

## Criterios icnológicos para reconocer comportamientos homólogos y homoplásicos en el registro fósil

Jordi M. de GIBERT<sup>1</sup>

**Abstract.** ICHNOLOGICAL CRITERIA FOR RECOGNIZING HOMOLOGOUS AND HOMOPLASIC BEHAVIOR IN THE FOSSIL RECORD. Trace fossils have a strong potential to contribute to our knowledge of the evolution of behavior through geologic time. An ichnological approach to this topic has to consider that ichnotaxa may be "monophyletic" or "polyphyletic". Several criteria are here proposed to identify the homologous or homoplasous character of the behavior represented by trace fossils. The criterion of the tracemaker is applicable to traces which are assignable to biologic taxa; if those taxa, when positioned in an accepted phylogenetic tree, do not share a common ancestor with the same behavior, this behavior will be homoplasous. The ichnomorphologic criterion serves to identify evolutionary convergence among ichnotaxa with different constructional features. The ichnocomplexity criterion may be expressed as follows: the more complex is a behavior recorded by one or several ichnotaxa, the more likely the behavior is homologous. The criterion of connection of intermediates favors homology for trace fossils that can be ordered in behavioral lineages (ethoclines). The stratigraphic criterion supports homoplasia for Lazarus ichnotaxa (those with discontinuous stratigraphic record). These criteria have to be used together to support homologous or homoplasous hypothesis for the behaviors represented by trace fossils.

**Resumen.** Las trazas fósiles tienen un importante potencial para contribuir al conocimiento de la evolución del comportamiento a lo largo del tiempo geológico. Un tratamiento icnológico de estos aspectos tiene que considerar que los icnotaxones pueden ser "monofiléticos" o "polifiléticos". Aquí se proponen varios criterios para identificar el carácter homólogo o análogo de los comportamientos representados por las trazas fósiles. El criterio del productor es aplicable a trazas que son asignables a taxones biológicos; si esos taxones, una vez ubicados en un árbol filogenético aceptado, no comparten un ancestro común con el mismo comportamiento, el comportamiento será homoplásico. El criterio icnomorfológico sirve para identificar convergencia evolutiva entre icnotaxones con diferentes características construccionales. El criterio de icnocomplejidad puede ser expresado de la siguiente manera: cuanto más complejo es el comportamiento representado por uno o varios icnotaxones, más probable será que el comportamiento sea homólogo. El criterio de conexión de estadios intermedios apoya la homología para trazas fósiles que pueden ser ordenadas en linajes etológicos (etoclinas). El criterio estratigráfico apoya la homoplasia para icnotaxones Lázaro (con registro estratigráfico discontinuo). Estos criterios han de usarse en combinación para dar solidez a hipótesis de homología u homoplasia para comportamientos representados por trazas fósiles.

**Key words.** Homology. Homoplasia. Ethology. Ichnology. Evolution. Evolutionary paleoecology.

**Palabras clave.** Homología. Homoplasia. Etología. Icnología. Evolución. Paleoecología evolutiva.

### Introducción

A pesar del gran desarrollo que ha experimentado la icnología en las últimas décadas, el estudio de los icnofósiles se ha concentrado más en unos campos que en otros. Así, los trabajos relacionados con interpretaciones paleoambientales, aplicaciones sedimentológicas y cuestiones paleoecológicas son dominantes en la literatura icnológica, mientras que los aspectos evolutivos han recibido una menor atención.

Los estudios icnológicos referentes a evolución se han desarrollado en tres líneas fundamentales:

- Aportaciones de la icnología del Precámbrico y Cámbrico al conocimiento de la evolución temprana de los metazoos (ver Crimes, 1994).

- Análisis icnológico de la evolución de paleocomunidades bentónicas durante el Fanerozoico. Dentro de esta temática cabe destacar, entre otros ejemplos, los trabajos sobre la evolución de la bioturbación en medios marinos (*e.g.*, Bottjer y Droser, 1992), la evolución de la ocupación de ecospacios en medios continentales (Buatois y Mángano, 1993; Buatois *et al.*, 1998) o la variación en las asociaciones de estructuras bioerosivas en medios marinos (Wilson y Palmer, 1990; Gibert *et al.*, 1998).

- Estudios centrados en la evolución del comportamiento en sentido estricto. Esta temática de investigación queda bien ejemplificada en Seilacher

<sup>1</sup>Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines. Universitat de Barcelona. 08028 Barcelona, España.  
gibert@geo.ub.es

(1986). El presente trabajo pretende situarse en esta tercera línea.

Los icnofósiles constituyen el único registro fósil directo de comportamiento en el pasado y por tanto ofrecen un gran potencial informativo como elementos para reconstruir la evolución del comportamiento a escala geológica. El análisis desde un punto de vista evolutivo de las trazas fósiles debe considerar la vertiente biológica de las trazas en favor de su consideración como estructuras sedimentarias. Sin duda, este enfoque presenta numerosos problemas. El principal de ellos es el desconocimiento, en la inmensa mayoría de los casos, del organismo que produce un determinado icnotaxón. Por tanto, los icnofósiles nos informan sobre un carácter determinado del organismo productor (su comportamiento) aisladamente de otros caracteres (fundamentalmente anatómicos) que permitirían su comparación en un contexto biológico adecuado.

Para poder establecer posibles linajes etológicos a partir de icnofósiles es necesario partir de la premisa de que el comportamiento representado se origina una sola vez (i.e., es monofilético). Por ello es conveniente intentar reconocer la existencia de convergencias evolutivas que pueden estar representadas dentro de un único icnotaxón (polifilético). El objetivo de este artículo es analizar la convergencia evolutiva del comportamiento a partir de icnofósiles y proponer criterios que nos permitan evaluar la existencia o no de convergencias.

### **Dos posibles escenarios: homología y homoplasia**

Ekdale *et al.* (1984) postularon cuatro principios básicos para la icnología. El tercero de ellos es de especial interés para el problema que aquí se trata. Ekdale *et al.* (1984) lo enunciaron de la siguiente manera: "Estructuras idénticas pueden ser producidas por diferentes organismos, si su comportamiento es similar". Este principio podría ser traducido en términos evolutivos de la siguiente manera: "Dos organismos pueden producir icnofósiles similares si comparten un comportamiento heredado de un ancestro común o si éste ha evolucionado independientemente en sus respectivos linajes". De este enunciado podemos derivar dos escenarios evolutivos distintos para un determinado icnotaxón o un conjunto de icnotaxones que comparten características similares (figura 1). En el primer escenario el comportamiento compartido por dos o más taxones biológicos tendría un único origen (comportamiento monofilético). En este caso el comportamiento sería un carácter homólogo para esos taxones y el icnotaxón producido sería monofilético. El segundo escenario correspondería a una situación de convergencia evolutiva en que el mismo com-

**Figura 1.** Dos escenarios evolutivos posibles para la aparición de un comportamiento x en dos taxones (A y B) a partir de un ancestro que no presenta dicho comportamiento. En el escenario de homología el comportamiento aparece una sola vez antes de que se produzca la divergencia de ambos taxones, mientras que en el escenario de homoplasia el comportamiento aparece de manera independiente en cada uno de los linajes evolutivos que llevan a esos taxones. / *Two possible evolutionary scenarios for the occurrence of a given behavior (x) in two taxa (A and B) from an ancestor that does not have that behavior. In the scenario of homology, the behavior appears only once before the divergence of the two taxa. On the other hand, in the scenario of homoplasia the behavior appears independently in each one of the evolutionary lineages of each taxon.*

portamiento habría sido adquirido independientemente en dos o más líneas evolutivas. En este caso el comportamiento representaría una analogía u homoplasia y el icnotaxón resultante sería polifilético.

### **Criterios etológicos de reconocimiento de homologías**

Para poder comprender y analizar la evolución del comportamiento es necesario reconocer si los comportamientos estudiados son homoplásicos (análogos) u homólogos. Los etólogos (estudiosos del comportamiento de organismos vivos) han propuesto una serie de criterios para reconocer homología y homoplasia en comportamientos actuales. Estos criterios deben ser usados en combinación y ponderados los unos con los otros para poder establecer homologías etológicas de manera fiable. Wenzel (1992) recoge algunos de estos criterios, que son los siguientes:

#### *Criterio de congruencia con otros datos*

El análisis de la distribución de un comportamiento en una filogenia aceptada puede ayudar a discernir su carácter homólogo u homoplásico. Si todos los taxones que presentan el comportamiento aparecen en un único clado, un escenario de homología será el más congruente. Si por el contrario, el comportamiento se reconoce en dos o más clados, es más coherente interpretar que su aparición es de tipo homoplásico.

### Criterio morfológico

Dos comportamientos no pueden considerarse homólogos si no se relacionan con los mismos movimientos de las mismas partes del cuerpo. Este criterio presenta dos problemas. El primero es que si se produce cambio morfológico para dos comportamientos homólogos, éstos podrían perder su apariencia de homólogos a pesar de serlo. El segundo problema es el contrario, si dos comportamientos no-homólogos se llevan a cabo utilizando los mismos elementos anatómicos podrían, a la luz del criterio morfológico, ser considerados homólogos.

### Criterios de Remane

Remane (1952) enunció tres criterios clásicos de homología morfológica (posición, calidad especial y conexión entre estadios intermedios) que pueden ser también aplicados a homología etológica:

*Criterio de posición:* comportamientos que ocupan una posición similar relativa a otros en una secuencia etológica son homólogos.

*Criterio de calidad especial:* cuanto más complicado y distintivo es un comportamiento, más probable es la homología.

*Criterio de conexión de estadios intermedios:* el reconocimiento de linajes etológicos (etoclinas) es un argumento a favor de la homología de esos comportamientos.

### Aplicación de los criterios de homología en paleoicnología

La diferencia entre la icnología (paleoetología) y la etología por lo que respecta al estudio del comportamiento es que los icnofósiles registran comportamientos normalmente aislados de otras características del organismo productor (anatomía, fisiología, otros comportamientos). Por otro lado, el registro fósil nos permite estudiar la evolución del comportamiento a escala geológica mientras que los etólogos normalmente comparan comportamientos de espe-

cies muy cercanas entre sí. Por ello, si intentamos utilizar los criterios definidos más arriba en el registro fósil veremos que no todos son aplicables (criterio de posición), que los que lo son han de ser aplicados de manera distinta, y que además existen otros sólo aplicables a icnofósiles (tabla 1). Para clarificar estas diferencias es conveniente designar los criterios útiles en icnología con nombres particulares.

### Criterio del productor

Este criterio sería el equivalente del criterio de congruencia con filogenias aceptadas. Sólo puede ser utilizado para icnofósiles que pueden ser atribuidos con un grado importante de fiabilidad y resolución a determinados taxones biológicos. Para ello, debemos establecer cuáles son y/o han sido los productores del icnotaxón analizado. Esto se puede establecer a partir de tres fuentes: 1) estudio de estructuras actuales equivalentes al icnotaxón, 2) fósiles excepcionales en que aparecen asociados el productor y su traza, y 3) análisis detallado de la traza para determinar características morfológicas que puedan dar información de la anatomía del productor combinado con un análisis morfológico-funcional de productores potenciales. A partir de aquí podemos obtener un listado de productores seguros (1, 2) o probables (2, 3). Al ubicar estos taxones en una filogenia aceptada podremos valorar si es más coherente un escenario de homología u homoplasia.

Un ejemplo de la utilización de este criterio lo podemos tener en los icnogéneros *Gyrolithes* y *Daimonelix*, caracterizados ambos por ser galerías helicoidales con el eje vertical. Si *Daimonelix* puede ser considerado un sinónimo posterior de *Gyrolithes* está más allá de los objetivos de este artículo. En cualquier caso, ambos son resultado de un comportamiento similar con dos componentes: helicotaxia (en el sentido de Gámez y Liñán, 1996) y geotropismo positivo (de arriba a abajo). Entre los productores actuales conocidos de galerías de este tipo se encuentran dos decápodos, el braquiuro *Ocypode* (Hughes, 1973) y el thalassínido *Axianassa* (Dworschak y Rodrigues, 1997). Powell (1977) describe también galerías helicoidales verticales producidas por el anélido capitélido *Notomastus*, pero Bromley (1996) muestra que éstas son horizontales, por lo que el comportamiento de este organismo no incluiría la componente geotrópica. En el registro fósil hay dos citas de galerías helicoidales verticales que contienen restos fósiles de su posible productor. En un caso se trata de roedores del género *Paleocastor* del Oligoceno-Mioceno de Arkansas (Voorhies, 1975) y en el otro de *Diictodon*, un reptil mamíferoide del Pérmico de Sudáfrica (Benton, 1988). La funcionalidad de las madrigueras espirales en los cuatro ejem-

**Tabla 1.** Relaciones entre los criterios etológicos e icnológicos para la identificación de homología y homoplasias etológicas. / *Relations between ethologic and ichnologic criteria for the identification of ethologic homoplasies and homologies.*

Criterios para diferenciar homología y homoplasia	
(neo)etológicos	(paleo)icnológicos
de congruencia morfológico	del productor icnomorfológico
de posición	—
de calidad especial	de icnocomplejidad
de conexión de estados intermedios	—
—	estratigráfico

**Figura 2.** Un ejemplo de convergencia etológica identificado por la aplicación del criterio icnomorfológico en *Nereites* (A, Mioceno de Almería, España) y *Dictyodora* (B, Carbonífero de Menorca, España). Ambas pistas muestran un mismo patrón de desplazamiento meandriforme apretado pero presentan características construccionales muy diferentes, permitiendo establecer el carácter homoplásico del comportamiento representado por el desplazamiento./ *An example of ethologic convergence identified by applying the ichnomorphologic criterion to Nereites (A, Miocene, Almería, Spain) and Dictyodora (B, Carboniferous, Menorca, Spain). Both traces show the same tightly meandering pattern but exhibit very different constructional features, allowing to establish the homoplastic character of the behavior represented by the movement pattern.*

plos dados (*Ocypode*, *Axianassa*, *Paleocaster* y *Diictodon*) puede no ser idéntica. Las madrigueras de *Ocypode* parecen estar relacionadas con actividades reproductoras (Hughes, 1973), mientras que las de *Axianassa* podrían estar relacionadas con una explotación eficaz del contenido orgánico del sedimento (Dworschak y Rodríguez, 1997). Sin embargo, una función puede ser común en todos los casos: la posibilidad de acceder a niveles más profundos del sedimento con una madriguera de pendiente baja. A pesar de esa posible diversidad funcional, las madrigueras espirales comparten un patrón de excavación similar y un registro icnológico comparable, y por ello pueden considerarse (con reservas) resultados de comportamientos similares. Asumiendo esta consideración, podemos interpretar su aparición en decápodos y vertebrados como claramente homoplásico. También lo es la aparición en reptiles mamíferoides y roedores. Entre braquiruros y thalassínidos también cabe pensar que estamos frente a una analogía etológica ya que si se tratara de un comportamiento homólogo cabría esperar que apareciera en otros grupos de decápodos.

Otro ejemplo de la utilización de este criterio lo encontramos en Genise (2000). Este autor define la icnofamilia Celliformidae para incluir todos aquellos icnogéneros que se caracterizan por presentar celdas con revestimientos lisos y cierres espirales, y considera estos caracteres homólogos para todos los icnogéneros porque representan comportamientos suficientemente complejos (utilizando el criterio de icnocomplejidad que se describe más abajo) que sólo se conocen en la familia de insectos Apidae.

### *Criterio icnomorfológico*

El criterio morfológico de los etólogos no puede ser directamente utilizado para icnofósiles, pues rara vez podemos reconocer directamente las partes anatómicas implicadas en el comportamiento ni el tipo de movimiento que realizan. Sin embargo, el análisis detallado de las características morfológicas de la traza nos puede dar valiosa información sobre su modo de construcción y las características anatómicas de los elementos empleados en su producción. Diferencias construccionales importantes (que representan un patrón de construcción o anatómico distinto) en icnofósiles que representan un comportamiento similar (que puede estar representado, por ejemplo, en su patrón de desplazamiento) serán indicadores de analogía de ese comportamiento compartido. Este criterio icnomorfológico se basa por tanto en las características morfológicas de la traza y no directamente en las anatómicas del productor.

Seilacher (1986) utiliza este criterio para establecer la existencia de convergencia evolutiva entre algunas especies de los icnogéneros *Nereites*, *Dictyodora*, *Taphrhelminthopsis* (= *Scolicia*) y *Spirophycus*. Todas ellas presentan un patrón de desplazamiento meandriforme regular que corresponde a un comportamiento caracterizado por presentar fobotaxia (evitar excavaciones previas), tigmatotaxia (realizar las excavaciones cerca de las previas) y homostrofia (efectuar giros de 180°). En la figura 2 se muestran dos ejemplos de este tipo de desplazamiento (*Nereites* y *Dictyodora*). Sin embargo, a pesar de su patrón similar estas trazas presentan un estilo construccional claramente diferenciado, lo que demuestra el carácter homoplásico del patrón de desplazamiento. Papentin y Röder (1975), a partir de un experimento informático, consiguieron obtener patrones de este tipo partiendo de "especies informáticas" con comportamiento ini-

cial diferente al someterlas a un criterio de selección basado en la eficiente explotación del sedimento, en un claro ejemplo de convergencia etológica.

### *Criterio de icnocomplejidad*

El criterio de calidad especial tiene una importancia remarcable y sí puede ser trasladado a los comportamientos fósiles como un criterio de icnocomplejidad. Cuanto más complejo sea un icnotaxón, en el sentido de que representa un comportamiento complejo y/o que contiene gran información biotaxonomica, más probable será que sea monofilético. Idealmente sería interesante disponer de un índice de complejidad que permitiera cuantificar o semicuantificar esa complejidad.

Previamente ya se ha comentado el uso de este criterio por parte de Genise (2000) en combinación con el criterio del productor para establecer el monofilatismo de la icnofamilia Celliformidae.

Otro posible candidato a la homología basándose en este criterio es el icnogénero *Paleodictyon*. Este grafogliptido representa sistemas de galerías que forman una red hexagonal muy regular con múltiples aperturas verticales de conexión con la superficie (e.g. Uchman, 1995). Garlick y Miller (1993) realizaron una simulación informática de la construcción de *Paleodictyon*, concluyendo que el organismo productor tenía que tener unas habilidades de navegación extraordinarias y una gran capacidad de calcular distancias y ángulos con precisión. El programa informático que elaboraron era mucho más complejo que el necesario para producir pistas meandriiformes como las comentadas más arriba. La complejidad del programa es un reflejo de la complejidad del comportamiento y por tanto un argumento a favor de un origen monofilético de este icnogénero.

### *Criterio de conexión de estados intermedios*

Este criterio es directamente aplicable a icnofósiles con el mismo significado que tiene para los etólogos, aunque desde un punto de vista icnológico los períodos de tiempo en que se desarrollan las etoclinas son mucho mayores. Este criterio se aplicaría cuando es posible establecer secuencias evolutivas etológicas para un determinado icnotaxón. Si estas secuencias son coherentes morfológica y temporalmente, un escenario monofilético será el más probable para dicho icnotaxón.

El icnogénero *Dictyodora* incluye diversas icnoespecies desde el Ordovícico hasta el Carbonífero, todas ellas bien caracterizadas por semejantes características construccionales complejas (de manera que los criterios del productor y de icnocomplejidad apoyan su carácter homólogo). *Dictyodora* es una traza de

pastoreo compuesta por una pista meniscada basal y una delgada pared vertical medio-dorsal (figura 2.B). Seilacher (1967) y Benton (1982) han propuesto líneas evolutivas para el icnogénero caracterizadas por un incremento en la altura de la pared, un aumento en la regularidad del patrón meandriiforme y el desarrollo de una estructura cónica espiral. Estas etoclinas son coherentes y refuerzan el escenario monofilético para el icnogénero.

### *Criterio estratigráfico*

Un criterio exclusivo para icnofósiles, propuesto aquí por primera vez, es el criterio estratigráfico. Este criterio se basa en la distribución estratigráfica de los icnotaxones. Si un icnotaxón tiene un registro estratigráfico claramente discontinuo, esta característica puede contribuir a favorecer su interpretación en un escenario de homoplasia. Los icnotaxones que cumplen estas condiciones pueden ser designados como icnotaxones Lázaro extendiendo a los icnofósiles el término definido por Jablonski (1986) para cuerpos fósiles. Sin embargo, el criterio ha de ser utilizado con precaución ya que el hiato puede resultar de una deficiencia en el registro y no de una aparición múltiple independiente del mismo comportamiento (figura 3.A). Para que el criterio sea válido, el hiato en el registro del icnotaxón debe ser extenso y absoluto, y el

**Figura 3.** Posibles escenarios evolutivos para icnotaxones con distribución estratigráfica discontinua (icnotaxones Lázaro) (A) y continua (B) / Possible evolutionary scenarios for ichnotaxa with discontinuous (Lazarus ichnotaxa) and continuous stratigraphic distribution.

**Figura 4.** Un ejemplo de un posible icnotaxón Lázaro: *Gyrochorte*. **A.** Distribución estratigráfica del icnogénero (basada en datos de Gibert y Benner, 2002). **B.** *Gyrochorte* del Ordovícico de Utah. **C.** *Gyrochorte* del Jurásico de Utah. / *An example of a possible Lazarus ichnotaxon: Gyrochorte. A. Stratigraphic distribution of the ichnogenus (based on Gibert and Benner, 2002). B. Gyrochorte from the Ordovician of Utah. C. Gyrochorte from the Jurassic of Utah.*

registro previo y posterior debe ser abundante. Por supuesto, al tratarse de un criterio basado en la ausencia de registro, nuevos hallazgos pueden invalidar las hipótesis alcanzadas. Este criterio sólo es válido para icnotaxones Lázaro, ya que un registro continuo por sí solo no es garantía de homología (figura. 3B).

Un posible ejemplo de icnotaxón Lázaro sería *Gyrochorte*. Gibert y Benner (2002) recogen los registros seguros de este icnogénero (figura 4). *Gyrochorte* aparece en el Ordovícico de Norteamérica y desaparece del registro fósil hasta el Triásico. Durante el Mesozoico, especialmente durante el Jurásico, el registro es continuado y muy abundante. En el Terciario sólo se conoce en el Eoceno de Argentina (Olivero y López, 2001) y en el Plioceno de España. En este registro se detecta un hiato de más de 200 millones de años entre el Ordovícico superior y el Triásico medio. Esta circunstancia favorece la interpretación de una doble aparición de carácter homoplásico del comportamiento causante de *Gyrochorte*. Sin embargo, nuevos hallazgos podrían cerrar ese hiato e invalidar esta hipótesis.

#### *Utilización de los criterios*

Los criterios propuestos no deben ser aplicados

de manera aislada sino en combinación. Cuantos más criterios a favor de un escenario de homología u homoplasia, más consistente será la hipótesis. Los criterios aquí propuestos tienen diferente valor. Algunos aportan pruebas bastante concluyentes mientras que otros simplemente contribuyen a apoyar una u otra hipótesis. Así pues, los criterios del productor e icnomorfológico permiten establecer la existencia de homoplasias de manera clara. Sin embargo, mientras que el primero sí puede contribuir a dar solidez a un escenario de homología, el icnomorfológico sólo lo puede hacer en combinación con el criterio de icno-complejidad. El criterio de conexión de estados intermedios puede apoyar la hipótesis de homología, sin embargo necesita del refuerzo de otros criterios, ya que si no se produciría un caso de razonamiento circular (*i.e.*, el criterio que permitiría establecer la homología y por tanto validaría el establecimiento de etoclinas sería la propia existencia de etoclinas). Finalmente el criterio estratigráfico apoya escenarios polifiléticos para icnotaxones Lázaro, pero no aporta demasiado en sentido contrario, es decir para icnotaxones con registro continuo. Por todo ello, es muy importante combinar diferentes criterios para aportar solidez a una hipótesis evolutiva para un icnota-

xón o conjunto de icnotaxones.

## Interés del reconocimiento de homología y homoplasia en el registro icnológico

Las aportaciones de la utilización de los criterios expuestos en este artículo a la icnología y a la paleobiología en general son diversos:

En primer lugar, un análisis de este tipo es en sí mismo una aportación interesante para entender una determinada traza fósil o las relaciones entre diferentes trazas. Establecer si un icnotaxón tiene un origen único o múltiple (es decir, si es monofilético o polifilético) contribuye a completar el significado que tiene dicho icnotaxón.

La caracterización de homologías debería ser premisa esencial para el establecimiento de linajes evolutivos icnológicos (etológicos).

El reconocimiento de homoplasias permite abordar el tema de la plasticidad del comportamiento y debe contribuir a entender las condiciones en que se produce convergencia etológica.

Un análisis del tipo propuesto aquí puede contribuir a un refinamiento de la icnotaxonomía de las trazas estudiadas. Aunque la icnotaxonomía debe basarse en caracteres morfológicos y no en interpretaciones biológicas o filogenéticas (Rindsberg, 1999), la elección de unas icnotaxobases en favor de otras puede estar influenciada por consideraciones de tipo filogenético.

## Agradecimientos

Este artículo se ha visto beneficiado por la lectura crítica y discusión con Carles Gili y por los comentarios de Jorge Genise en los estadios iniciales de preparación del manuscrito. El autor agradece también las sugerencias de Renata Guimarães Netto y Eduardo B. Olivero. El presente estudio es parte de las actividades del Grup de Recerca Consolidat SGR-99/348 (Generalitat de Catalunya) y del proyecto de investigación BT2000-0584 (Ministerio de Ciencia y Tecnología de España).

## Bibliografía

- Benton, M. J. 1982. *Dictyodora* and associated trace fossils from the Paleozoic of Thuringia. *Lethaia* 15: 115-132.
- Benton, M. J. 1988. Burrowing by vertebrates. *Nature* 331: 17-28.
- Bottjer, D. J. y Droser, M. L. 1992. Paleoenvironmental patterns of biogenic sedimentary structures. En: C. G. Maples y R. R. West (eds.), *Trace fossils, Short Courses in Paleontology* 5: 130-144.
- Bromley, R. G. 1996. *Trace fossils*. Chapman & Hall, London, 361 p.
- Buatois, L. A. y Mángano, M. G. 1993. Ecospace utilization, paleoenvironmental trends, and the evolution of early nonmarine biotas. *Geology* 21: 595-598.
- Buatois, L. A., Mángano, M. G., Genise, J. F. y Taylor, T. N. 1998. The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: evolutionary trends in environmental expansion, ecospace utilization and behavioral complexity. *Palaios* 13: 217-240.
- Crimes, T. P. 1994. The period of early evolutionary failure and the dawn of evolutionary success: the record of biotic changes across the Precambrian-Cambrian boundary. En: S. K. Donovan (ed.), *The palaeobiology of trace fossils*, John Wiley & Sons, Chichester, pp. 105-133.
- Dworschak, P. C. y Rodrigues, S. de A. 1997. A modern analogue for the trace fossil *Gyrolithes*: burrows of the thalassinidean shrimp *Axianassa australis*. *Lethaia* 30: 41-52.
- Ekdale, A. A., Bromley, R. G. y Pemberton, S. G. 1984. *Ichnology: the use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy*. SEPM Short Course 15, 317 p.
- Gámez, J.A. y Liñán, E. 1996. Revisión de la terminología icnológica en español. *Revista Española de Paleontología* 11: 155-176.
- Garlick, G. D. y Miller, W. C. III 1993. Simulations of burrowing strategies and construction of *Paleodictyon*. *Journal of Geological Education* 41: 159-163.
- Genise, J. 2000. The ichnofamily Celliformidae for *Celliforma* and allied ichnogenera. *Ichnos* 7: 267-282.
- Gibert, J. M. de y Benner, J. S. 2002. The trace fossil *Gyrochorte* etymology and paleoecology. *Revista Española de Paleontología* 17: 1-12.
- Gibert, J. M. de, Martinell, J. y Domènech, R. 1998. *Entobia* ichnofacies in fossil rocky shores, Lower Pliocene, northwestern Mediterranean. *Palaios* 13: 476-487.
- Hughes, D.A. 1973. On mating and the "copulation burrows" of crabs of the genus *Ocypode* (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 24: 72-77.
- Jablonski, D. 1986. Causes and consequences of mass extinctions: a comparative approach. En: Elliot D.K. (ed.), *Dynamics of Extinction*, Wiley, New York, pp. 183-229.
- Olivero, E. B. y López C., M. I. 2001. Ichnology of syntectonic turbidite, estuarine and shelf deposits, Eocene, Punta Torcida anticline, Isla Grande de Tierra de Fuego. 4° Reunión Argentina de Icnología y Segunda Reunión de Icnología del Mercosur (Tucumán, 2001): 62.
- Papentin, F. y Röder, H. 1975. Feeding patterns: the evolution of a problem and a problem of evolution. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1975: 184-191.
- Powell, E.N. 1977. The relationship of the trace fossil *Gyrolithes* (= *Xenohelix*) to the family Capitellidae (Polychaeta). *Journal of Paleontology* 51: 552-556.
- Remane, A. 1952. *Die Grundlagen des Natürlichen Systems der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Gest und Portig K. G., Leipzig.
- Rindsberg, A. K. 1999. Workshop on ichnotaxonomy (WIT), Bornholm, Denmark, August 4-7, 1998. *Ichnology Newsletter* 21: 48-50.
- Seilacher, A. 1967. Fossil behaviour. *Scientific American* 217: 72-80.
- Seilacher, A. 1986. Evolution of behavior as expressed in marine trace fossils. En: M. H. Nitecki y J. A. Kitchell (eds.), *Evolution of animal behavior. Paleontological and field approaches*. Oxford University Press, New York, pp. 62-87.
- Uchman, A. 1995. Taxonomy and palaeoecology of flysch trace fossils: the Marnoso-arenacea Formation and associated facies (Miocene, Northern Apennines, Italy). *Beringeria* 15: 1-115.
- Voorhies, M. R. 1975. Vertebrate burrows. En: R.W. Frey (ed.), *The study of trace fossils*, Springer-Verlag, New York, pp. 325-350.
- Wenzel, J. W. 1992. Behavioral homology and phylogeny. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 361-381.
- Wilson, M. A. y Palmer, T. J. 1990. A review of evolutionary trends in carbonate hardground communities. En: W.C. III Miller (ed.), *Paleocommunity temporal dynamics: the long-term development of multispecies assemblages*. Paleontological Society, pp. 137-152.