and Bromley, R. G. 1983. Trace fossils and ichnofabric in the Kjolby Gaard Marl, Uppermost Cretaceous, Denmark. *Geological Society of Denmark, Bulletin*, **31**, 107-119.
- Ekdale, A. A., Bromley, R. G. and Pemberton, S. G. 1984. Ichnology. The Use of Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Course*, **15**, 1-317.
- Ekdale, A. A., Bromley, R. G., Bockelie, J. F., Droser, M. L. and Bottjer, D. J. 1991. "Ichnofabric" it is! *Palaios*, **6**, 100-101.
- Ewing, M. and Davis, R. A. 1967. Lebensspuren photographed on the ocean floor. In: *Deep-Sea Photography* (Ed. J. B. Hersey). The John Hopkins Press, Baltimore, 259-294.
- Farrés Malian, F. 1963. Observaciones paleoicnológicas y estratigráficas en el Flysch Maestrichtiense de la Poble de Segur (Prov. de Lérida). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **71**, 95-136.
- Fedonkin, M., Liñán, E. y Perejón, A. 1983. Icnofósiles de las rocas precámbrico-cámbricas de la Sierra de Córdoba. España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **81**, 125-138.
- Frey, R. W. 1971. Ichnology-the study of fossil and recent lebensspuren. In: Trace fossils, a field guide to selected localities in Pennsylvanian, Permian, Cretaceous, and Tertiary rocks of Texas, and related papers. (Ed. B.F. Perkins). *Louisiana State University, School of Geosciences, Miscellaneous Publications*, **71-1**, 91-125.
- Frey, R. W. 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Petrology*, **43**, 6-19.
- Frey, R. W. and Pemberton, S. G. 1985. Biogenic structures in outcrops and cores. I. Approaches to ichnology. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **33**, 72-115.
- Frey, R. W. and Pemberton, S. G. 1990. Bioturbate texture or ichnofabric? *Palaios*, **5**, 385-386.
- Frey, R. W. and Seilacher, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, **13**, 183-207.
- Frey, R. W., Pemberton, S. G. and Saunders, T. D. A. 1990. Ichnofacies and bathymetry: a passive relationship. *Journal of Paleontology*, **64**, 155-158.

- Fuchs, T. H. 1895. Studien über Fucoiden und Hieroglyphen. *Akademie der Wissenschaften zue Wien, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Denkschriften*, **62**, 369-448.
- Fürsich, F. T. 1974a. Ichnogenus *Rhizocorallium*. *Paläontologische Zeitschrift*, **48** (1-2), 16-28.
- Fürsich, F. T. 1974b. On *Diplocraterion* TORELL 1870 and the significance of morphological features in vertical, spreiten-bearing, U-shaped trace fossils. *Journal of Paleontology*, **48**, 952-962.
- Gámez-Vintaned, J. A. 1995. Los materiales prehercánicos de la Sierra del Moncayo (Cadena Ibérica Oriental, España) y su contenido paleoicnológico. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **90**, 21-50.
- Gámez-Vintaned, J. A. et Liñán, E. 1993. 5 Paléoicnologie. In: Les flores du Permien basal et la paléoicnologie de la fosse de Fombuena (province de Zaragoza, Espagne). (Auts. H. W. J. van Amerom, J. Broutin, J. Ferrer, J. A. Gámez-Vintaned, J. Gisbert et E. Liñán). *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, **48**, 19-26.
- Gámez Vintaned, J. A. y Mayoral Alfaro, E. 1992. Primeras aportaciones a la Paleoicnología del grupo Murero (Cámbrico inferior-medio) en Murero. (Provincia de Zaragoza. Cadena Ibérica Occidental). *Geogaceta*, **12**, 100-102.
- Gámez, J. A., Fernández-Nieto, C., Gozalo, R., Liñán, E., Mandado, J. y Palacios, T. 1991. Bioestratigrafía y evolución ambiental del Cámbrico de Borobia (Provincia de Soria, Cadena Ibérica Oriental). *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **16**, 251-271.
- García-Ramos, J. C., García Domingo, A., González Lastra, J. A., Hernáiz, P., Ruiz, P. y Valenzuela, M. 1984. Significado ecológico y aplicaciones sedimentológicas de la traza fósil *Tubotomaculum* del Eoceno-Mioceno inferior de Andalucía. *Publicaciones de Geología*, **20**, 373-378.
- García-Ramos, J. C., Valenzuela, M. y Suárez de Centi, C. 1989. Sedimentología de las huellas de actividad orgánica. In: *Sedimentología. Vol. II* (Ed. A. Arche). Nuevas Tendencias, 12, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 261-342.
- Goldring, R. and Seilacher, A. 1971. Limulid undertracks and their sedimentological implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **137** (3), 422-442.
- Gómez de Llarena, J. 1917. La estratigrafía del Moncayo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **17**, 568-572.
- Gómez de Llarena, J. 1946. Revisión de algunos datos paleontológicos del flysch cretáceo y nummulítico de Guipúzcoa. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **15**, 109-165.
- Gómez de Llarena, J. 1949. Datos paleoicnológicos. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **19**, 115-127.
- Gómez de Llarena, J. 1954. Observaciones geológicas en el flysch cretáceo-nummulítico de Guipúzcoa. I. *Monografías del Instituto "Lucas Mallada" de Investigaciones Geológicas*, **13**, 1-99.
- Hanor, J. S. and Marshall, N. F. 1971. Mixing of sediment by organisms. *School of Geoscience miscellaneous Publications, Louisiana State University*, **71-1**, 127-135.
- Häntzschel, W. 1962. Trace Fossils and Problematica. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W (Miscellanea)* (Ed. R. C. Moore). Geological Society of America and University of Kansas Press, New York, Lawrence, W177-W245.
- Häntzschel, W. 1975. *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part W (Miscellanea. Supplement 1)*. The Geological Society of America, Inc. and The University of Kansas, Boulder, Lawrence, 269 pp.
- Heinberg, C. 1970. Some Jurassic trace fossils from Jameson Land (East Greenland). In: Trace Fossils. (Eds. T. P. Crimes and J. C. Harper). *Geological Journal Special Issue*, **3**, 227-234.
- Hernández-Pacheco, E. 1908. Consideraciones respecto a la organización, género de vida y manera de fosilizarse algunos organismos dudosos de la época silúrica y estudio de las especies de algas y huellas de gusanos arenícolas del silúrico inferior de Alcuéscar (Cáceres). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **8**, 75-91.
- Hernández-Pacheco, E. 1927. Los arenicolites y los bilobites fósiles. In: *Historia Natural. Vida de los animales, de las plantas y de la Tierra. Tomo IV. Geología* (Auts. R. Candel Vila, L. Fernández Navarro, F. Hernández-Pacheco y E. Hernández-Pachecho). Publicaciones del Instituto Gallach de Librería y Ediciones, Barcelona, 480.
- Hernández-Pacheco, F. y Meléndez, B. 1957. Un yacimiento de coprolitos en el Mioceno de Calatayud. *Cursillos y Conferencias del Instituto "Lucas Mallada"*, **4**, 162-169.
- Hernández Sampelayo, P. 1935. El sistema cambriano en España. *Explicación del nuevo mapa geológico de España en escala 1:1.000.000*, **1**, 291-525.
- Hernández Sampelayo, P. 1952. Valor de las pistas, en medios originales de arena o fango, como significados de estratigrafía. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico de la Diputación Provincial de Barcelona*, **9**, 1-7.
- Hertweck, G. 1972. Georgia coastal region, Sapelo Island, U. S. A.: Sedimentology and biology. V. Distribution and environmental significance of lebensspuren and in-situ skeletal remains. *Senckenbergiana maritima*, **4**, 125-167.
- Heyler, D. et Lessertisseur, J. 1963. Pistes de tétrapodes permians dans la région de Lodève (Hérault). *Mémoires du Muséum Nationale d'Histoire naturelle, Série C*, **11** (2), 125-222.
- Hitchcock, E. 1837. Fossil footsteps in sandstone and graywacke. *American Journal of Science*, **32**, 174-176.
- Howard, J. D. and Frey, R. W. 1975. Estuaries of the Georgia coast, U. S. A.: Sedimentology and biology. II Regional animal-sediment characteristics of Georgia estuaries. *Senckenbergiana Maritima*, **7**, 33-103.
- Hunt, A. P. 1992. Late Pennsylvanian coprolites from the Kinney Brick Quarry, central New Mexico, with notes on the classification and utility of coprolites. *New Mexico Bureau of Mines and Mineral Resources Bulletin*, **138**, 221-229.

- Ingunza, R. de. 1874. Algunas indicaciones sobre la extraña naturaleza de los coprolitos de Terrer, en la provincia de Zaragoza. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **1**, 257-265.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1985. *International Code of Zoological Nomenclature*. 3rd edition. International Trust for Zoological Nomenclature in association with British Museum (Natural History), London, and University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 338 pp.
- Kindelán, V. 1919. Nota sobre el Cretáceo y el Eoceno de Guipúzcoa. *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, serie 2ª, **20**, 163-198.
- Kindelán y Duany, J. A. 1957. *Mapa Geológico de España, escala 1:50.000, Explicación de la Hoja N° 527, Sequeros (Salamanca)*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid. 89 pp.
- Kitchell, J. A. 1979. Deep-sea foraging pathways: an analysis of randomness and resource exploitation. *Paleobiology*, **5**, 107-125.
- Krejci-Graf, K. 1932. Definition der Begriffe Marken, Spuren, Fährten, Bauten, Hieroglyphen und Fucoiden. *Senckenbergiana*, **14**, 19-39.
- Leonardi, G. (Ed.). 1987. *Glossary and Manual of Tetrapod Footprint Palaeoichnology*. Departamento Nacional da Produção Mineral, Brasília, 75 pp.
- Lessertisseur, J. 1955. Traces fossiles d'activité animale et leur signification paléobiologique. *Mémoires de la Société géologique de France*, Nouvelle Série, **74**, 1-150.
- Liñán, E. 1984. Los icnofósiles de la Formación Torreárboles (¿Precámbrico?-Cámbrico inferior) en los alrededores de Fuente de Cantos, Badajoz. *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **8**, 47-74.
- Liñán, E. y Palacios, T. 1987. Asociaciones de pistas fósiles y microorganismos de pared orgánica del Proterozoico, en las facies esquisto-grauváquicas del norte de Cáceres. Consecuencias regionales. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **82**, 211-232.
- Liñán, E. y Tejero, R. 1988. Las formaciones precámbricas del antiformal de Paracuellos (Cadenas Ibéricas). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **84**, 39-49.
- Lyell, C. 1847. *Elementos de Geología*. Traducción española por J. Ezquerro del Bayo. Imprenta de Don Antonio Yenes, Madrid, 652 pp.
- Martinell, J. 1989. Interacción organismos/sustrato duro: la bioerosión y sus implicaciones. In: *Paleontología* (Ed. E. Aguirre). Nuevas Tendencias, 10, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 205-222.
- Martinsson, A. 1965. Aspects of a Middle Cambrian Thanatotope on Öland. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, **87**, 181-230.
- Martinsson, A. 1970. Toponymy of trace fossils. In: Trace Fossils (Eds. T. P. Crimes and J. C. Harper). *Geological Journal Special Issue*, **3**, 323-330.
- Mayoral, E. 1986a. *Ophiomorpha isabeli*; nov. icnoesp. (Plioceno marino) en el Sector Suroccidental del Valle del Guadalquivir (Palos de la Frontera, Huelva, España). *Estudios geológicos*, **42** (6), 461-470.
- Mayoral, E. 1986b. Icnofacies de *Skolithos* y *Cruziana* en el Neógeno superior (Plioceno marino) del Sector Huelva-Bonares (Valle del Río Guadalquivir, España). *Revista Española de Paleontología*, **1**, 13-28.
- Mayoral, E. 1987. Acción bioerosiva de Mollusca (Gastropoda, Bivalvia) en el Plioceno inferior de la Cuenca del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, **2**, 49-58.
- Mayoral, E. 1988. *Pennatichnus* nov. icnogen., *Pinaceocladichnus* nov. ichogen. e *Iramena*. Huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostoma, Plioceno inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología*, **3**, 13-22.
- Mayoral, E. y Sequeiros, L. 1979. Significado paleoecológico de algunos epizoos y "borers" del Jurásico inferior y medio de Belchite (Zaragoza, Cordillera Ibérica). *Cuadernos de Geología*, **10**, 121-135.
- Meléndez, B. 1947. *Tratado de Paleontología. Tomo I. Invertebrados-1º Animales Inferiores*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto "Lucas Mallada" de Investigaciones Geológicas, Madrid, 511 pp.
- Meléndez, B. 1950. *Tratado de Paleontología. Tomo II. Invertebrados-2º Artrópodos y Moluscos*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto "Lucas Mallada" de Investigaciones Geológicas, Madrid, 710 pp.
- Meléndez, B. 1970. *Paleontología. Tomo I. Parte general e Invertebrados*. 2ª edición. Paraninfo, Madrid, 714 pp.
- Meléndez, B. 1982. *Paleontología. Tomo I. Parte general e Invertebrados*. 3ª edición. Paraninfo, Madrid, 722 pp.
- Meléndez, B. 1989. Paleofisiología y Paleoicnología. In: *Paleontología*. (Ed. E. Aguirre). Nuevas Tendencias, 10, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 179-203.
- Moratalla García, J., Sanz García, J. L., Melero Domínguez, I. y Jiménez García, S. 1988. *Yacimientos Paleoicnológicos de La Rioja (Huellas de dinosaurio)*. Gobierno de la Rioja, IBERDUERO, Logroño, Bilbao, 95 pp.
- Moreno, F., Vegas, R. y Marcos, A. 1976. Sobre la edad de las series Ordovícicas y Cámbricas relacionadas con la discordancia "sárdica" en el Anticlinal de Valdelacasa (Montes de Toledo, España). *Breviora Geológica Astúrica*, **20** (1), 8-16.
- Müller, A. H. 1962. Zur Ichnologie, Taxiologie und Ökologie fossiler Tiere. Teil 1. *Freiberger Forschungshefte*, **C151**, 5-49.
- Nathorst, A. G. 1886. Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme "Algues fossiles". *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **21** (14), 1-58.
- Navás, L. 1906. Notas Zoológicas. XII. Novedades zoológicas de Aragón. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, **5**, 199-213.
- Navás, L. 1931. El Moncayo. Memoria premiada en los Juegos Florales de Tarazona, Agosto 1928. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y naturales de Zaragoza*, **15**, 49-90.
- Oppel, A. 1862. Ueber Fährten im lithographischen Schiefer (*Ichnites lithographicus*). *Museum des Königlich*

- Bayerischen Staates, *Paläontologische Mittheilungen*, **1** (2), 121-125.
- Osgood, R. G., Jr. 1970. Trace fossils of the Cincinnati area. *Palaeontographica Americana*, **6** (41), 277-444.
- Owen, R. 1852. Description of the impressions and footprints of the *Protichnites* from the Potsdam Sandstone of Canada. *The Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **8**, 214-225.
- Palacios, P. 1893. Reseña geológica de la región meridional de la provincia de Zaragoza. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **19**, 1-112.
- Palacios, P. 1918. La constitución estratigráfica del Moncayo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **18**, 101-103.
- Palacios Medrano, T. 1982. *El Cámbrico entre Viniegra de Abajo y Mansilla (Sierra de la Demanda, Logroño). Trilobites e icnofósiles*. Biblioteca de Temas Riojanos, 48, Instituto de Estudios Riojanos, Logroño, 86 pp.
- Palau, M. de. 1905. *Geología*. Librería de la Asociación de Escritores y Artistas, Madrid, 333 pp.
- Pemberton, S. G. and Frey, R. W. 1982. Trace fossil nomenclature and the *Planolites-Palaeophycus* dilemma. *Journal of Paleontology*, **56**, 843-881.
- Pemberton, S. G., Frey, R. W. and Bromley, R. G. 1988. The ichnotaxonomy of *Conostichus* and other plug-shaped ichnofossils. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **25**, 866-892.
- Pendón, G. 1977. Diferentes tipos de trazas orgánicas existentes en las turbiditas del Campo de Gibraltar. *Estudios geológicos*, **33**, 23-33.
- Pérez-Estaún, A. 1978. Estratigrafía y estructura de la rama S. de la Zona Asturoccidental-Leonesa. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **92**, 1-149.
- Pianka, E. R. 1982. *Ecología evolutiva*. Traducción española por J. Ayala. Ediciones Omega, S. A., Barcelona, 365 pp.
- Radwański, A. and Roniewicz, P. 1970. General remarks on the ichnocoenose concept. *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences, Série des Sciences Géologiques et Géographiques*, **18** (1), 51-56.
- Ratcliffe, B. C. and Fagerstrom, J. A. 1980. Invertebrate Lebens-spuren of Holocene floodplains: their morphology, origin and paleoecological significance. *Journal of Paleontology*, **54**, 614-630.
- Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 1996. *Vocabulario Científico y Técnico*. Tercera edición. Espasa Calpe, S. A., Madrid, 1627 pp.
- Real Academia Española. 1992. *Diccionario de la Lengua Española*. Vigésima Primera Edición. Real Academia Española, Madrid, 1513 pp.
- Rhoads, D. C. and Boyer, L. F. 1982. The effects of marine benthos on physical properties of sediments: a successional perspective. In: *Animal-Sediment Relations. The Biogenic Alteration of Sediments* (Eds. P. L. McCall and M. J. S. Tevesz). Topics in Geobiology, 2, Plenum Press, New York, London, 3-52.
- Richter, R. 1924. Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. IX. Zur Deutung rezenter und fossiler Mäander-Figuren. *Senckenbergiana*, **6** (3/4), 141-157.
- Richter, R. 1928. Psychische Reaktionen fossiler Tiere. Helminthoiden und Nereiten als Fragen der Fährtenkunde an die Tierpsychologie. *Palaeobiologica*, **1**, 225-244.
- Richter, R. 1936. Marken und Spuren im Hunsrück-Schiefer. II. Schichtung und Grund-Leben. *Senckenbergiana*, **18** (3/4), 215-244.
- Richter, R. 1952. Fluidal-Textur in Sediment-Gesteinen und über Sedifluktion überhaupt. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung* (6), **3**, 67-81.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **37**, 317-350.
- Saporta, G. de. 1882. *À propos des algues fossiles*. G. Masson, Paris, 82 pp.
- Schäfer, W. 1952. Biogene Sedimentation im Gefolge von Bioturbation. *Senckenbergiana*, **33** (1/3), 1-12.
- Schäfer, W. 1956. Wirkungen der Benthos-Organismen auf den jungen Schichtverband. *Senckenbergiana lethaea*, **37** (3/4), 183-263.
- Seilacher, A. 1953. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **96**, 421-452.
- Seilacher, A. 1954. Die geologische Bedeutung fossiler Lebensspuren. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft*, **105** (2), 213-227.
- Seilacher, A. 1955a. IV. Spuren und Lebensweise der Trilobiten. In: Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). (Auts. O. H. Schindewolf und A. Seilacher). *Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen*, **10**, 342-372.
- Seilacher, A. 1955b. V. Spuren und Fazies im Unterkambrium. In: Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). (Auts. O. H. Schindewolf und A. Seilacher). *Akademie der Wissenschaften und der Literatur in Mainz, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen*, **10**, 373-399.
- Seilacher, A. 1956a. Der Beginn des Kambriums als biologische Wende. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **103** (1/2), 155-180.
- Seilacher, A. 1956b. *Ichnocumulus* n. g., eine weitere Ruhespur des schwäbischen Jura. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1956** (3), 153-159.
- Seilacher, A. 1958. Zur ökologischen Charakteristik von Flysch und Molasse. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **51** (3), 1062-1078.
- Seilacher, A. 1963a. Lebensspuren und Salinitätsfazies. *Fortschritte in der Geologie von Rheinland und Westfalens*, **10**, 81-94.
- Seilacher, A. 1963b. Aportaciones al estudio de la facies flysch. (Traducción española por J. Gómez de Llarena). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **72**, 129-177.
- Seilacher, A. 1964a. Biogenic Sedimentary Structures. In: *Approaches to Paleoecology*. (Ed. J. Imbrie and N. D. Newell). John Wiley & Sons, New York, 296-316.
- Seilacher, A. 1964b. Sedimentological classification and nomenclature of trace fossils. *Sedimentology*, **3**, 253-256.
- Seilacher, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5** (5-6), 413-428.
- Seilacher, A. 1977. Pattern analysis of *Paleodictyon* and related trace fossils. In: Trace fossils 2. (Eds. T. P. Crimes and J. C. Harper). *Geological Journal Special Issue*, **9**, 289-334.

- Seilacher, A. 1990. Paleozoic trace fossils. In: *The Geology of Egypt*. (Ed. R. Said). A. A. Balkema, Rotterdam, Brookfield, 649-670.
- Simpson, S. 1975. Classification of trace fossils. In: *The study of trace fossils*. (Ed. R. W. Frey). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 39-54.
- Valenzuela, J. I., Gámez, J. A., Liñán, E. y Sdzuy, K. 1990. Estratigrafía del Cámbrico de la región de Brea. Cadena Ibérica Oriental. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **85** (1-4), 45-54.
- Vassoevich, N. B. 1953. O někotorych fliševych tĕksturach (znakach). [On some flysch textures (traces)]. *Lwowskiego Geol. Obščestwa, Trudy, geol. ser.*, **3**, 17-85.
- Vilanova y Piera, J. (Dir.). 1876. *La Creación. Historia Natural. Tomo VIII. Mineralogía, Geología y Paleontología*. Montaner y Simón, Editores, Barcelona, 484 pp.
- Webby, B. D. 1969. Trace fossils (Pascichnia) from the Silurian of New South Wales, Australia. *Paläontologische Zeitschrift*, **43** (1-2), 81-94.
- Webby, B. D. 1970. Late Precambrian trace fossils from New South Wales. *Lethaia*, **3**, 79-109.

Apéndice. Lista de términos icnológicos en español y algunas de sus equivalencias en inglés, alemán y francés. Entre paréntesis figuran los autores que utilizaron los términos por primera vez, y entre corchetes la referencia más antigua del término de la que los autores del presente trabajo tienen conocimiento. La presente tabla representa una ampliación de la elaborada por Frey (1973).

ESPAÑOL	INGLÉS	ALEMÁN	FRANCÉS
agríchnion (pl.: agríchnia)	agríchnion (pl.: agríchnia) (Ekdale <i>et al.</i> , 1984)	Agríchnion (pl.: Agríchnia)	agríchnion (pl.: agríchnia)
bioglifo	bioglyph (Bromley <i>et al.</i> , 1984)		
bioturbación	bioturbation	Verwühlung; Bioturbation (Richter, 1952)	bioturbation
capa bentónica de límite (en este trabajo)	benthic boundary layer [Rhoads y Boyer, 1982]		
celdilla (en este trabajo)	cell (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980)		
cololito [en este trabajo]	cololite	Cololith (Agassiz, 1833)	
compresión (en este trabajo)	compression (Bromley, 1990)		
conexiones (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	spreite (Bather, 1927)	Spreite	traverse
configuración (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	configuration [Frey, 1973]	Konfiguration	configuration
contenido icnológico (en este trabajo)	ichnoassemblage	Spurengemeinschaft (Seilacher, 1954)	
coprolito [Donayre, 1873]	coprolite (Buckland, 1829); coprolithe	Koprolith	coprolithé [Marković, 1964, in Davitashvili]
cortejo icnológico (en este trabajo)	suite (Bromley, 1975)		
cresta	ridge	Kamm; Grat; Rücken	bourellet
criptobioturbación (Mayoral, 1986b)	cryptobioturbation (Howard y Frey, 1975)		
cubíchnion (pl.: cubíchnia)	cubíchnion (pl.: cubíchnia)	Cubíchnion (pl.: Cubíchnia) (Seilacher, 1953)	cubíchnion (pl.: cubíchnia)
cuerpo principal del material de moldeado (en este trabajo)	main "casting" medium (Martinsson, 1970)		
chimenea (en este trabajo)	chimney (Ratcliffe y Fagerstrom, 1980)		
difusión de retroceso turbulento (en este trabajo)	eddy diffusion [Hanor y Marshall, 1971]		
domíchnion (pl.: domíchnia)	domíchnion (pl.: domíchnia)	Domíchnion (pl.: Domíchnia) (Seilacher, 1953)	domíchnion (pl.: domíchnia)
edificio de madrigueras (en este trabajo)	boxwork [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
epirrelieve	epirelief (Seilacher, 1964a)	Epirelief (Seilacher, 1953)	épirelief
equilibríchnion (pl.: equilibríchnia)	equilibríchnion (pl.: equilibríchnia) (Bromley, 1990)	Equilibríchnion (pl.: Equilibríchnia)	equilibríchnion (pl.: equilibríchnia)

estratificación gradada biogénica (en este trabajo)	biogenic graded bedding		
estratificación paleoecológica (en este trabajo)	tiering (Ausich y Bottjer, 1982)		
estructura biogénica	biogenic structure	biogenes Gefüge	structure biogène
estructura de alimentación	feeding structure	Fresspur; Freßbau (Seilacher, 1953)	structure de nutrition
estructura de biodeformación (en este trabajo)	biodeformational structure (Seilacher, 1964b)	Verformungs-Wühlgefüge (Schäfer, 1956)	structure de biodéformation
estructura de biodepósito (en este trabajo)	biodeposition structure		
estructura de bioerosión (en este trabajo)	bioerosion structure	Bioerosion	structure de bioérosion
estructura de bioestratificación (en este trabajo); estructura bioestratificada (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	biostratification structure	biogenes Schichtgefüge [Schäfer, 1952]	structure de biostratification
estructura de bioordenación (en este trabajo)	bioarrangement structure (in this work)	Anordnungsgefüge (in diese Arbeit)	structure de biorangement (dans ce travail)
estructura de bioturbación (en este trabajo)	bioturbation structure	Wühlgefüge (Richter, 1936); Bioturbationsgefüge	structure de bioturbation
estructura de escape	escape structure	Fluchtspur	structure d'évitement
estructura de morada	dwelling structure	Wohnbau (Seilacher, 1953)	structure d'habitation (ou logement)
estructura de reposo	resting structure		
estructura en menisco	meniscus structure		
estructura etológica (en este trabajo)	ethological structure (in this work)	ethologische Gefüge (in diese Arbeit)	structure éthologique (dans ce travail)
estructura sedimentaria biogénica (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	biogenic sedimentary structure	biogenes Sedimentgefüge	structure sédimentaire biogène
estructura sedimentaria etológica (en este trabajo)	ethological sedimentary structure (in this work)	ethologische Sedimentgefüge (in diese Arbeit)	structure sédimentaire éthologique (dans ce travail)
estructuras de durófagos [Martinell, 1989]	durophagous structures [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
estructuras de incrustación [Martinell, 1989]	embedment structures [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
estructuras superficiales (en este trabajo)	superficial etching scars [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
etología	ethology	Verhaltensforschung; Ethologie	éthologie
excavación	excavation (Bromley, 1990); digging		
fábrica de bioerosión [en este trabajo]	bioerosion fabric		
fábrica de bioturbación [en este trabajo]	bioturbation fabric [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
fodinichnion (pl.: fodinichnia)	fodinichnion (pl.: fodinichnia)	Fodinichnion (pl.: Fodinichnia) (Seilacher, 1953)	fodinichnion (pl.: fodinichnia)
fósil corporal	body fossil	Körperfossil	corps fossile; fossile corporel
fucoides	fucoids	Fucoiden	
fugichnion (pl.: fugichnia)	fugichnion (pl.: fugichnia) (Simpson, 1975)	Fugichnion (pl.: Fugichnia)	fugichnion (pl.: fugichnia)
fuste (en este trabajo); madriguera vertical	shaft	Schacht	tube; tuyau
galería (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	gallery		
grafogliptos	graphoglyphes	Graphoglyphen (Fuchs, 1895)	

gremio (Ayala <i>in</i> Pianka, 1982)	guild (Root, 1967)		
hieroglifos		Hieroglyphen (Fuchs, 1895)	
hiporrelieve	hyporelief (Seilacher, 1964a)	Hyporelief (Seilacher, 1953)	hyporelief
icnita	ichnite		
icnoasociación (Gámez Vintaned y Mayoral Alfaro, 1992)	ichnoassociation (Gámez Vintaned y Mayoral Alfaro, 1992)		
icnocenosis	ichnocoenose (pl.: ichnocoenoses); ichnocoenosis [Häntzschel, 1962]	Ichnocönose (Seilacher, 1958)	ichnocoenose (Markovic, 1964, <i>in</i> Davitashvili) ichnocénose (Lessertisseur, 1955)
icnoespecie (Farrés Malian, 1963)	ichnospecies	Ichnospezies (Seilacher, 1953)	
icnoespectro (en este trabajo)	ichnospectrum (Seilacher, 1964a)	Ichnospektrum (Seilacher, 1955b); Spurenspektrum (Seilacher, 1955b)	
icnofábrica [en este trabajo]	ichnofabric (Ekdale y Bromley, 1983)		
icnofacies	ichnofacies (Seilacher, 1964a)	Ichnofazies (Seilacher, 1954)	
icnofauna	ichnofauna	Ichnofauna	ichnofaune
icnoflora	ichnoflora	Ichnoflora	ichnoflore
icnofósil [Gómez de Llarena <i>in</i> Seilacher, 1963b]; pista fósil [Gómez de Llarena, 1946]	ichnofossil (Seilacher, 1956a); trace fossil	Ichnofossil (Seilacher, 1956b); Spuren-Fossil (Krejci-Graf, 1932)	ichnofossile; trace fossile; fossile de trace
icnogénero (Farrés Malian, 1963)	ichnogenus	Ichnogenus (Seilacher, 1953)	ichnogenre
icnogremio (en este trabajo)	ichnoguild (Bromley, 1990)		
icnología [Vilanova y Piera, 1876]	ichnology (Buckland, 1836)	Ichnology; Spurenkunde	ichnologie
icnotaxobase (en este trabajo)	ichnotaxobase [Bromley, 1990]		
incipiente (en este trabajo)	incipient (Bromley, 1990)		naissant (Gámez- Vintaned y Liñán, 1993)
índice de fábrica de bioturbación (en este trabajo)	ichnofabric index (Droser y Bottjer, 1986)		
intrusión (en este trabajo)	intrusion (Bromley, 1990)		
limaduras [Martinell, 1989]	raspings [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
límite de madriguera (en este trabajo)	burrow boundary (Bromley, 1990)		
madriguera (Gámez-Vintaned, 1995)	burrow	Gang	terrier
madriguera con halo (en este trabajo)	halo burrow (Chamberlain, 1975)		
madriguera de morada	dwelling burrow	Wohngang	terrier d'habitation
madriguera rellena	stuffed burrow	Stopfbauten; Stopfge- füge; Stopftunnel	
madriguera revestida (en este trabajo)	lined burrow		
manto (en este trabajo)	mantle (Heinberg, 1970)		
marca (Gámez-Vintaned, 1995)	scratch mark		
marcas de empuje (Gámez-Vintaned, 1995)	pusher impressions (Seilacher, 1990)	Stemmsiegel (Seilacher, 1955a)	
marcas de rastrillaje (Gámez-Vintaned, 1995)	raker impressions (Seilacher, 1990)	Hark-Siegel (Seilacher, 1955a)	

marcas superficiales (en este trabajo)	superficial etching scars [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
molde de madriguera	burrow cast	Gangverfüllung	moulage (du terrier)
moteado por madrigueras (en este trabajo)	burrow mottle, burrow mottling	durch Gänge erzeugte Flecken	amas (<i>o</i> agglomérat) de terriers
neoiología	neoiology	Neo-Ichnologie	néoiologie
núcleo (en este trabajo)	core [Bromley, 1990]		
orificios (Mayoral, 1987)	drill holes [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
paleoicnología (Gómez de Larena, 1946)	palaeoichnology; paleoichnology; palichnology	Paläoichnologie (Abel, 1935); Palichnologie (Seilacher, 1953)	palichnologie
pared	wall		
pascichnion (pl.: pascichnia)	pascichnion (pl.: pascichnia)	Pascichnion (pl.: Pascichnia) (Seilacher, 1953)	pascichnion (pl.: pascichnia)
pelet fecal	faecal pellet		
penetración (en este trabajo)	burrowing		
perforación (Mayoral y Sequeiros, 1979)	boring [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
pisada (Amar de la Torre, 1841); huella (Ezquerria del Bayo <i>in</i> Lyell, 1847)	footprint, track	Trittsiegel; (Fusspur, <i>s. s.</i>)	empreinte
pista [Navás, 1906]	trace; lebensspur; spoor	Spur; Lebensspur (Abel, 1912)	trace; trace d'activité; trace de vie
pista de locomoción	locomotion trace		trace de locomotion
pista de pacer (en este trabajo)	grazing trace	Weidespur (Seilacher, 1953)	trace de pacage
pista de reposo	resting trace	Ruhespur (Seilacher, 1953)	trace de station
pista de reptar (en este trabajo)	trail, crawling trace	Kriechspur (Seilacher, 1953)	trace de reptation; piste; (<i>en profundidad</i> : galerie de reptation)
protrusivo [en este trabajo]	protrusive		
rabdoglifos	rabdoglyphs	Rabdoglyphen (Fuchs, 1895)	
raspaduras [Martinell, 1989]	scrapings [Ekdale <i>et al.</i> , 1984]		
rastro de pisadas (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989); rastrillada (tan sólo en icnología de vertebrados; Casamiquela, 1964)	trackway	Fährte [Krejci-Graf, 1932]	piste; (<i>en profundidad</i> : galerie); voie
regurgitalito [en este trabajo]	regurgitalite (Hunt, 1992)		
relieve completo	full relief (Seilacher, 1964a)	Vollrelief (Seilacher, 1953)	plein relief
relieve de límite (en este trabajo)	boundary relief (Osgood, 1970)	Grenzrelief (Seilacher, 1953)	relief limite
relieve hendido (Gámez-Vintaned, 1995)	cleavage relief (Osgood, 1970)	Spaltrelief (Seilacher, 1953)	relief sur clivage; relief sur délit (Lessertisseur, 1955)
relleno activo	active fill (Seilacher, 1964a)	aktive Verfüllung	remplissage actif
relleno de madriguera	burrow fill		
relleno en menisco	meniscate fill		
relleno hacia atrás (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989)	back fill	Versatzbauten; Versatzgefüge	terrier (or galerie) remblayé
relleno pasivo	passive fill (Seilacher, 1964a)	passive Verfüllung	remplissage passif
relleno zonado [en este trabajo]	zoned fill [Bromley, 1990]		

repichnion (pl.: repichnia)	repichnion (pl.: repichnia)	Repichnion (pl.: Repichnia) (Seilacher, 1953)	repichnion (pl.: repichnia)
retrusivo [en este trabajo]	retrusive		
revestimiento de madriguera (en este trabajo)	burrow lining	Gangwandung	paroi (du terrier)
semirrelieve [Farrés Malian, 1963]	semirelief	Halbrelief (Seilacher, 1953)	demirelief (Saporta, 1882)
sistema de madrigueras [en este trabajo]	burrow system	Gangsystem	terrier composé
sistema de perforaciones (Mayoral, 1988)	boring system		
subpista (Gámez-Vintaned, 1995)	undertrack (Goldring y Seilacher, 1971)	Unterfährte (Goldring y Seilacher, 1971)	sous-trace (Heyler y Lessertisseur, 1963)
surco	groove	Furche	sillon
sustrato blando	softground		
sustrato duro	hardground		
sustrato firme [en este trabajo]	firmground		
sustrato fluido [en este trabajo]	soupground		
tapices bisales (en este trabajo)	byssal mats		
textura de bioturbación (en este trabajo); textura bioturbada [García- Ramos <i>et al.</i> , 1989]	bioturbate texture (Frey, 1973)	Verwühlung	texture bioturbée
toponomía (García- Ramos <i>et al.</i> , 1989)	toponymy (Martinsson, 1970)	Toponomie	toponomie
tubo	tube (Hertweck, 1972)	Röhre	tube
tubo de morada (García- Ramos <i>et al.</i> , 1989)	dwelling tube	Wohnröhre	tube d'habitation
túnel (García-Ramos <i>et al.</i> , 1989); madriguera horizontal	tunnel	waagerechter Gang	tunnel
vermiglifos	vermiglyphs	Vermiglyphen (Fuchs, 1895)	

Manuscrito recibido: 19 de julio, 1995

Manuscrito aceptado: 8 de abril, 1996