

Bioerosió en mol·luscs pleistocens de la plataforma marina catalana

Jordi Martinell¹ & Rosa Domènech²

1. Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio)-Dept. de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, Facultat de Ciències de la Terra, Universitat de Barcelona. jmartinell@ub.edu

2. Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio) - Universitat de Barcelona.

En aquest treball es revisa i actualitza el coneixement sobre les traces de macrobioerosió que apareixen en conquilles de mol·luscs del Würmià (Pleistocè superior) de la costa catalana. Les mostres procedeixen de tres grans àrees que s'anomenen Palamós, Blanes i delta de l'Ebre, i han estat obtingudes a profunditats entre 70 i 425 m sobre la plataforma marina mitjançant les xarxes d'arrossegament dels vaixells de pesca que hi feinegen. Les espècies més abundants són els bivalves *Arctica islandica* i *Chlamys islandica* i els gasteròpodes *Buccinum undatum* i *Neptunea contraria*. S'han identificat 22 icnotàxons corresponents a macrobioerosió, dels quals 17 no havien estat mai assenyalats en aquestes conquilles. Les traces més freqüents s'identifiquen com les icnoespècies *Entobia* spp., *Maeandropolydora sulcans*, *Umbichnus inopinatus*, *Camarichnus* isp., *Centrichnus concentricus* i *Oichnus* spp., que obeeixen a diferents comportaments ecològics. *C. concentricus* i *C. eccentricus* s'analitzen amb especial detall. La informació icnològica contribueix a millorar i expandir el coneixement sobre la biodiversitat bentònica durant el darrer període glacial de la Mediterrània i sobre les interaccions biològiques en el passat geològic.

Mots clau: Würm, Pleistocè, bioerosió, macrobioerosió, icnologia, Catalunya, mol·luscs, mar Mediterrània

Bioerosion in Pleistocene mollusks from the Catalan marine platform

This work reviews and updates the knowledge on the macrobioerosion traces that appear in molluscan shells of the Würmian (Upper Pleistocene) of the Catalan coast. The samples come from three large areas at Palamós, Blanes and the Ebre Delta, and have been obtained at depths between 70 and 425 m above the marine platform through the trawls of the fishing boats that work there. The most abundant species are the bivalves *Arctica islandica* and *Chlamys islandica* and the gastropods *Buccinum undatum* and *Neptunea contraria*. Up to 22 ichnotaxa corresponding to macrobioerosion have been identified, of which 17 have never been reported in these shells. The most common traces are identified as the ichnospecies *Entobia* spp., *Maeandropolydora sulcans*, *Umbichnus inopinatus*, *Camarichnus* isp., *Centrichnus concentricus* and *Oichnus* spp., which obey to different ecological behaviors. *C. concentricus* and *C. eccentricus* are studied with special detail. Ichnological information contributes to improving and expanding knowledge about benthic biodiversity during the last glacial period of the Mediterranean and about biological interactions in the geological past.

Keywords: Würm, Pleistocene, bioerosion, macrobioerosion, ichnology, Catalonia, mollusks, Mediterranean Sea.

A la plataforma marina de la costa catalana existeixen dipòsits sedimentaris submarins força extensos amb abundants restes de mol·luscs marins que hi van viure durant el període glacial Würm (Pleistocè superior).

La glaciació würmiana representa el darrer episodi fred que, amb oscil·lacions, va afectar l'Hemisferi Nord europeu entre fa 110.000 i 9.600 anys. Els fòssils dels dipòsits de les costes catalanes provenen en concret de

finals de l'estatge climàtic fred anomenat Dryas (Dryas recent o *Younger Dryas*), que va tenir lloc entre fa uns 12.800 i 11.500 anys (Berger, 1990).

Després de les primeres cites d'autors com Pruvot & Robert (1897), Maluquer (1916), Bourcart (1955), Mars (1958) i Barbaza (1971), aquests fòssils pleistocens han estat estudiats des del punts de vista taxonòmic (Martinell & Julià, 1973; Domènech & Martinell, 1980; Martinell et al., 1986), de la macrobioerosió (Martinell

& Domènech, 1981; Martinell et al., 1986) i de la microbioerosió (Wissihak & Porter, 2006; Molinu, 2015). En aquest treball se'n revisa i actualitza la informació icnològica, en concret la referent a la macrobioerosió.

La icnologia estudia les evidències de l'activitat dels organismes (desplaçament, alimentació, habitatge) a partir de les traces que produeixen (petjades, rastres, rascades, orificis). Quan aquestes activitats han tingut lloc dintre o fora un substrat tou (fangs, sorres, etc.), es parla de bioturbació. Si es van enregistrar en substrat dur, fos d'origen inorgànic (roca) o orgànic (conquilla, os, fusta), aleshores es parla de bioerosió. És d'aquest tipus d'activitat que es tractarà en aquest treball.

Les traces de bioerosió representen comportaments molt diversos, com ara la locomoció (*repichnia*), l'habitació (*domichnia*), la cerca d'aliment (*pascichnia*), la mateixa alimentació (*fodidichnia*), la fixació (*fixichnia*) o la depredació (*praedichnia*). L'activitat es pot realitzar dintre o sobre del substrat, i respon a comportaments sèssils o vàgils (puntuals o no). De traces de bioerosió, se'n troben tant en medis aquàtics (marins i d'aigua dolça) com terrestres.

Alguns exemples d'activitat bioerosiva serien els forats que fan alguns cargols sobre altres mol·luscs per menjar-se'ls, els caus que excaven els dàtils de mar als penya-segats, les rascades de les dents dels depredadors sobre els ossos de les preses o les excavacions de les larves d'insectes a troncs d'arbre, entre molts d'altres.

Els organismes erosionen mitjançant la dissolució química o l'atac mecànic. En tots dos casos, produeixen forats, rascades, dissolucions, etc. que es poden observar en esquelets (coralls, conquilles, ossos), substrat vegetal (fulles, fusta) o substrat lític. La bioerosió química s'observa sobre tot en carbonats (com les conquilles), mentre que la mecànica apareix en una gran varietat de substrats (orgànics i inorgànics). L'estudi d'aquests comportaments a l'actualitat permet interpretar-ne l'existència en el passat a través del registre geològic i paleontològic que n'ha quedat (Martinell, 1989).

Pràcticament tots els tàxons comprenen grups amb activitat erosiva, des dels cianobacteris i els fongs fins els mamífers passant pels diversos fil·lus vegetals i animals. L'estudi de la bioerosió (igualment com el de la bioturbació) resulta de gran interès en el camp de la paleontologia i la geologia per motius diversos, com

ara: a) dona evidència de grups sense esquelet rígid que no han deixat altre tipus de registre fòssil i així també aporta informació sobre la biodiversitat de les comunitats del passat, b) contribueix al coneixement de l'evolució dels metazous, c) permet interpretar les relacions ecològiques entre tàxons del passat, és a dir, com interaccionaven entre si i quins comportaments vitals desplegaven, contribuint a la comprensió de les estructures tròfiques, d) aporten informació per traçar línies de costa antigues, paleobatimetries i paleotemperatures, i e) el producte de la bioerosió són grans de mides concretes que col·laboren en la formació dels sediments (Davidson et al., 2018).

Dintre la bioerosió resulta pràcticament diferenciar entre micro- i macrobioerosió atès que requereixen mètodes d'estudi ben diferents, tot i que els límits a vegades se sobreposen (vegeu el cas de les perforacions d'esponges, per exemple).

Situació geogràfica i geològica

Els dipòsits würmians del NE de la península Ibèrica (entre el cap de Creus i el delta de l'Ebre) són accessibles indirectament als canyons submarins o als ventalls deltaics, prop del talús de la plataforma marina i a profunditats entre 70 i 425 m. Les fonts del material fòssil han estat quatre principals localitats, de nord a sud: els canyons del cap de Creus i Palamós (també conegut com la Fonera) (Alt Empordà), el canyó de

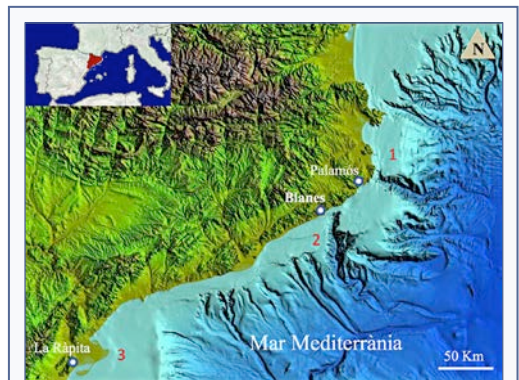


FIGURA 1. Situació geogràfica de les àrees de dragatge de les mostres estudiades al llarg de la costa catalana. **1:** Palamós: canyó de cap de Creus i canyó de Palamós (la Fonera); **2:** canyó de Blanes; **3:** delta de l'Ebre.

Geographical location of the dredging areas of the samples studied along the Catalan coast. **1:** Palamós: cap de Creus and Palamós (la Fonera) canyons; **2:** Blanes canyon; **3:** Ebre delta.

Blanes (la Selva) i els lòbuls deltaics del delta de l'Ebre (el Montsià-el Baix Ebre) (Fig. 1).

La plataforma continental del NE de la península Ibèrica ha estat molt estudiada des de les perspectives geomorfològica, estructural, sedimentològica i oceanogràfica, en especial els darrers anys (Canals et al., 2006; Palanques et al., 2006; Lastras et al., 2007; DeGeest et al., 2008; Durán et al., 2013, 2014; Tubau et al., 2015; Payo-Payo et al., 2017; Paradis et al., 2018; entre d'altres). D'aquesta manera, hom disposa d'abundant informació sobre els corrents marins, el transport de sediment al llarg de la costa i en els canyons submarins, els efectes en cascada, les afectacions mediamientals, etc.

Aquesta plataforma es caracteritza per nombrosos, llargs i a vegades profunds canyons que tallen el talús continental, l'origen dels quals s'atribueix en gran part als processos erosius relacionats amb la baixada de la línia de costa durant el període würmià. Aquests canyons s'han excavat en diferents materials, incloent-hi els sediments no consolidats depositats durant el Würm, i estan sota un constant procés de desmantellament a causa dels corrents marins.

El canyó del cap de Creus se situa en l'extrem sud-occidental del golf de Lleó. La plataforma continental en aquest golf és ampla i apareix tallada per nombrosos canyons, encara que s'estreny molt ràpidament en direcció al mateix cap de Creus. El canyó de Palamós (també conegut com la Fonera) es troba a uns 50 km al SSO del cap de Creus. Les conquilles han estat recol·lectades a una distància d'entre 1 i 4 milles de la costa i el material reposava en ambdós canyons a profunditats entre 250 i 425 m.

La tercera localitat de recol·lecció és el canyó de Blanes, un dels més amples de la mar Catalana (Canals et al., 2006), situat uns 60 km al SO de Palamós. En ell, els materials pleistocens consisteixen principalment en una lumaquella de mol·luscs força consolidada (Barbaza, 1971).

La localitat del delta de l'Ebre és la més meridional de les quatre i va ser identificada per primera vegada per Verdaguer (1983). Els lòbuls deltaics würmians es troben actualment sobre la plataforma continental, a uns 70 m de profunditat (Martinell et al., 1986).

Froget et al. (1972) van obtenir una edat de -12.000 AP per a les conquilles del canyó del cap de Creus. Aquest resultat situa efectivament les mostres al final del

darrer període glacial europeu (estatge climàtic Dryas). Verdaguer (1983) va datar els lòbuls deltaics fossilífers del delta de l'Ebre també com a würmians (en concret, del Würm IV). I. Matías i J. Alborch (in Martinell et al., 1986) van identificar nanoplàncton marí i foraminífers indicadors d'aigües fredes en sediments extrets de l'interior de conquilles tancades d'*Arctica islandica* (Linné, 1767) procedents d'aquests lòbuls.

Metodologia

Les conquilles estudiades s'han obtingut gràcies a l'activitat pesquera de les flotes basades als ports de Palamós (el Baix Empordà), Blanes (la Selva) i la Ràpita (el Montsià). En tots els casos, el material ha estat recol·lectat mitjançant tècniques d'arrossegament destinades a la captura de la gamba vermella de profunditat [*Aristeus antennatus* (Risso, 1816)] a les localitats septentrionals, i del llagostí [*Nephrops norvegicus* (Linné, 1758)] a la zona del delta de l'Ebre. Durant l'arrossegament, les xarxes també capturen conquilles pleistocenes en passar pels nivells fossilífers que afloren en profunditat.

Per aquest treball, les conquilles recol·lectades als canyons de cap de Creus i de Palamós s'han considerat com d'una localitat única (Palamós, el port de descàrrega). La seva proximitat geogràfica i la dificultat en alguns casos de poder-ne confirmar la procedència així ho aconsellen, mentre que la unificació no compromet els resultats de l'estudi.

El material estudiat és acumulatiu, és a dir, no procedeix d'un sol dia de pesca, sinó que forma part de nombrosos lots recol·lectats al llarg de les darreres dècades. En total, s'han pogut analitzar unes 400 conquilles, entre gasteròpodes i bivalves. Per al senzill estudi biomètric efectuat s'han utilitzat solament els exemplars obtinguts en la remesa de l'hivern 2021-22.

La identificació de les traces s'ha dut a terme mitjançant l'observació directa, amb lupes binoculars i a través de radiografies. Els exemplars mesurats per aquest treball ho han estat amb un peu de rei digital Qfun, amb una precisió de 0,01 mm.

El gruix del material analitzat forma part de la col·lecció Martinell-Domènech depositada al Museu de Ciències Naturals de Barcelona i a la col·lecció d'icnologia del Departament de Dinàmica de la Terra i de l'Oceà, de la Universitat de Barcelona. Ambdues col·leccions es troben en procés de catalogació.

Consideracions tafonòmiques

El mètode d'obtenció de les conquilles (dragat mitjançant les arts de pesca) resulta de gran utilitat pràctica, però implica qüestions tafonòmiques a considerar i que ja foren assenyalades per Domènech et al. (1982):

És difícil determinar amb precisió la localització de les mostres ja que l'àrea escombrada pels pescadors durant les jornades de treball és àmplia tant pel que fa a l'extensió superficial com en batimetria.

No sempre és fàcil diferenciar entre les conquilles corresponents a organismes actuals morts i els representants fòssils del Würm, ja que es troben barrejades. La barreja podria obeir a causes diferents: els sediments contenen tafocenosis promediades pel temps (*time-averaged*, sensu Kidwell & Bosence, 1991) i conquilles actuals infiltrades i/o que s'han barrejat a les mateixes xarxes dels ormejos de pesca. Per tant, quan es consideren espècimens que corresponen a espècies amb representants actuals en el mar Mediterrani, cal actuar amb precaució. El bivalve *Glossus humanus* (Linné, 1758) n'és un bon exemple ja que es tracta d'una espècie eminentment boreal que actualment habita també les aigües profundes de la mar Mediterrània.

Altres restriccions tafonòmiques es relacionen amb

la naturalesa dels dipòsits. Les conquilles es recuperen en diferents estats de preservació. La gran majoria apareixen senceres, però sovint abrades i/o incrustades per epizous (serpúlids, per ex.), la qual cosa dificulta l'observació de la bioerosió (sobretot, la microbioerosió). Només al delta de l'Ebre i -extraordinàriament- a Palamós es troben bivalves amb les conquilles tancades (tant de tàxon endobentònics - *Arctica*, per ex.- com epibentònics - *Chlamys*, per ex.), la qual cosa indica un grau de transport biostratigràfic baix o nul, i probablement un enterrament ràpid.

Cal observar també que els nivells pleistocens considerats són bàsicament sediments no consolidats que han pogut patir els efectes dels corrents. Això indica un transport més o menys significatiu al llarg del talús i l'afectació possible per bioerosionadors actuals, ja que els fòssils segueixen en contacte amb aigües marines. Per tots aquests motius, les interpretacions relatives a la bioerosió han de ser molt cauteloses.

La malacofauna würmiana

Els sediments würmians contenen concentracions de conquilles de mol·luscs pertanyents a espècies d'aigües fredes que actualment només habiten a mars més septentrionals, és a dir, d'aigües més fredes que les

ESPÈCIES	CC/P	B	DE
<i>Capulus hungaricus</i> (Linné, 1758)	X		
<i>Lunatia helicina</i> (Brocchi, 1714)	X		
<i>Buccinum undatum</i> (Linné, 1785)	X		X
<i>Buccinum humphreysianum</i> (Bennett, 1825)	X		X
<i>Colus islandicus</i> (Mohr, 1786)	X		X
<i>Neptunea contraria</i> (Linné, 1771)	X		X
<i>Modiolus modiolus</i> (Linné, 1758)	X	X	X
<i>Chlamys islandica</i> (Müller, 1776)	X		X
<i>Pseudamussium septemradiatum</i> (Müller, 1779)	X	X	
<i>Acanthocardia echinata</i> (Linné, 1758)	X	X	
<i>Arctica islandica</i> (Linné, 1767)	X	X	X
<i>Glossus humanus</i> (Linné, 1758)	X		X
<i>Venus casina</i> (Linné, 1767)	X		
<i>Panomya norvergica</i> (Spengler, 1793)	X	X	

TAULA 1. Fauna malacològica recol·lectada a les localitats submarines plistocenes de la costa catalana. CC/P: àrea dels canyons de cap de Creus i Palamós (la Fonera); B: àrea del canyó de Blanes; DE: àrea del delta de l'Ebre (actualitzat a partir de Domènech & Martinell, 1980).

Malacological fauna collected in the Catalan coast Pleistocene submarine localities. CC/P: cap de Creus and Palamós (la Fonera) canyons area; B: Blanes canyon area; DE: Ebre delta canyon area (updated from Domènech & Martinell, 1980).

actuals de la Mediterrània, o en aigües més profundes. Aquestes espècies van colonitzar els fons marins de plataforma de la Mediterrània durant el període fred i en van desaparèixer quan la temperatura de les aigües augmentà de nou.

La fauna malacològica würmiana de l'àrea del cap de Creus va ser descoberta a finals del segle XIX (Pruvot & Robert, 1897), tot i que l'estudi no es va iniciar fins mitjan segle XX (vegeu Martinell & Domènech, 1981; Martinell et al., 1986). Les publicacions més recents són les de Domènech & Martinell (1980, 1982), on es descriuen 13 espècies de mol·luscs a partir del material proporcionat pels pescadors dels ports de Palamós (el Baix Empordà) i Blanes (la Selva). Alhora, el material del delta de l'Ebre proporcionat pels pescadors de la Ràpita (el Montsià) comprèn 9 espècies de mol·luscs típiques d'aigües fredes, juntament amb diverses espècies més que actualment encara es troben al Mediterrani, tot i que en aigües més profundes (Martinell et al., 1986). Llistats més extensos que no pas aquests es troben a d'altres treballs. Per exemple, Mars (1958) hi cita 78 espècies, però moltes d'elles encara habiten en aigües de fondàries similars a la costa catalana. Com que no corresponen a tàxons d'aigües fredes, els equivalents recollits no s'han considerat per aquest treball.

La Taula 1 resumeix les associacions malacològiques identificades als nivells submarins pleistocens de cada localitat. En conjunt, representa una associació clarament d'aigües fredes, amb hostes boreals com *Arctica islandica* (Linné, 1767), *Panomya norvegica* (Spengler, 1793), *Chlamys islandica* (Müller, 1776), *Pseudamussium septemradiatum* (Muller, 1779), *Buccinum undatum* Linné, 1758 i *Neptunea contraria* (Linné, 1771) com a principals components (Domènech & Martinell 1980; Martinell et al., 1986). *A. islandica*, *Ch. islandica*, *P. septemradiatum*, *M. modiolus* (Linné, 1758), *G. humanus* (Linné, 1758) i *P. norvegica* són les espècies més abundants entre els bivalves, mentre que *N. contraria*, *B. undatum*, *B. humphreysianum* Bennett, 1825 i *Colus islandicus* (Mohr, 1786) constitueixen els gasteròpodes més comuns (Domènech & Martinell, 1982).

A continuació es comenten algunes característiques de les espècies més significatives de l'associació.

Arctica islandica (la cloïssa oceànica) ha estat la principal espècie-hoste considerada gràcies a la seva abundància local, la seva presència a totes les localitats analitzades i a la prou bona preservació de molts espècimens.

A. islandica és un bivalve venèrid (família Arctiidae) d'hàbit endobentònic, ben conegut per la seva longevitat, el seu interès paleoambiental i per ser un recurs de pesca, que actualment viu a fons submareals d'aigües entre temperades i boreals a ambdues costes de l'oceà Atlàntic (Schöne, 2013), la qual cosa li confereix el caràcter àrtic. Avui dia no es troba a la mar Mediterrània, tot i que sí que hi habitava durant el Pliocè superior i el Pleistocè. Les seves restes fòssils apareixen en fàcies d'aigües profundes (Cerulli-Irelli, 1908; Gignoux, 1913; Raffi, 1986; Emig & Geistdoerfer, 2004).

Les conquilles recol·lectades d'altres espècies de bivalves, com ara les dels ostreòideus *Chlamys islandica* (la vieira d'Islàndia) i *Pseudamussium septemradiatum* (fam. Pectinidae), també són localment abundants, tot i que el grau de preservació de molts exemplars només ha permès un estudi parcial de la microbioerosió. Es tracta d'espècies igualment boreals i absents avui dia de la mar Mediterrània. A diferència d'*A. islandica*, el seu hàbit de vida és epibentònic. *Ch. islandica* habita actualment a profunditats entre 20 i 60 m a l'Atlàntic Nord (Pedersen, 1994), mentre que *P. septemradiatum* ho fa a la plataforma externa, i arriba als 200 m de profunditat.

El mitíl·lid *Modiolus modiolus* (fam. Mytilidae) és una espècie encara present al Mediterrani, tot i que poc abundant. Apareix a la zona litoral, sobre fons fangosos i detrítics. Durant el Pliocè, en canvi, havia estat una espècie de fondària.

El venèrid *Glossus humanus* (fam. Glossidae) ocupa substrats fangosos o d'arena fina a profunditats entre 7 i 250 m, però especialment més avall dels 50 m. Tot i que també es tracta d'una espècie d'aigües fredes, encara habita actualment en aigües profundes del mar Mediterrani. Per tant, algunes conquilles recol·lectades podrien correspondre a individus més recents que no pas els clarament würmians.

El miòid *Panomya norvegica* (fam. Hiatellidae) va arribar al Mediterrani des d'aigües més septentrionals durant el Quaternari, i en va desaparèixer després de la darrera glaciació. Actualment es troba a totes dues ribes de l'Atlàntic nord i és pròpia d'aigües profundes.

Els neogasteròpodes *Buccinum undatum*, *B. humphreysianum* i *Neptunea contraria* (fam. Buccinidae) són molt rars actualment al Mediterrani i es troben solament en aigües de gran profunditat, en especial *B. undatum*. La seva distribució geogràfica correspon sobretot a l'Atlàntic nord i mars adjacents. L'altra

espècie de neogasteròpode present és *Colus islandicus* (Mohr, 1786) (fam. Colidae), amb presència actual restringida a l'Atlàntic nord.

La malacofauna fòssil està acompanyada per restes d'altres invertebrats, com ara coralls ahermatípics, altres molluscs i briozous. Seguint les consideracions tafonòmiques abans esmentades, cal indicar que alguns espècimens de la fauna acompanyant podrien correspondre a comunitats holocenes establertes després de

la recuperació del període glacial, però resulta impossible discriminar-los.

La bioerosió en les conquilles würmianes

La microbioerosió

El present treball se centra en la macrobioerosió, però l'estudi quedaria incomplet si no s'hi incorporessin dades relatives a la microbioerosió. Puntualment,

Ichnoespècie	Productors	Palamós	Blanes	Delta
<i>Scolecia filosa</i> Radtke, 1991	cianobacteris	X	X	
<i>Ichnoreticulina elegans</i> (Radtke, 1991)	algues cloròfites	X	X	
<i>Saccomorpha clava</i> Radtke, 1991	fongs	X	X	X
<i>Saccomorpha stereodiktyon</i> Golubic et al., 2014	fongs	X		
<i>Polyactina araneola</i> Radtke, 1991	fongs	X	X	X
<i>Flagrichnus baiulus</i> Wisshak & Porter, 2006	fongs	X	X	X
<i>Semidendrina pulchra</i> Bromley et al., 2007	foraminífers	X	X	X
<i>Orthogonum lineare</i> Glaub, 1994	desconeguts	X	X	
<i>Dendrina</i> isp.	foraminífers	X	X	
<i>Dyctiaporus</i> isp.	foraminífers	X	X	
<i>Camarichnus subrectangularis</i> Santos & Mayoral, 2006 (*)	foraminífers	X		
<i>Camarichnus</i> isp. (*)	foraminífers	X	X	
<i>Entobia mikra</i> Wisshak, 2008	esponges clionàides	X	X	X
<i>Entobia</i> ispp.	esponges clionàides	X	X	X
<i>Maeandropolydora sulcans</i> Voigt, 1965	poliquets espioníds	X	X	X
<i>Caulostrepsis taeniola</i> Clarke, 1908 (*)	poliquets espioníds	X	X	
<i>Renichnus arcuatus</i> Mayoral 1987 (*)	poliquets serpúlids		X	
<i>Sulcichnus</i> isp. (*)	poliquets eunícids	X	X	X
<i>Talpina ramosa</i> Hagenow, 1840 (*)	poliquets; forònids	X	X	
<i>Centrichnus concentricus</i> Bromley & Martinell, 1991	cirrípedes verrúccids	X	X	X
<i>Caedichnus spiralis</i> Stafford, 2015 (*)	crustacis decàpodes	X	X	X
<i>Gastrochaenolites</i> isp. (*)	bivalves gastrochaeníds	X	X	
<i>Oichnus simplex</i> Bromley, 1981 (*)	gasteròpodes murícids	X		X
<i>Oichnus paraboloides</i> Bromley, 1981 (*)	gasteròpodes natífids			X
<i>Radulichnus inopinatus</i> Voight, 1977	gasteròpodes	X		
<i>Centrichnus eccentricus</i> Bromley & Martinell, 1991	bivalves anòmiids	X	X	X
<i>Finichnus peristroma</i> (Taylor et al., 1999) (*)	briozous queilostòmats	X	X	
<i>Pinaceocladichnus onubensis</i> Mayoral, 1988 (*)	briozous ctenostomes		X	
<i>Iramena bonaresi</i> Mayoral, 1988 (*)	briozous ctenostomes	X		
<i>Gnathichnus pentax</i> Bromley, 1975	equínids regulars	X	X	
<i>Umbichnus inopinatus</i> Martinell et al., 1999 (*)	desconeguts	X	X	X

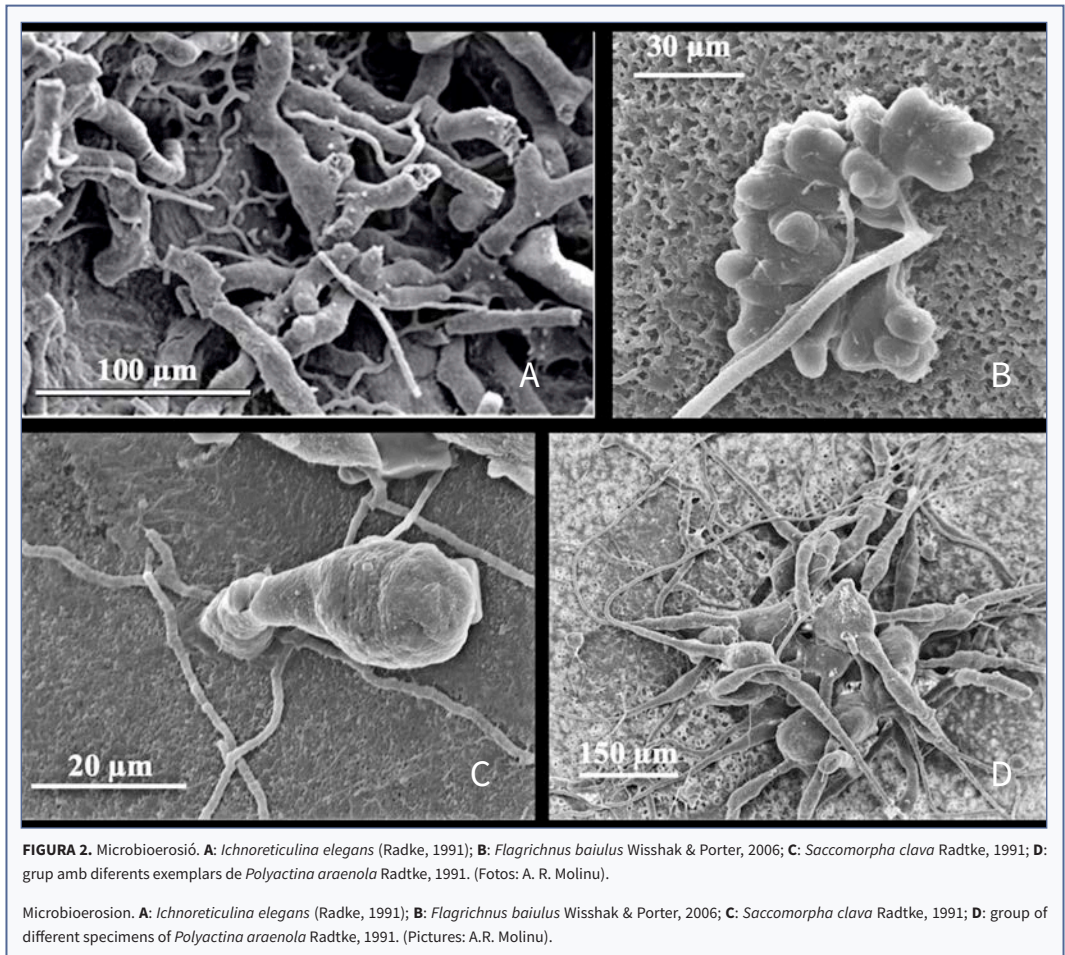
TAULA 2. Llista general i distribució en la zona d'estudi de les ichnoespècies identificades. (*): primera cita.

General check-list and distribution of the identified ichnospecies within the studied area. (*): first record.

Wisshak & Porter (2006) van utilitzar una conquilla procedent de Palamós en la descripció d'un icnogènere i d'una icnoespècie noves (*Flagrichnus profundus*). Més tard, Molinu (2015) va estudiar la microbioerosió de manera exhaustiva en conquilles dels bivalves *A. islandica*, *Ch. islandica*, *P. septemradiatum* i *G. humanus* de les mateixes localitats que en el present treball, i va identificar-hi 22 microicnotàxons. D'ells, 5 corresponen a traces produïdes per cianobacteris, bacteris i algues cloròfites fotoautòtrofs, mentre que les restants 17 corresponen a traces de microendolits heteròtrofs. No es va observar regularitat en la distribució de les traces a les mostres, ni per localitats ni per les espècies de bivalves que en constitueixen el substrat. Només les 8 icnoespècies més representades s'han afegit a la taula general de la bioerosió (Taula 2) (Fig. 2A-D).

Les microperforacions atribuïdes a fotoautòtrofs apareixen de forma molt esporàdica. Només *Scolecia filosa* Radtke, 1991 és abundant en conquilles de *P. septemradiatum* de cap de Creus i *Ichnoreticulina elegans* (Radtke, 1991) en valves de *Ch. islandica* de Palamós. Les perforacions de fotoautòtrofs són més abundants en els bivalves epibentònics (*Ch. islandica* i *P. septemradiatum*), i esporàdicament se'n troben en valves d'*Arctica islandica* (endobentònica).

En conjunt, les microperforacions percentualment més abundants són *Saccomorpha clava* Radtke, 1991, *S. stereodiktyon* Golubic et al., 2014, *Semidendrina pulchra* Bromley et al., 2007 i *Entobia mikra* Wisshak, 2008, produïdes per heteròtrofs. En aquests casos, no hi ha diferències en els bivalves-hoste, siguin endo-epibentònics.



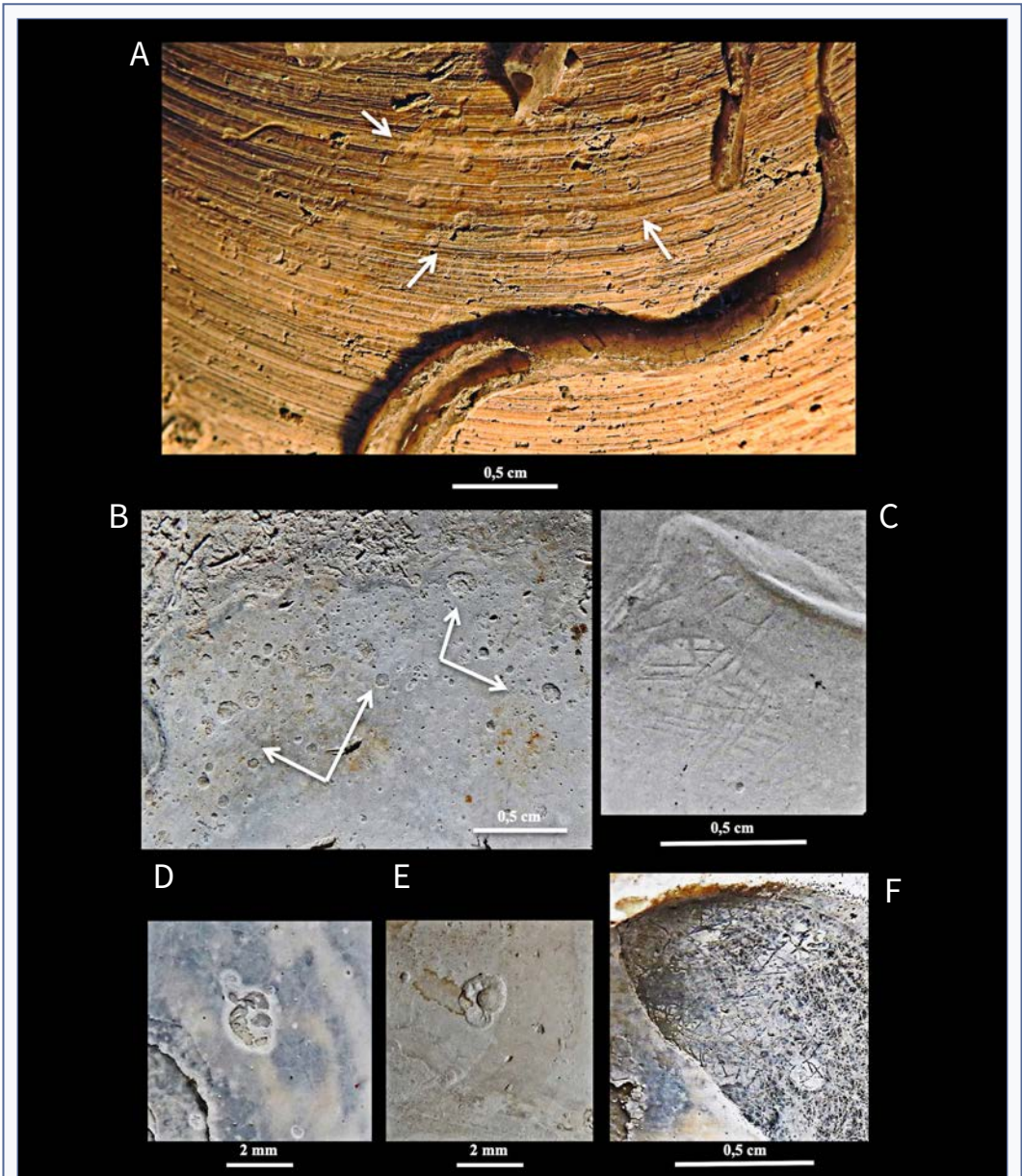


FIGURA 3. Impressions de foraminífers i rascades d'equínids sobre *A. islandica*. **A-B,E:** *Camarichnus*, petites depressions (vegeu fletxes) causades per la fixació de foraminífers bentònics (en aquests casos, Fam. Cibicides) a les cares externa (**A**) i interna (**B,E**) de sengles valves, Palamós; **C:** *Gnatichnus pentax*, rascades produïdes per l'acció de l'aparell bucal i/o les radioles d'un equínid regular sobre una impressió muscular anterior, Blanes; **D:** *Camarichnus subrectangularis*, petita depressió causada per la fixació de foraminífers bentònics a la cara interna d'una valva, Palamós; **F:** *G. pentax*, rascades produïdes per l'acció de l'aparell bucal i/o les radioles d'equínids regulars sobre una impressió muscular anterior, Palamós.

Foraminiferan scars and echinoid scratches on *Arctica islandica*. **A-B,E:** *Camarichnus*, small depressions (see arrows) due to the benthic foraminifera fixation (in these examples, Fam. Cibicides) at the outer (**A**) and inner (**B,E**) sides of the valves, Palamós; **C:** *Gnatichnus pentax*, scratches produced by the activity of the buccal apparatus and/or spines of regular echinoids, on an anterior muscle scar, Blanes; **D:** *Camarichnus subrectangularis*, small depressions due to the fixation of benthic foraminifera, on the inner side of a valve, Palamós; **F:** *G. pentax*, scratches produced by the activity of the buccal apparatus and/or spines of regular echinoids, on an anterior muscle scar, Palamós.

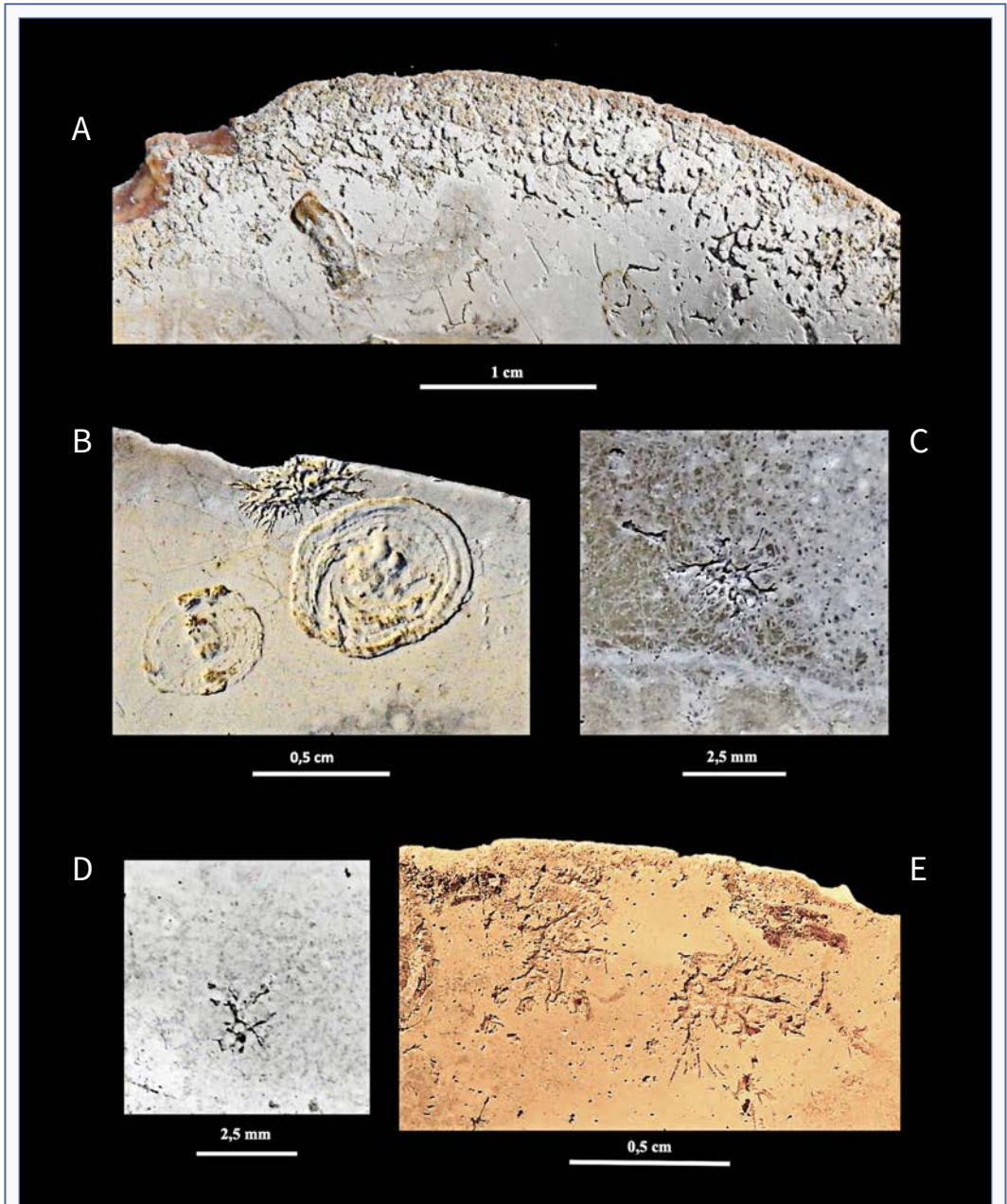


FIGURA 4. Traces de grups diversos sobre la cara interna de valves d'*Arctica islandica*. **A:** marge ventral d'una valva amb *Dictyoporus* (productors: foraminífers?), Blanes; **B:** marge ventral d'una valva amb dos *Centrichnus concentricus* (productors: cirrípedes verrúcids) i *Dendrina* (productors: foraminífers?), Blanes; **C:** interior de la valva amb *Talpina ramosa* (productors: forònids), Palamós; **D:** interior de la valva amb *Talpina ramosa* (productors: forònids), Blanes; **E:** marge ventral d'una valva amb *Dictyoporus* (productors: foraminífers?), Palamós.

Traces of several groups on the inner side of *Arctica islandica* valves. **A:** ventral margin of a valve with *Dictyoporus* (producers: foraminiferans?), Blanes; **B:** ventral margin of a valve with two *Centrichnus concentricus* (producers: verrucid cirripedes) and *Dendrina* (producers: foraminiferans?), Blanes; **C:** inner side of a valve with *Talpina ramosa* (producers: phoronids), Palamós; **D:** inner side of a valve with *Talpina ramosa* (producers: phoronids), Blanes; **E:** ventral margin of a valve with *Dictyoporus* (producers: foraminiferans?), Palamós.

La macrobioerosió

A les conquilles recollectades ressalta la presència de traces de macrobioerosió i incrustació degudes a l'activitat d'organismes diversos. Estudis previs són els realitzats per Martinell & Domènech (1981), Martinell et al. (1986) i Bromley & Martinell (1991). La Taula 2 mostra el llistat dels icnotàxons identificats a les diferents localitats. Les traces bioerosives dels tipus *domichnia* (*Entobia*, *Maeandropolydora*, *Umbichnus*)-degudes a endoesqueletozous- i *fixichnia* (*Camarichnus*, *Centrichnus*) i *praedichnia* (*Oichnus*)-causades per epiesqueletozous- són els icnogèneres més ben representats dintre i damunt d'aquestes conquilles pleistocenes. Entre els incrustants sobresurten els tubs de poliquets serpúlids.

A continuació es comenten els principals icnotàxons presents a les mostres, agrupats en funció dels productors quan així ha estat possible. Cal senyalar que l'ordre de les figures no sempre és correlatiu atès que moltes conquilles presenten traces de grups dispars que és menester mencionar.

Impressions de foraminífers: Martinell & Domènech (1981) ja van assenyalar en aquests materials les impressions degudes a foraminífers. Aquestes marques, comunes en conquilles de Palamós i de Blanes, són similars a les figurades per Vénec-Peyré (1996) en substrats esquelètics de la Polinèsia francesa -produïdes per diferents espècies de foraminífers aglutinats-, per Neumann & Wisshak (2006) en conquilles de la costa oest de Noruega -produïdes pel foraminífer d'hàbit paràsit *Hyrrokin sarcophaga* Cedhagen, 1994 (fam. Rossalinidae)-, i per Wisshak & Rüggenberg (2006) en substrat carbonàtic experimental al Sud de Suècia -produïdes pel foraminífer bentònic *Cibicides lobatulus* (Walker & Jacob, 1798) (fam. Cibicidae). Santos & Mayoral (2006) van descriure traces de foraminífers de la superfamília Planorbuloidea en valves d'ostres del Pliocè d'Estepona, i proposaren els nous icnogèneres *Camarichnus* i *Canalichnus*. Les impressions observades en el material del Würm en estudi coincideixen amb les descrites per aquests autors: *Camarichnus* isp. en valves d'*A. islandica* de Palamós i Blanes (Fig. 3A-B, E), i *C. subrectangularis* Santos & Mayoral, 2006 a la cara interna d'una valva d'*A. islandica* del sector de Palamós (Fig. 3D). També s'hi han identificat perforacions dendriformes com ara *Dictyoporus* isp. (Fig. 4A, E) i *Dendrina* isp. (Fig. 4B), atribuïbles a l'acció de foraminífers, i *Talpina ramosa* von

Hagenow, 1840 (Fig. 4C-D) que es relaciona amb l'acció de cucs forònids (Voigt, 1972). Vegeu Wisshak (2017) per un estudi taxonòmic detallat de les perforacions dendriformes en substrats calcaris.

Entobia: Les esponges perforants (endolítiques) pertanyen quasi en exclusiva a la fam. Clionidae, i *Entobia* n'és l'icnogènere més representatiu (Bromley, 2004). Les perforacions constitueixen una xarxa compacta de cambres arrodonides connectades per canals. Unes i altres varien molt en mida i característiques superficials. Bromley & D'Alessandro (1989) proposaren tota una sèrie d'icnospècies, només identificables a partir de motllos de les perforacions, ja siguin naturals (Belaústegui et al., 2018) o artificials. L'ús de Raigs-X permet observar les xarxes i les mides de cambres i túnels, però no amb prou claredat els seus detalls diferencials (Fig. 5C, E). Per aquest motiu s'ha deixat la identificació de les macroperforacions d'esponges a nivell icnogènere, reconeixent però la presència de diferents morfologies. En superfície, les conquilles perforades per esponges presenten tot un seguit de petits orificis disposats regularment que corresponen a les obertures de la xarxa (Fig. 6A-E).

Les esponges infesten generalment substrats lítics o esquelètics morts. Quan la infestació es dona sobre conquilles de mol·luscs vius, aquests poden respondre amb la formació d'unes inflamacions a la zona interna de la conquilla per evitar que la perforació afecti les parts toves (Breton et al., 2017). A la Fig. 6B, D se n'observa exemples en conquilles de *M. modiolus* i d'*A. islandica*

Traces de poliquets espionids: *Trypanites* isp. (Fig. 5B), *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1906 i *Maeandropolydora sulcans* Voigt, 1965 (Figs. 5A, D; 7A, E; 8B, E-F) són força abundants, especialment en les conquilles de bivalves. Aquestes traces són túnels únics de morfologies més o menys senzilles que corresponen a organismes endobionts i, per tant, només són visibles bé quan la closca està erosionada, bé amb l'ús de Raigs-X (Fig. 5).

Traces de poliquets eunícids: a diferència del cas anterior, les traces de poliquets eunícids són solcs oberts damunt la superfície de les conquilles i, per tant, més fàcils d'observar. Apareixen en valves de bivalves (*A. islandica*, per exemple) (Fig. 7A-D, F) i en gasteròpodes (Fig. 8A-C). Martinell & Domènech (2009a) anomenaren aquestes traces *Sulcichnus*. Es tracta de solcs llargs simples, a vegades ramificats, sinuosos, que recorren

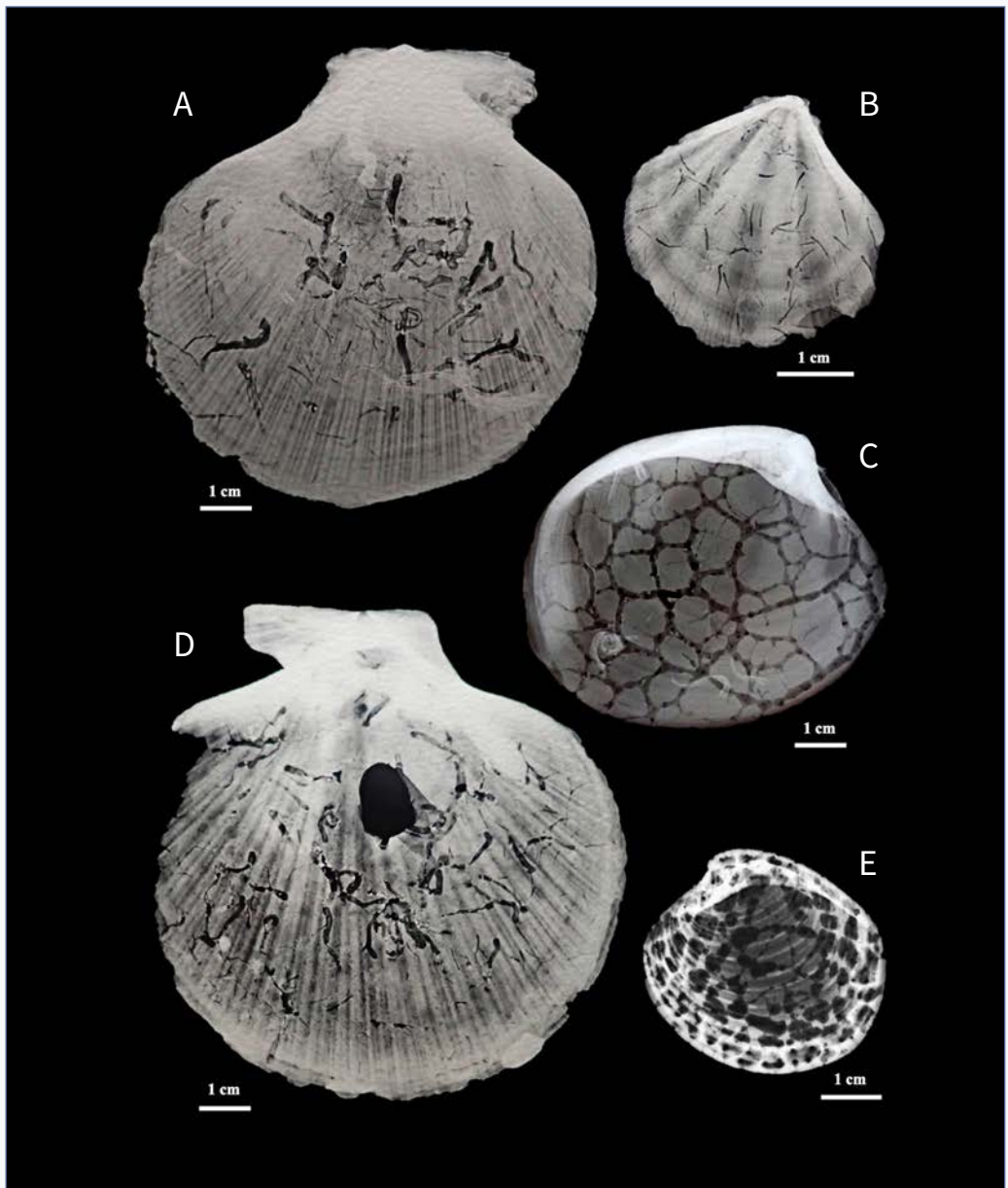


FIGURA 5. Radiografies de conquilles perforades de bivalves. **A:** valva dreta de *Chlamys islandica* amb *Maeandropolydora sulcans*, túnels sinuosos a l'interior de l'esquelet (productors: anèl·lids), Palamós; **B:** valva esquerra de *Pseudamussium septemradiatum* amb *Trypanites*, perforacions simples, estretes i allargades (productors: anèl·lids), Palamós; **C:** valva dreta d'*Arctica islandica* amb *Entobia*, xarxa tridimensional formada per túnels i cambres (productors: esponges clonoides), Palamós; **D:** valva esquerra de *Ch. Islandica* amb *M. sulcans*, túnels sinuosos a l'interior de l'esquelet (productors: anèl·lids), Palamós; **E:** valva dreta de *Venus casina* amb *Entobia* de cambres més grans i túnels molt més fins que a C, Palamós.

X-rays of bored bivalve shells. **A:** right valve of *Chlamys islandica* with *Maeandropolydora sulcans*, sinuous tunnels inside of the skeleton (producers: annelids), Palamós; **B:** left valve of *Pseudamussium septemradiatum* with *Trypanites*, narrow, elongate simple borings (producers: annelids), Palamós; **C:** right valve of *Arctica islandica* with *Entobia*, three-dimensional network formed by tunnels and chambers (producers: clonoid sponges), Palamós; **D:** left valve of *Ch. Islandica* with *M. sulcans*, sinuous tunnels inside of the skeleton (producers: annelids), Palamós; **E:** right valve of *Venus casina* with *Entobia* of larger chambers and much more thinner tunnels than in C, Palamós.

la superfície del substrat. Van ser descrits per primera vegada sobre teques de coralls solitaris neogens, però apareixen en molts altres substrats, esquelètics o lítics.

Traces de poliquets serpúlids: els poliquets serpúlids construeixen tubs calcaris dintre dels quals viuen, fixats al substrat, sobre el qual en queden impressions. Es tracta de solcs arquejats de morfologies variables, disposats serialment, que s'identifiquen com la icnoespècie *Renichnus arcuatus* Mayoral, 1987. Els gasteròpodes vermèdits produeixen també solcs equivalents. Tot i que no abundants, han aparegut diversos exemplars en les mostres estudiades (Fig. 8D).

Caedichnus: els mol·luscs són una font d'alimentació pels crustacis decàpodes, com també pels vertebrats marins. Amb les seves pinces (o dents) trenquen les conquilles de gasteròpodes i bivalves per accedir a les parts toves. En ocasions, les preses aconseguen escapar a l'atac i sobreviure. Aleshores, regeneren l'esquelet esberlat, tot deixant una cicatriu. Les morfologies tan variables de les fractures han dificultat la denominació de les traces (Alexander & Dietl, 2003; Dietl et al., 2010). Stafford et al. (2015) revisen aquesta traça de tipus *praedichnia* i proposen nominar-la *Caedichnus spiralis*. No és una traça freqüent en les conquilles würmianes estudiades, però n'ha aparegut alguna d'espòrica en gasteròpodes, atribuïble a decàpodes (Fig. 8A).

Centrichnus: aquest és un dels icnogèneres més recurrents a les conquilles recol·lectades. *Centrichnus* va ser definit per Bromley & Martinell (1991) en base a diversos espècimens recol·lectats a les localitats pleistocenes de cap de Creus i Palamós. Aquests autors nominaren dues icnoespècies diferents: *C. concentricus* Bromley & Martinell, 1991 atribuïda a les marques de fixació de cirrípedes verrúcids, i *C. eccentricus* Bromley & Martinell, 1991, una traça deguda a l'acció del bíssus de bivalves anòmids. Bromley & Heinberg (2006) les inclouen en la seva revisió paleontològica sobre les estratègies de fixació dels organismes sobre substrats durs.

El material recol·lectat posteriorment ha permès profunditzar en l'estudi d'aquestes icnoespècies. En concret, s'han utilitzat els exemplars d'*A. islandica* (74), *M. modiolus* (14), *Glossus humanus* (22), *Chlamys islandica* (23), *Panomya norvegica* (17) *N. contraria* (20), *B. undatum* (27), i *B. humphreysianum* (16) obtinguts en la remesa de l'hivern 2021-22.

Encara que els presumibles productors pertanyen a dos grups taxonòmics diferents, aquestes traces reflecteixen aquí el comportament de fixació d'invertebrats suspensívors sobre un mateix substrat esquelètic i en el mateix ambient, la qual cosa en permet la comparació.

Ambdues icnoespècies apareixen a les tres àrees considerades, encara que a les conquilles de cap de Creus només s'ha detectat *C. concentricus*.

C. concentricus és una traça superficial formada per solcs anellats concèntrics. La presència d'impressions produïdes per cirrípedes verrúcids sobre substrat esquelètic ja fou assenyalada per Darwin l'any 1854 (Bromley & Martinell, 1991). Radwanski (1977) indica la presència d'aquestes traces en ostres del Miocè de Polònia i les atribueix a verrúcids, però no les anomena. Actualment, solament l'espècie *Verruca stroemia* (O. F. Müller, 1776) produeix aquest tipus d'impressions. Bromley & Martinell (1991) van descriure *C. concentricus* en base a una impressió a la cara interna d'una valva d'*A. islandica* de Palamós. L'holotip està depositat al Museu de la Universitat de Copenhaguen amb la sigla MGUH 19747.

En les mostres es troba tant sobre conquilles de gasteròpodes com de bivalves (Fig. 9A-F), encara que difereix en la seva distribució. Així, gairebé totes les espècies de mol·luscs de Palamós el presenten, però la seva presència queda limitada a dues espècies de bivalves a Blanes i a dues de gasteròpodes al delta de l'Ebre. *A. islandica* és l'espècie més abundant a totes les localitats, de manera que els comptatges s'han centrat especialment en ella. Entre els gasteròpodes, *N. contraria* és l'espècie que presenta un nombre més elevat de *Centrichnus*.

En el cas de les cares internes de les conquilles dels bivalves, *C. concentricus* se situa principalment al marge ventral (Fig. 9F, 10E). Quan es tracta de la cara externa, les impressions es distribueixen per tota la superfície de la conquilla (Fig. 9D-E). En un estudi anterior basat en *A. islandica* (Martinell & Domènech, 2009b) es va comprovar que les valves dretes i esquerres no es veuen afectades igualment per l'incrustant, i que hi ha diferències importants en percentatge d'afectació entre les localitats: el 19,1% de les valves al conjunt cap de Creus-Palamós (però el 40,7% si es considera només Palamós), el 15,6% a Blanes i el 0% al delta de l'Ebre).

Palamós i Blanes concentren el major nombre de valves amb *C. concentricus*. Per aquest estudi s'ha mesurat

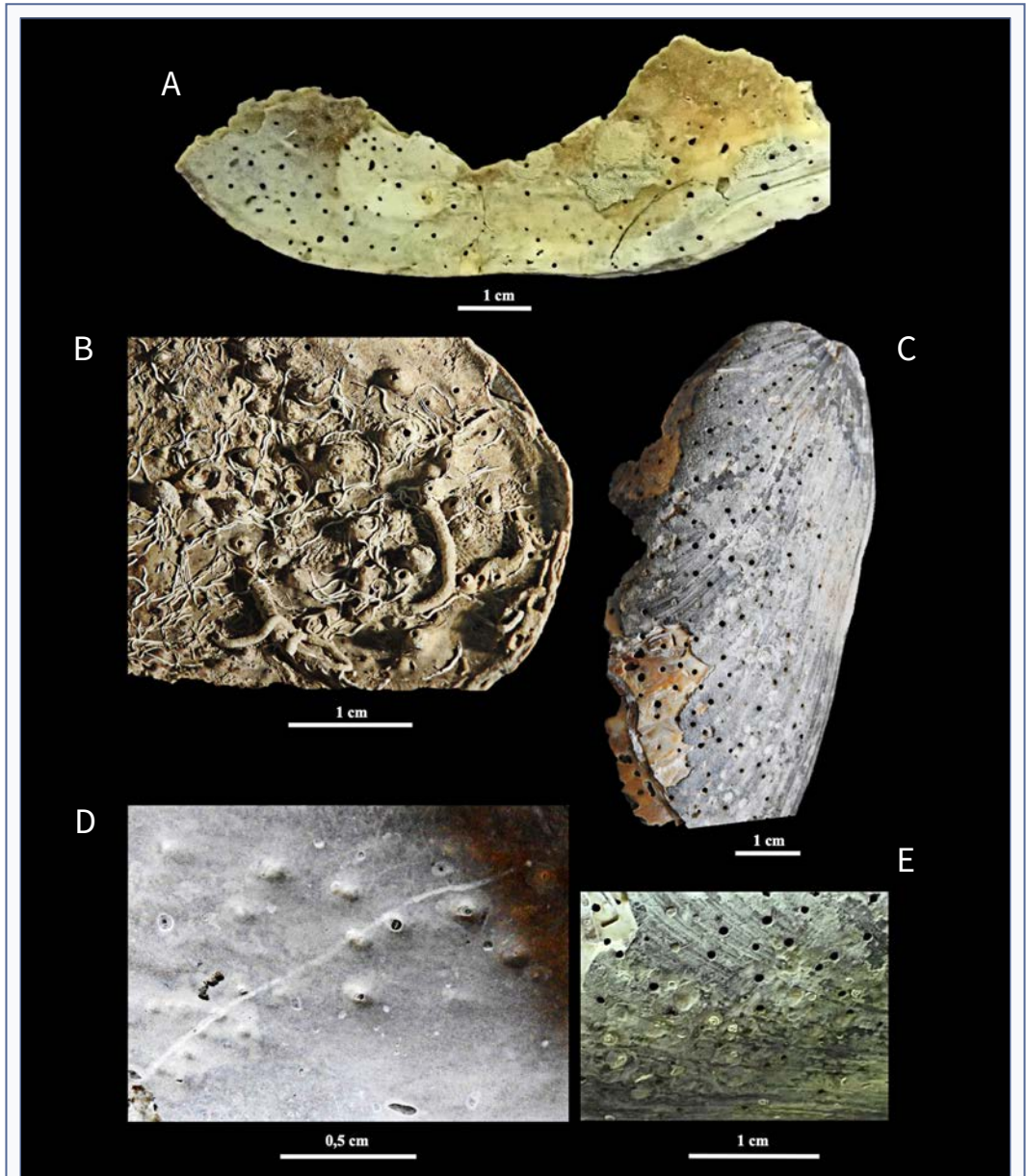


FIGURA 6. Perforacions d'esponges clonoides. **A:** fragment de *Modiolus modiolus* amb *Entobia* a la cara interna de la valva, representada pels orificis de sortida dels canals interns, delta de l'Ebre; **B:** vista de la cara interna d'una valva de *M. modiolus* amb *Entobia* en la qual els orificis es troben al centre d'inflacions atribuïbles a la resposta del bivalve davant una infestació en vida, mentre que els incrustants (anèl·lids, briozoans) s'haurien fixat post-mortem, delta de l'Ebre; **C:** cara externa d'una valva dreta de *M. modiolus* amb *Entobia*, delta de l'Ebre; **D:** detall de la cara interna d'una valva d'*Arctica islandica* amb inflacions similars a les de B i que denotarien una infestació en vida, Blanes; **E:** detall de la cara externa d'una valva de *M. modiolus* amb *Entobia*, Palamós.

Borings of clonoid sponges. **A:** fragment of *Modiolus modiolus* with *Entobia* in the inner side of the valve, represented by the outlet holes of the inner channels, Ebre delta; **B:** view of the inner side of a valve of *M. modiolus* with *Entobia* where the holes are in the middle of inflations attributable to the bivalve response in front of a live infestation, while encrusting taxa (annelids, bryozoans) would have fixed post-mortem, Ebre delta; **C:** outer side of a right valve of *M. modiolus* with *Entobia*, Ebre delta; **D:** detail of the inner side of an *Arctica islandica* valve with inflations similar to those in B, denotating a live infestation, Blanes; **E:** detail of the outer side of a valve of *M. modiolus* with *Entobia*, Palamós.

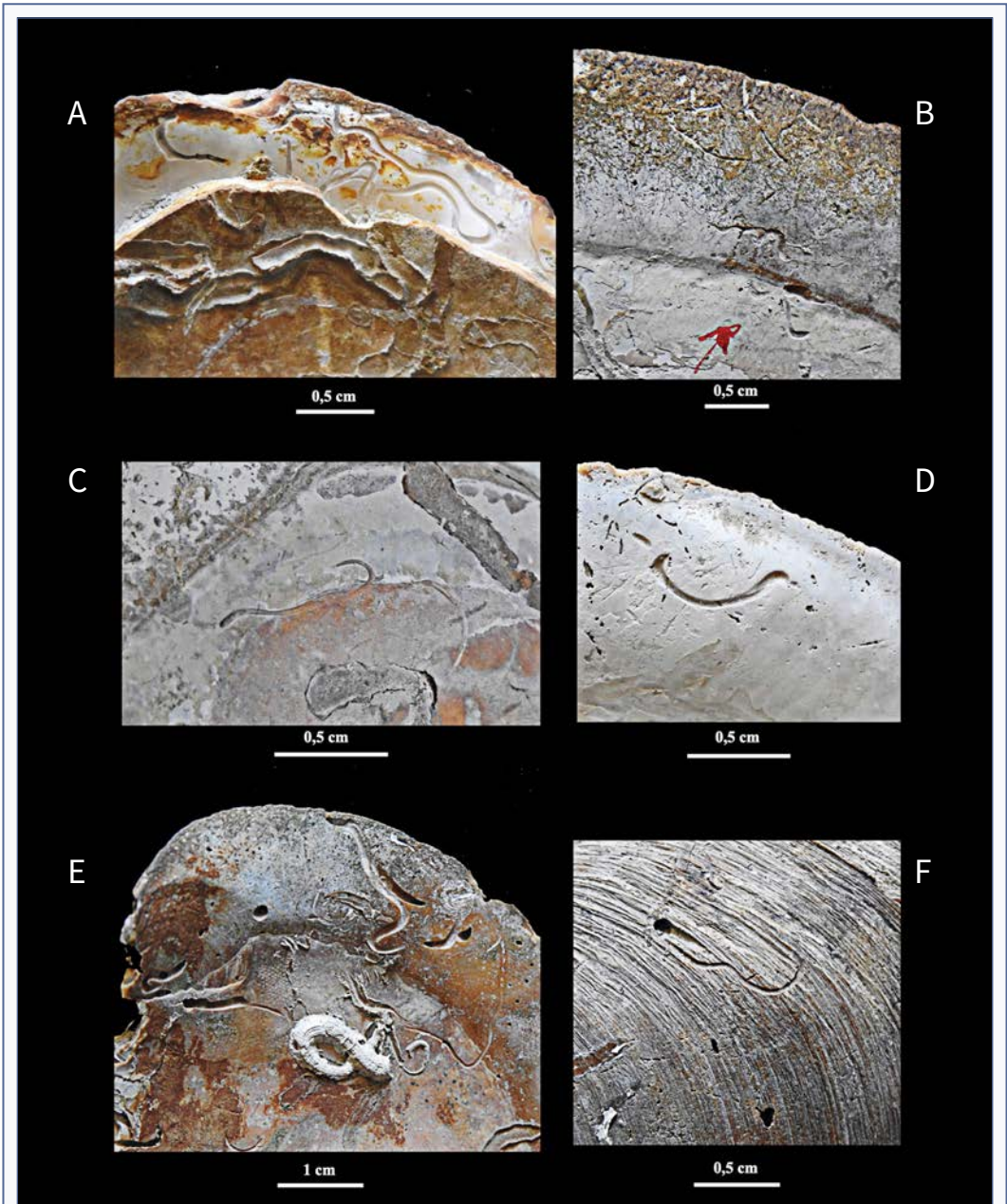


FIGURA 7. Traces d'anèl·lids en valves d'*Arctica islandica*. **A:** marge ventral intern d'una valva amb *Maeandropolydora sulcans* (productors: poliquets espioníds), que presenta una típica morfologia tubular sinuosa, Palamós; **B-D:** marges ventrals interns de diverses valves amb *Sulcichnus* isp. (productors: poliquets eunícids), Palamós; **E:** marge ventral intern d'una valva amb *M. sulcans* (productors: poliquets espioníds), Blanes; **F:** àrea central externa d'una valva amb *Sulcichnus* isp. (productors: poliquets eunícids), Blanes.

Annelid traces in *Arctica islandica* valves. **A:** inner ventral margin of a valve with *Maeandropolydora sulcans* (producers: spionid polychaetes) showing their typical sinuous tubular morphology, Palamós; **B-D:** inner ventral margins of several valves with *Sulcichnus* isp. (producers: eunicid polychaetes), Palamós; **E:** inner ventral margin of a valve with *M. sulcans* (producers: spionid polychaetes), Blanes; **F:** external central area of a valve *Sulcichnus* isp. (producers: eunicid polychaetes), Blanes.

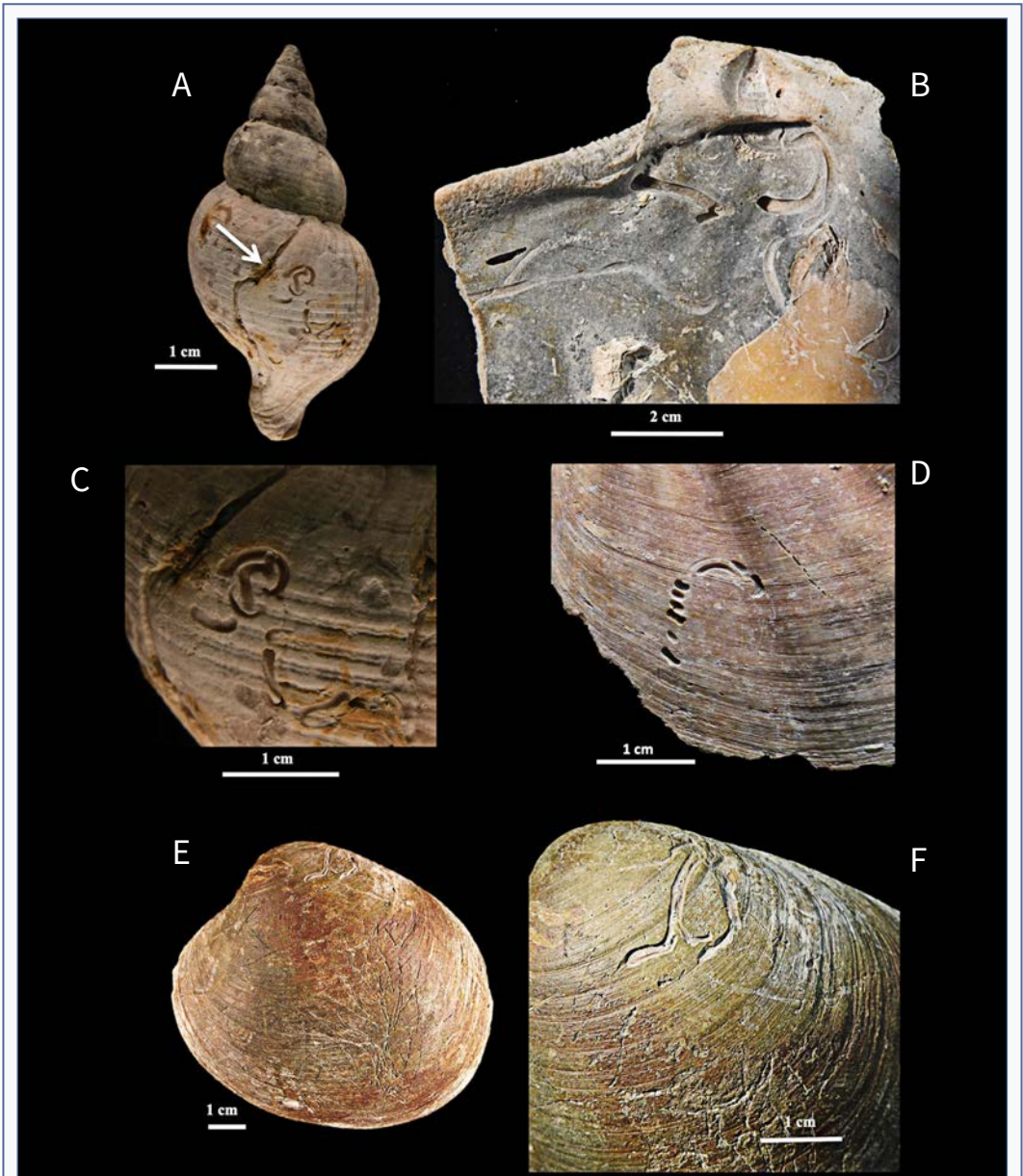


FIGURA 8. Traces de bioerosió de crustacis i anèl·lids. **A,C:** *Neptunea contraria* amb *Caedichnus spiralis*, un trencament reparat (productors: crustacis decàpodes) i *Sulcichnus* isp. (productors: poliquets eunícids) a la part posterior de la darrera volta, delta de l'Ebre; **B:** cara interna d'una valva dreta de *Chlamys islandica* amb *Maeandropolydora sulcans* (productors: poliquets espioníds) sota l'àrea lligamentosa, Blanes; **D:** zona ventral d'una valva dreta de *Pseudoamussium septemradiatum* amb *Renichnus arcuatus* (productors: poliquets serpulíds), Blanes; **E-F:** àrea umbonal externa d'una valva esquerra d'*Arctica islandica* amb *M. sulcans*, Blanes.

Annelid and Crustacean traces. **A,C:** *Neptunea contraria* with *Caedichnus spiralis*, a repaired breakage (producers: decapod crustaceans) and *Sulcichnus* (producers: eunicid polychaetes) at the posterior side of the shell last whorl, Ebre delta; **B:** inner side of a right valve of *Chlamys islandica* with *Maeandropolydora sulcans* (producers: spionid polychaetes) under the ligament area, Blanes; **D:** ventral area of a *Pseudoamussium septemradiatum* right valve with *Renichnus arcuatus* (producers: serpulid polychaetes) Blanes; **E-F:** outer umbonal area of an *Arctica islandica* left valve with *M. sulcans* (producers: spionid polychaetes), Blanes.

el diàmetre màxim de 193 traces de *C. concentricus* sobre *A. islandica* (Palamós i Blanes), *M. modiolus* (Blanes), *N. contraria* (Palamós), *B. undatum* (Palamós i delta de l'Ebre) i *B. humphreysianum* (delta de l'Ebre) (Taula 3). La mida mitjana de les traces sobre *A. islandica* varia lleugerament, essent un xic més petites (15%) en el cas de les de Palamós respecte a les de Blanes. Les traces observades en els gasteròpodes també presenten una diferència segons si són en conquilles de Palamós o del delta de l'Ebre, també lleugerament més grans (15%). Si es compara el global de les traces mesurades en bivalves amb les de gasteròpodes s'observa que les primeres són menors ($x=3,82$) davant les segones ($x=4,29$) (11%). La mostra estudiada és petita i els resultats podrien estar esbiaixats per condicionants ambientals i tafonòmics, però aquestes dades semblen indicar un gradient latitudinal en la mida de les impressions (per tant, també dels productors) que augmentaria en sentit sud.

Com a cas excepcional, s'han trobat diversos exemplars de *V. stroemia* fixats a una conquilla de *B. humphreysianum* recol·lectada al delta de l'Ebre. Allà on l'incrustant s'ha després, n'ha quedat la traça que en aquest cas permet associar-los (Fig. 9A-C).

C. eccentricus és una traça superficial formada per solcs arquejats disposats cèntricament i en les mostres apareix només esporàdicament sobre conquilles de bivalves (*Modiolus*, *Arctica*, *Panomya*, *Glossus*) (Figs. 11E-F, 12A-E, 13A-E). *C. eccentricus* és lluny de ser tan abundant com *C. concentricus*, potser com un reflex de les diferències entre el comportament més solitari dels anòmiids davant el més gregari dels verrúcids.

Bromley & Martinell (1991) van descriure *C. eccentricus* en base a una traça atribuïda a la fixació del bissus d'un bivalve anòmid. L'holotip (depositat al Museu de la Universitat de Copenhaguen amb la sigla MGUH 19742) se situa al marge ventral de la cara interna d'una valva esquerra d'*A. islandica* procedent de Palamós. En una revisió del material descrit per Bromley & Martinell (1991), Neumann et al. (2015) van detectar en la mateixa mostra la presència d'unes marques associades a *C. eccentricus* produïdes per la fixació del mantell del bivalve, que van incloure en la diagnosi esmenada de la icnoespècie. D'entre tot les conquilles dipositades a la col·lecció del Museu danès (holotip i paratips), Neumann et al. (2015) solament observaren aquestes marques complementàries en l'holotip. Entre el

Palamós	nº	min	max	mitjana	nº max
cara externa <i>Arctica islandica</i>	26	1,57	5,2	3,25	12
cara interna <i>Arctica islandica</i>	8	2,48	4,22	3,24	8
total externa + interna	34	1,57	5,2	3,25	20
Blanes	nº	min	max	mitjana	nº max
cara externa <i>Arctica islandica</i>	61	1,97	6,71	3,99	48
cara interna <i>Arctica islandica</i>	41	1,79	5,53	3,6	14
total externa + interna	102	1,79	6,71	3,82	62
<i>Modiolus modiolus</i>	36	1,96	7,88	4,46	27
total <i>A. islandica</i> Palamós+Blanes	172	1,57	7,88	3,82	62
Palamós	nº	min	max	mitjana	nº max
<i>Buccinum undatum</i>	87	1,97	7,88	4,14	34
<i>Neptunea contraria</i>	69	1,5	7,15	4,02	39
total B.u. + N.c.	156	1,5	7,88	4,09	39
Delta de l'Ebre	nº	min	max	mitjana	nº max
<i>Buccinum undatum</i>	14	2,79	7,98	5	12
<i>Buccinum humphreysianum</i>	23	3,01	7,17	5,14	12
total B.u. + B.h.	37	2,79	7,98	5,08	12
total gasteròpodes Palamós+Delta	193	2,79	7,98	4,29	39

TAULA 3. Dades biomètriques de *Centrichnus concentricus* sobre conquilles de bivalves i gasteròpodes del Würm de la costa catalana.

Biommetrical data of *Centrichnus concentricus* on Catalan coast wurmian bivalve and gastropod shells.

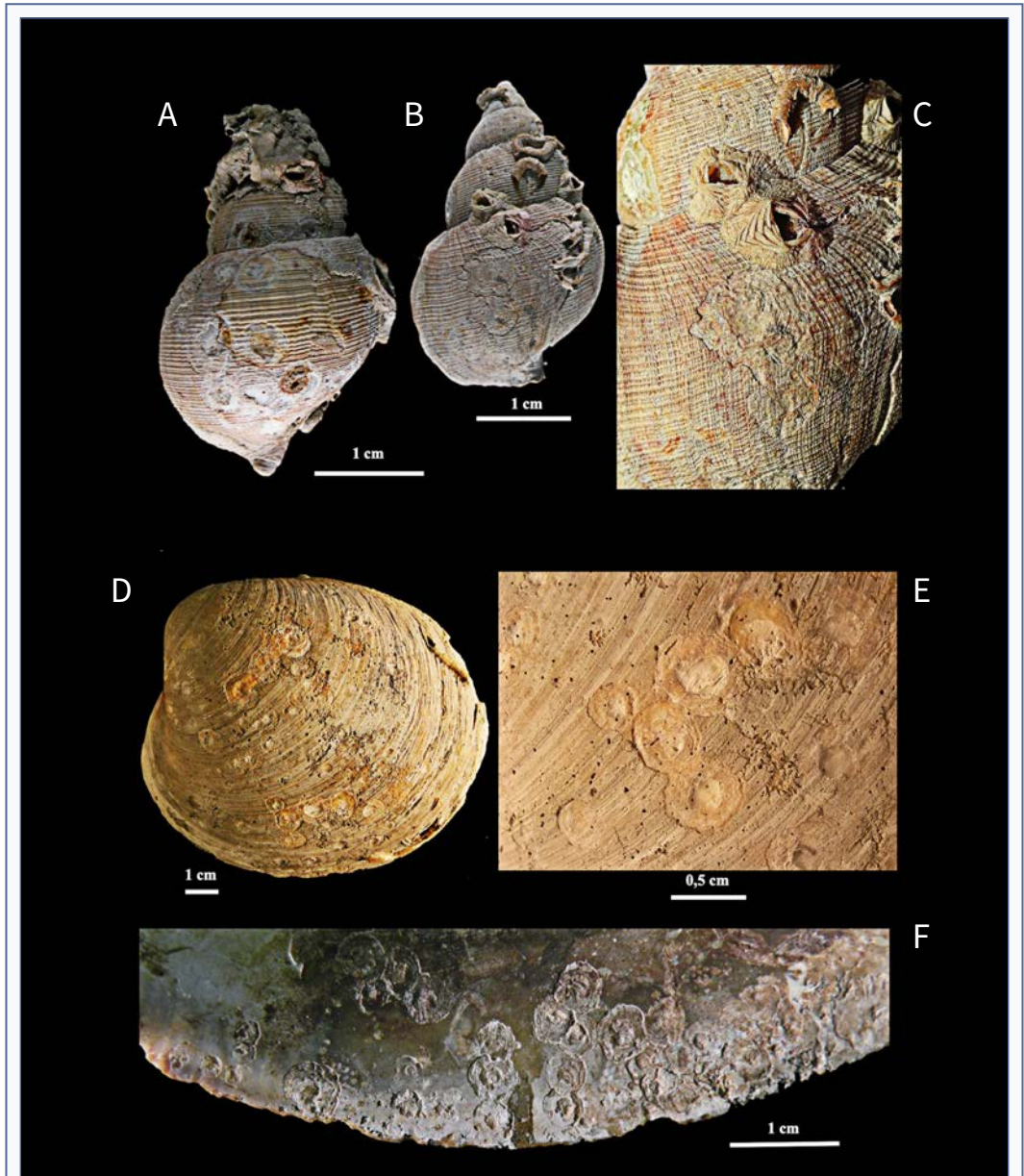


FIGURA 9. Traces degudes a crustacis. **A:** *Buccinum humphreysianum* amb tubs de serpúlids incrustants a la zona apical i nombrosos *Centrichnus concentricus* (productors: cirrípedes verrúcid) a les dues darreres voltes, delta de l'Ebre; **B-C:** *B. humphreysianum* amb tubs de cirrípedes incrustants i diversos *C. concentricus* (productors: cirrípedes verrúcid) a les dues darreres voltes, alguns amb el productor *Verruca stroemia*, delta de l'Ebre; **D-E:** cara externa d'una valva esquerra d'*Arctica islandica* amb múltiples *C. concentricus* (productors: cirrípedes verrúcid), Blanes; **F:** marge ventral intern d'una valva d'*A. islandica* amb múltiples *C. concentricus* (productors: cirrípedes verrúcid), Blanes.

Traces attributed to crustaceans. **A:** *Buccinum humphreysianum* with encrusting serpulid tubes at the apical zone and numerous *Centrichnus concentricus* (producers: verrucid cirripedes) on the last two whorls, Ebre delta; **B-C:** *B. humphreysianum* with encrusting cirripedes and several *C. concentricus* (producers: verrucid cirripedes) on the two last whorls, some with the producer *Verruca stroemia* (Müller), Ebre delta; **D-E:** external side of a left valve of *Arctica islandica* with multiple *C. concentricus* (producers: verrucid cirripedes) Blanes; **F:** inner ventral margin of an *A. islandica* valve with multiple *C. concentricus* (producers: verrucid cirripedes), Blanes.

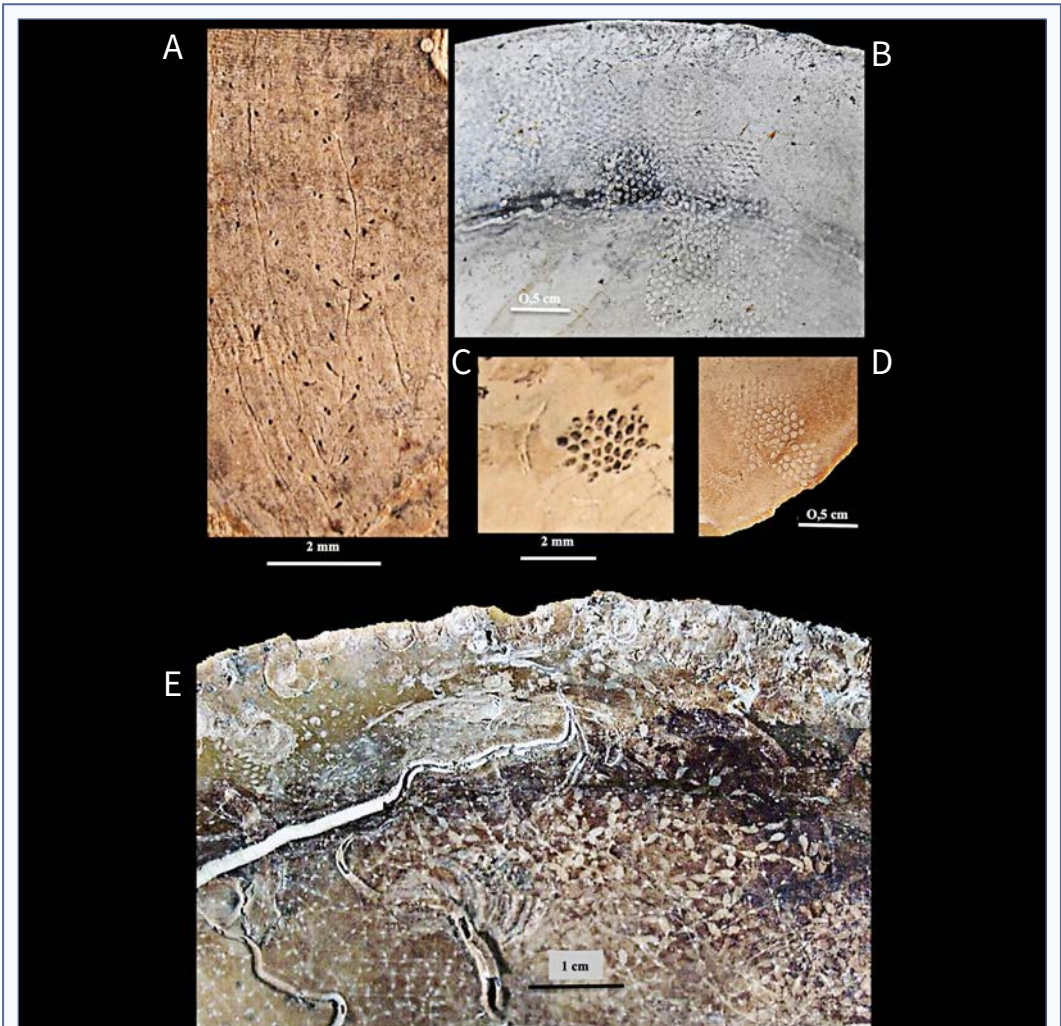


FIGURA 10. Traces de briozous incrustants/perforants, en les quals les colònies queden reflectides en la morfologia de l'excavació, i d'altres taxons. **A:** cara interna d'una valva de *Pseudoamussium septemradiatum* amb *Iramena bonaresi* (= *Terebripora*) (productors: briozous ctenostomes), Palamós; **B:** zona ventral de la cara interna d'una valva d'*A. islandica* amb *Finichnus peristroma* (= *Leptichnus*) (productors: briozous queilostòmats), Blanes; **C:** detall de la cara interna d'una valva d'*A. islandica* amb *F. peristroma* (productors: briozous queilostòmats), Blanes; **D:** detall del marge ventral intern d'una valva d'*A. islandica* amb *F. peristroma* (productors: briozous queilostòmats), Blanes; **E:** detall de la cara interna d'una valva d'*A. islandica* amb un grau elevat d'infestació per perforants/incrustants amb traces superposades: en el marge ventral, diversos *Centrichnus concentricus* (productors: cirripedes verrúcid), *F. peristroma* (productors: briozous queilostòmats) i possibles traces de foraminífers mal conservades; més a l'interior de la valva, *Pinaceocladichnus onubensis* (productors: briozous queilostòmats) amb diferents morfologies que denotarien colònies en diferents estadis de creixement i *Centrichnus eccentricus* (productors: bivalves del gènere *Anomia*) parcialment cobert per un tub de serpulí incrustant, així com diversos tubs incrustats per gran part de la superfície, Blanes.

Traces of encrusting/boring bryozoans, where the colonies are reflected in the excavation's morphology, and of other taxa. **A:** inner side of a *Pseudoamussium septemradiatum* valve with *Iramena bonaresi* (= *Terebripora*) (producers: ctenostome bryozoans), Palamós; **B:** ventral area of the inner side of an *A. islandica* v. with *Finichnus peristroma* (= *Leptichnus*) (producers: cheilostomate bryozoans), Blanes; **C:** detail of the inner side of an *A. islandica* valve with *F. peristroma* (producers: cheilostomate bryozoans), Blanes; **D:** detail of the ventral inner margin of an *A. islandica* valve with *F. peristroma* (producers: cheilostomate bryozoans), Blanes; **E:** detail of the inner side of an *A. islandica* valve with a high infestation degree by borers/encrusters with superposed traces: at the ventral margin, several *Centrichnus concentricus* (producers: verrucid cirripedes), *F. peristroma* (producers: cheilostomate bryozoans) and possible, bad preserved, foraminifera traces; towards the inside of the valve, *Pinaceocladichnus onubensis* (producers: cheilostomate bryozoans) with variable morphologies denotating colonies in different growth stages and *Centrichnus eccentricus* (producers: bivalves of *Anomia* genus) covered partially by the tube of an encrusting serpulid, and several other encrusting tubes embedded in much of the surface, Blanes.

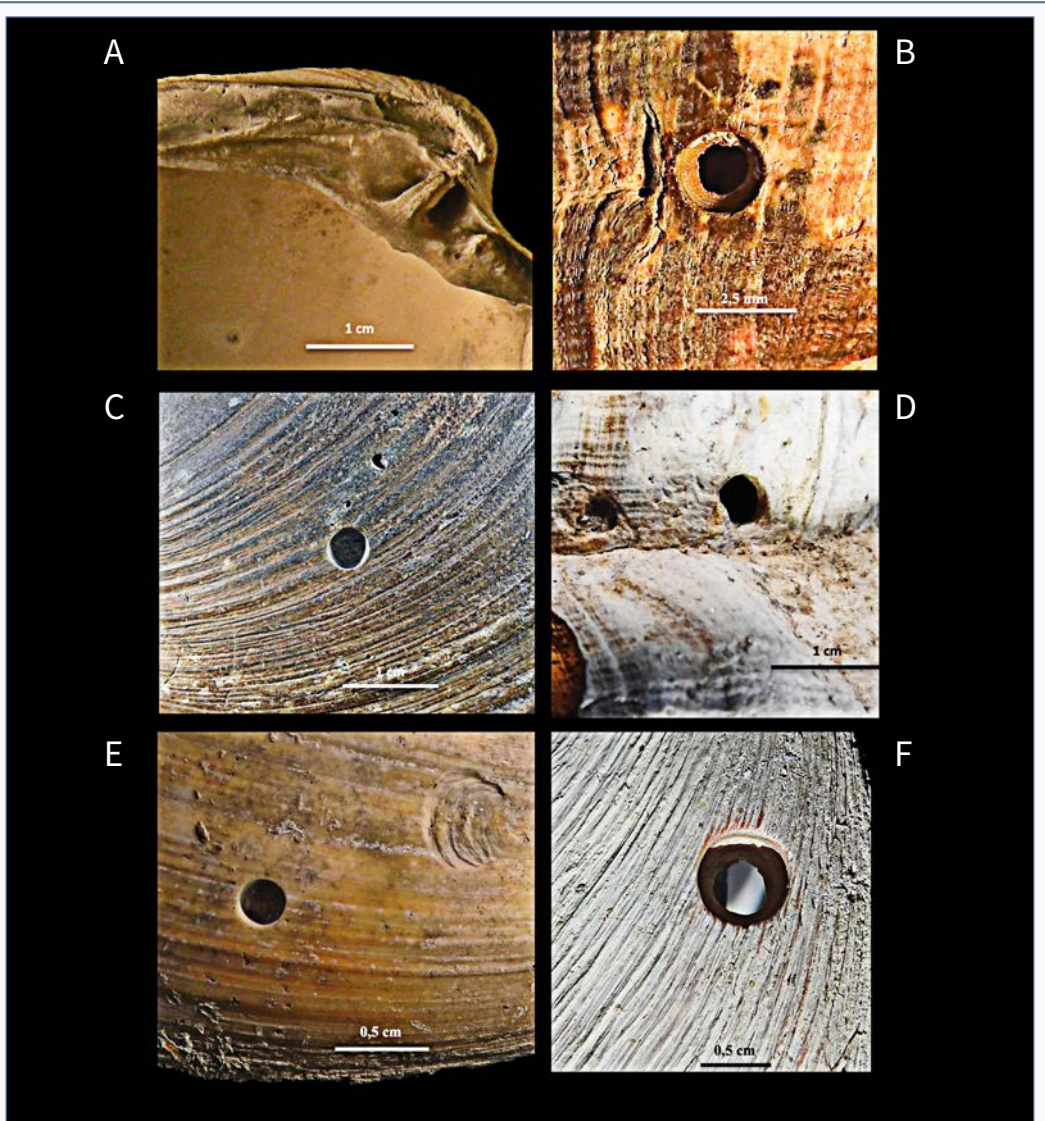


FIGURA 11. Traces produïdes majoritàriament per mol·luscs. **A:** Cara interna d'una valva esquerra d'*Arctica islandica* amb *Umbichnus inopinatus* (productors: sipuncúlids) amb la característica morfologia de sac sota l'umbe, per damunt de la xarnera, Palamós; **B:** Detall d'una conquilla de *Buccinum undatum* amb *Oichnus paraboloides* (productors: gasteròpodes naticíds carnívors), delta de l'Ebre; **C:** cara externa d'una valva d'*A. islandica* amb *Oichnus simplex* (productors: gasteròpodes carnívors), Palamós; **D:** Detall d'una conquilla de *B. undatum* amb *O. simplex* just per damunt de la línia de sutura entre dues voltes (productors: gasteròpodes carnívors), Palamós; **E:** detall de l'àrea ventral externa d'una valva de *Glossus humanus* amb *O. simplex* (productors: gasteròpodes carnívors) i *Centrichnus eccentricus* (productors: bivalves del gènere *Anomia* mitjançant la fixació del bissus). Palamós; **F:** detall de la cara externa d'una valva d'*A. islandica* amb *C. eccentricus* (productors: bivalves del gènere *Anomia*), Blanes.

Traces mainly produced by molluscs. **A:** inner side of an *Arctica islandica* left valve with *Umbichnus inopinatus* (producers: sipunculids) with the characteristic pouch-shaped morphology under the umbe, over the hinge, Palamós; **B:** detail of a *Buccinum undatum* shell with *Oichnus paraboloides* (producers: carnivorous naticid gastropods), Ebre delta; **C:** outer side of an *A. islandica* valve with *Oichnus simplex* (producers: carnivorous gastropods), Palamós; **D:** detail of a *B. undatum* shell with *O. simplex* just above the sutural line between two whorls (producers: carnivorous gastropods), Palamós; **E:** detail of the outer ventral area of a *Glossus humanus* valve with *O. simplex* (producers: carnivorous gastropods) and *Centrichnus eccentricus* (producers: bivalves of the *Anomia* genus through the bissus fixation), Palamós; **F:** detail of the outer side of an *A. islandica* shell with *C. eccentricus* (producers: bivalves of the *Anomia* genus), Blanes.

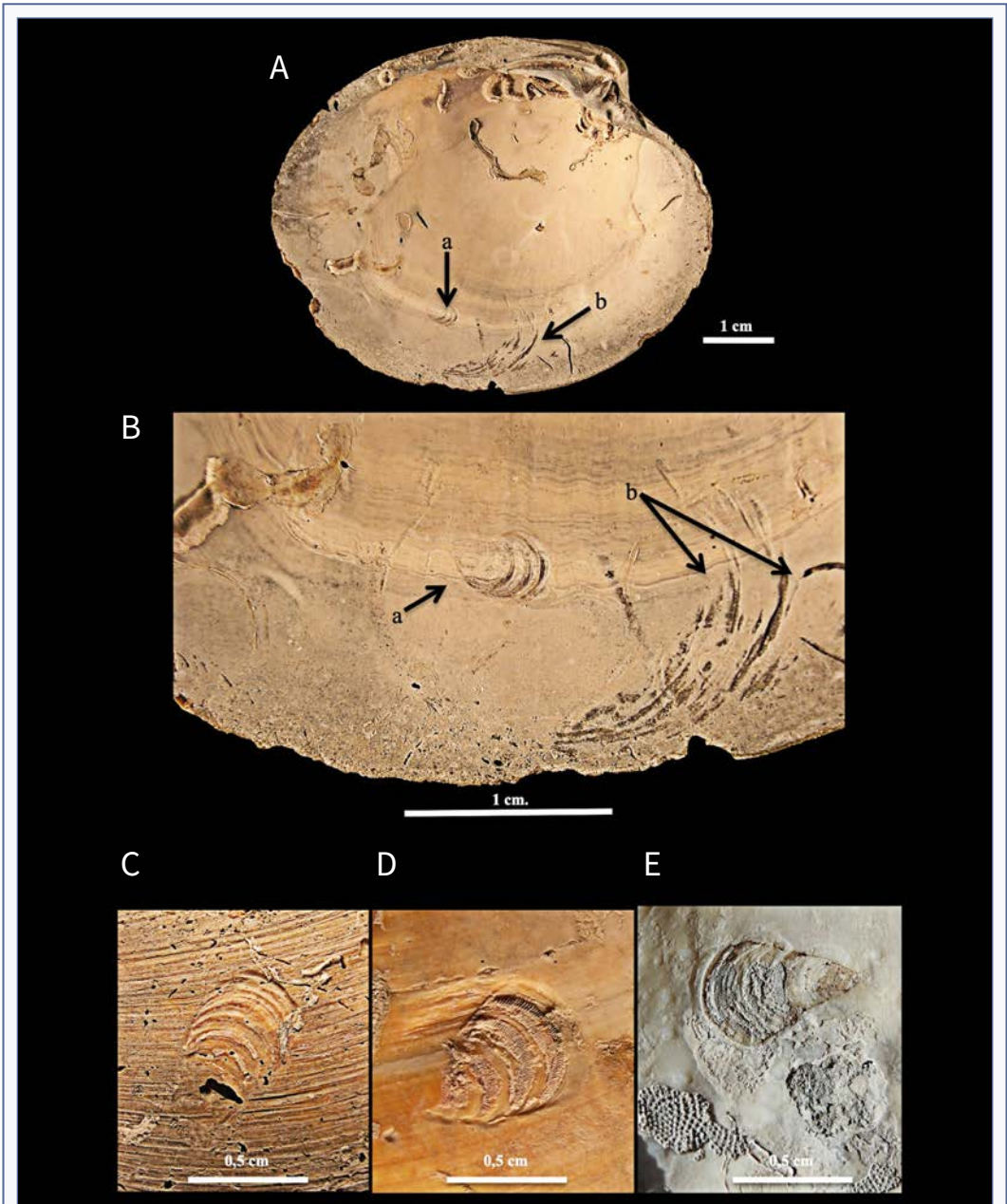


FIGURA 12. *Centrichnus eccentricus* (productors: bivalves del gènere *Anomia*) en valves d'*Arctica islandica* (A-D) i *Glossus humanus* (E). **A-B:** vora ventral interna d'una valva amb *C. eccentricus* amb la marca del bissus (a) i amb solcs marginals (b), Blanes; **C:** detall de la cara externa d'una valva amb *C. eccentricus* (marca del bissus), Palamós; **D:** detall de la cara externa d'una valva amb *C. eccentricus* (marca del bissus) on les estriacions perpendiculars als solcs corbats són restes del bissus calcificat, Palamós; **E:** detall de la cara interna d'una valva de *G. humanus* amb *C. eccentricus* (marca del bissus), Palamós.

Centrichnus eccentricus (producers: bivalves of the *Anomia* genus) on *Arctica islandica* (A-D) and *Glossus humanus* (E) shells. **A-B:** inner ventral margin of a valve with *C. eccentricus* showing the bissus impression (a) and with the marginal grooves (b), Blanes; **C:** detail of the outer side of a valve with *C. eccentricus* (bissus impression), Palamós; **D:** detail of the outer side of a valve with *C. eccentricus* (bissus impression) where the striations perpendicular to the curved grooves are the calcified bissus remains, Palamós; **E:** detail of the inner side of a *G. humanus* valve with *C. eccentricus* (bissus impression), Palamós.

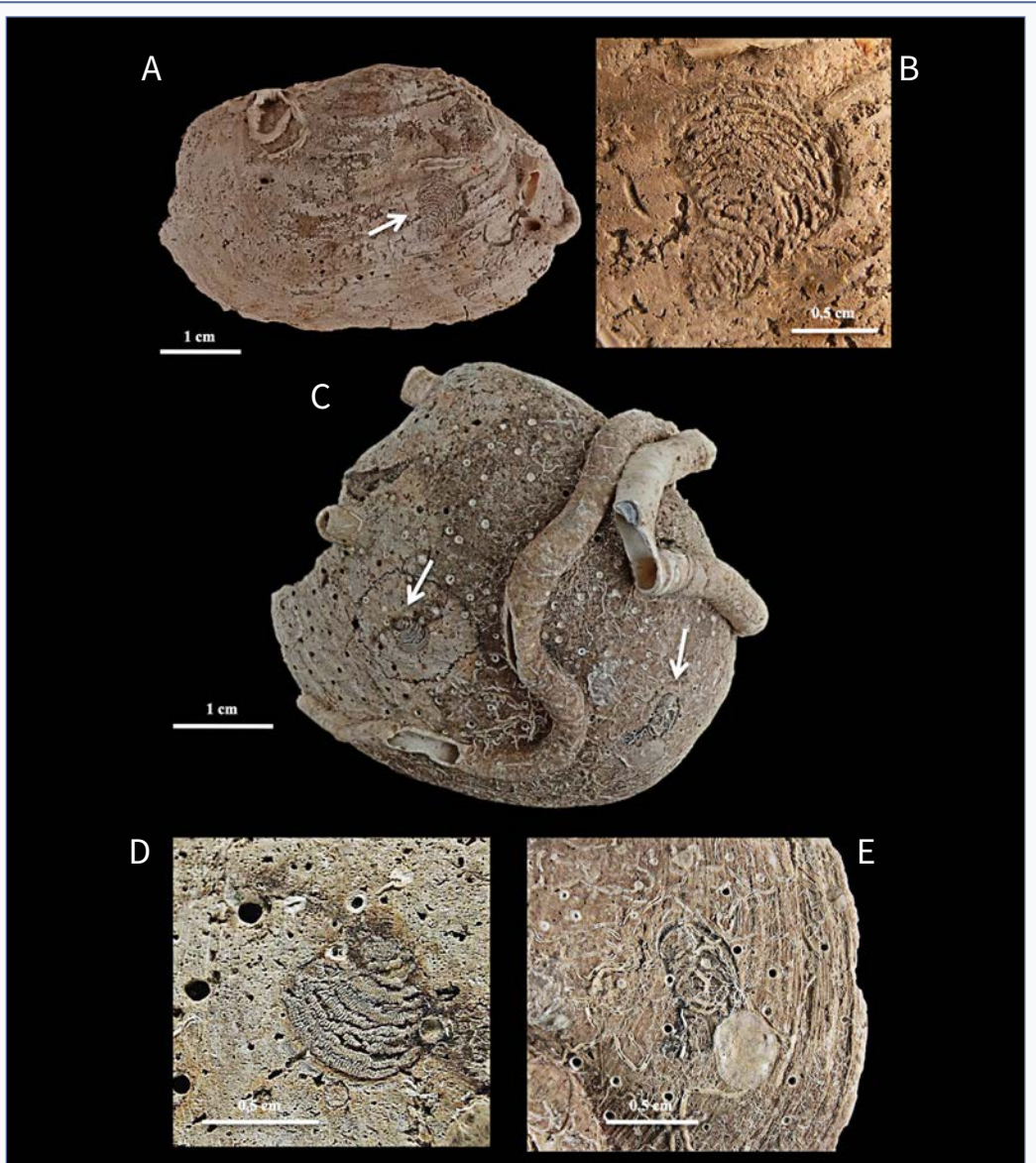


FIGURA 13. Traces de bioerosió/incrustació de grups diversos. **A-B:** valva dreta de *Panomya norvegica* amb *Centrichnus eccentricus* (marca del bissus) a la àrea anterior, on les estriacions perpendiculars als solcs corbats són restes del bissus calcificat, Blanes; **C:** cara externa d'una valva esquerra d'*Arctica islandica* amb un tub de poliquet incrustant (Fam. Serpulidae, probablement *Serpula columbiana* Johnson, 1901), *Entobia* entapissant tota la superfície i 2 *C. eccentricus*, delta de l'Ebre; **D:** detall de C amb l'exemplar de *C. eccentricus* de la zona anterior, que presenta restes del bissus calcificat, i *Entobia*, que s'hauria produït amb posterioritat, delta de l'Ebre; **E:** detall de C amb l'exemplar de *C. eccentricus* del marge ventral posterior, amb el possible productor (*Anomia*), restes de petits tubs d'anèl·lids incrustants i *Entobia* produïda posteriorment.

Traces of bioerosion/encrustation of several groups. **A-B:** right valve of *Panopaea norvegica* with *Centrichnus eccentricus* (bissus impression) at the anterior area, where the striations perpendicular to the curved grooves are the calcified bissus remains, Blanes; **C:** outer side of an *Arctica islandica* left valve with a encrusting polychaete tube (Fam. Serpulidae, probably *Serpula columbiana* Johnson, 1901), *Entobia* covering all the surface and two *C. eccentricus*, Ebre delta; **D:** detail of C with the *C. eccentricus* specimen of the anterior area, showing calcified bissus remains, and *Entobia*, which would have occurred subsequently, Ebre delta; **E:** detail of C with the *C. eccentricus* specimen of the posterior ventral margin, with its possible producer (*Anomia*), remains of small encrusting annelid tubes, and *Entobia* occurred subsequently.

material aquí estudiat, *C. eccentricus* només ha aparegut en un exemplar d'*A. islandica* recol·lectat a Blanes i se situa igualment al marge ventral intern de la valva (Fig. 12A-B). No s'ha observat ni en les conquilles de Palamós ni en les del Baix Ebre-el Montsià, la qual cosa fa palesa una difícil producció i/o preservació.

Oichnus: les traces de depredació no havien estat identificades en estudis previs d'aquests materials. La present revisió ha permès observar-hi *Oichnus paraboloides* Bromley, 1981 i *O. simplex* Bromley, 1981 (Fig. 11B-E). Es tracta de perforacions tubulars de secció circular (còniques o troncocòniques) que travessen els esquelets i que en aquest cas foren realitzades per gasteròpodes depredadors. Per descomptat, les perforacions són coetànies a les preses i assenyalen una mort traumàtica.

Traces de bryozoans: durant molts anys, les traces produïdes per bryozoans incrustants ctenostomes (gèneres *Terebrípora*, *Spatípora*) es nominaven igual que els productors ja que reproduïen amb detall la morfologia de les colònies i s'atribuïa més aviat a un procés de bioimmuració (Baluk & Radwanski, 1979). Mayoral (1987, 1988) proposà tot un seguit d'icnotàxons per nomenar les traces de forma independent del possible productor, i aquest ha estat el criteri seguit en el present estudi. S'han identificat diverses icnoespècies, entre les quals *Iramena bonaresi* Mayoral, 1988 *Finichnus peristoma* (Taylor et al., 1999, 2013) (de bryozoans ctenostomes) i *Pinaceocladichnus onubensis* Mayoral, 1988 (de bryozoans queilostomats) (Fig. 10A-E). Cal ressaltar les morfologies variables que presenten els diferents espècimens, que en principi atribuïm a diferents estadis de creixement de les colònies (estadis icnogenètics, *sensu* Belaústegui et al., 2016), sense descartar, però, l'existència d'altres icnoespècies.

Umbichnus: Martinell et al. (1998) anomenaren *Umbichnus inopinatus* unes perforacions amb forma de sac que apareixen sota l'umbe, per damunt de la xarnera, de bivalves endofaunics. Com a productors, s'ha proposat que es tracti de cucs sipuncúlids. Aquesta traça és molt habitual en el registre fòssil des de l'Eocè fins al Pleistocè (Santos & Mayoral, 2008; Richiano et al., 2012; i dades pròpies no publicades), i és *A. islandica* una de les espècies més afectades. A les localitats estudiades, el 95% dels exemplars la presenten (Fig. 11A).

Gnathichnus pentax Bromley, 1975: cal ressaltar la presència d'aquesta icnoespècie deguda a l'activitat d'equínids regulars, que s'ha identificat en conquilles

de *M. modiolus* i d'*A. islandica* algunes de les quals prèviament havien estat afectades per esponges clonoides. Els equínids utilitzen l'aparell bucal i les radioles per rascar les superfícies lítiques o esquelètiques on s'adhereixen algues i altres fonts d'aliment. Amb aquesta activitat hi deixen unes marques estrellades molt característiques que, en el material estudiat, generalment apareixen sobre les impressions del múscul adductor d'*A. islandica* (Fig. 3C,F) i són idèntiques a les produïdes actualment a les costes mediterrànies per l'equínid regular *Paracentrotus lividus* Lamarck, 1816 (Martinell, 1981; Belaústegui et al., 2017).

Conclusions

La fauna malacològica submergida d'edat würmiana de la costa catalana és coneguda des de finals del segle XIX. Va ser estudiada sistemàticament a partir de mitjan segle XX i poc després se n'inicià l'estudi icnològic.

El reconeixement de les traces d'activitat bioerosiva possibilita incrementar el coneixement de les comunitats bentòniques durant el darrer episodi fred del Pleistocè, ja que permet distingir la presència d'un seguit de tàxons no esquelètics o d'esquelets amb grau de preservació baix que d'altra manera no s'haurien conservat (algues, cianobacteris, fongs, foraminífers, esponges, anèl·lids, crustacis, bryozoans, equínids).

S'han identificat 22 icnotàxons de macrobioerosió en conquilles de bivalves i gasteròpodes de tres localitats submarines amb fauna d'edat würmiana (Pleistocè superior) de la costa catalana, dels quals 17 se citen per primera vegada.

Els icnotàxons de macrobioerosió més abundants entre les tres àrees estudiades són *Camarichnus* spp., *Entobia* spp., *Maeandropolydora sulcans*, *Centrichnus concentricus*, *Oichnus* spp. i *Umbichnus inopinatus*.

Entre les icnoespècies de microbioerosió destaquen els corresponents a heteròtrofs (*Saccomorpha clava*, *S. stereodiktyon*, *Semidendrina pulchra* Bromley i *Entobia mikra*). *Scolecia filosa* i *Ichnoreticulina elegans* són les traces amb major presència entre les degudes a fotoautòtrofs, i sempre es troben en conquilles de bivalves epibentònics.

L'estudi biomètric de *Centrichnus concentricus* permet proposar un gradient d'augment de la mida mitjana de les traces de nord a sud, tot i que podria estar condicionat també per característiques poblacionals no controlades i/o per processos tafonòmics.

Agraïments

Els autors agraeixen l'entusiasme col·laboració dels Srs. Xavier Burger (Confraria de Pescadors de Palamós) i Xavier Domènech (Confraria de Pescadors de Blanes), així com la dels patrons d'embarcació que s'han prestat a recol·lectar les conques würmianes durant les successives etapes d'aquest estudi. Igualment al Sr. Joan Brunet (†) (la Ràpita), qui va proporcionar en el seu moment les mostres del delta de l'Ebre, i als revisors Drs. Z. Belaústegui i F. Muñiz per la seva contribució a la millora del text original.

Bibliografia

- Alexander, R. R. & Dietl, G. P. 2003.** The fossil record of shell-breaking predation on marine bivalves and gastropods. In P.H. Kelley, M. Kowalewski & T.A. Hansen (Eds) *Predator-Prey interactions in the Fossil Record*: 141-176. Kuwer Academic/Plenum Publishers. New York.
- Baluk, W. & Radwanski, A. 1979.** Boring ctenostomate bryozoans from the Korytnica Clays (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Central Poland). *Acta Geologica Polonica*, 29: 243-252.
- Barbaza, Y. 1971.** Morphologie des secteurs rocheux du littoral catalan septentrional. *Mémoires et Documents*, 2: 1-152.
- Belaústegui, Z., Domènech, R. & Martinell, J. 2018.** An ichnofossil-lagerstätte from the Miocene Vilanova Basin (NE Spain): taphonomic and paleoecologic insights related to bioerosion structures. *Palaios*, 33: 16-28.
- Belaústegui, Z., Muñiz, F., Mángano, M.G., Buatois, L., Domènech, R. & Martinell, J. 2016.** *Lepeichnus giberti* igen. nov. isp. nov. from the upper Miocene of Lepe (Huelva, SW Spain): Evidence for its origin and development with proposal of a new concept, ichnogeny. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 452: 80-89.
- Belaústegui, Z., Muñiz, F., Nebelsick, J. H., Domènech, R. & Martinell, J. 2017.** Echinoderm ichnology: bioturbation, bioerosion and related processes. *Journal of Paleontology*, 91: 643-661.
- Berger W. H. 1990.** The younger dryas cold spell - a quest for causes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 89: 219-327.
- Bourcart, J. 1955.** Recherches sur le plateau continental de Banyuls-sur-Mer. *Vie et Milieu*, 6: 135-524.
- Breton, G., Wisshak, M., Néraudeau, D. & Morel, N. 2017.** Parasitic gastropod bioerosion trace fossil on Cenomanian oysters from Le Mans, France and its ichnologic and taphonomic context. *Acta Palaeontologica Polonica*, 62: 45-57.
- Bromley, R. G. 2004.** A stratigraphy of marine bioerosion. In D. McIlroy (Ed.) *The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society, Special Publications, 228: 455-479.
- Bromley, R. G. & D'Alessandro, A. 1989.** Ichnological study of shallow marine endolithic sponges from the Italian coast. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 95: 279-314.
- Bromley, R. G. & Heinberg, C. 2006.** Attachment strategies of organisms on hard substrates: A palaeontological view. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232: 429-453.
- Bromley, R. G. & Martinell, J. 1991.** *Centrichnus*, new ichnogenus for centrally patterned attachment scars on skeletal substrates. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 38: 243-252.
- Canals, M., Puig, P., De Madron, X. D., Heussner, S., Palanques, A., Fabres, J. 2006.** Flushing submarine canyons. *Nature*, 444(7117): 354-357.
- Cerulli-Irelli, S. 1908.** Fauna Malacologica Mariana. Bivalvia: Leptonidae-Veneridae. *Palaeontografica Italica*, 13: 1-65.
- Davidson, T. M., Altieri, A. H., Ruiz, G. M. & Torchin, M. E. 2018.** Bioerosion in a changing world: a conceptual framework. *Ecology Letters*, (2017): 1-17.
- DeGeest, A. L., Mullenbach, B. L., Puig, P., Nittrouer, C. A., Drexler, T. M., Durrieu de Madron, X. & Orage, D. L. 2008.** Sediment accumulation in the western Gulf of Lions, France: the role of Cap de Creus canyon in linking shelf and slope sediment dispersal systems. *Continental Shelf Research*, 28: 2031-2047.
- Dietl, G. P., Durham, S. R. & Kelley, P. H. 2010.** Shell repair as a reliable indicator of bivalve predation by shell-wedging gastropods in the fossil record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 296: 174-184.
- Domènech, R. & Martinell, J. 1980.** Contribució al conocimiento de la fauna malacológica sumergida del Würm del litoral gerundense. *Comunicaciones del Primer Congreso Nacional de Malacología*: 13-23.
- Domènech, R. & Martinell, J. 1982.** Fauna malacológica submergida del Würm del litoral gironí. *Descriptiva i sistemàtica*. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, 46 (Geologia 3): 31-60.
- Domènech, R., Julià, R., Martinell, J. & Serra, J. 1982.** Puntualizaciones sobre el Würm del litoral de Girona (España). *Bolletino Malacologico*, XVIII: 285-290.
- Durán, R., Canals, M., Lastras, G., Micallef, A., Amblàs, D., Pedrosa-Pàmies, R. & Sanz, J. L. 2013.** Sediment dynamics and post-glacial evolution of the continental shelf around the Blanes submarine canyon head (NW Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 118: 28-46.
- Durán, R., Canals, M., Sanz, J. L., Lastras, G., Amblàs, D. & Micallef, A. 2014.** Morphology and sediment dynamics of the northern Catalan continental shelf. *Geomorphology*, 204: 1-20.
- Emig, C. C. & Geistdoerfer, P. 2004.** The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Notebooks on Geology*, 2004/1: 1-10.
- Froget, C., Thommeret, J. & Thommeret, Y. 1972.** Mollusques septentrionaux en Méditerranée occidentale: datation par le ¹⁴C. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 12: 285-293.

- Gignoux, M. 1913.** Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicilie. Annales de l'Université de Lyon, 36: 1-195.
- Kidwell, S. M. & Bosence, D. W. 1991.** Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas. In P.A. Allison & D.E.G. Briggs (Eds.) Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record, Topics in Geobiology, 9: 115-209.
- Lastras, G., Canals, M., Urgeles, R., Amblas, D., Ivanov, M. & Droz, L. 2007.** A walk down the Cap de Creus canyon, Northwestern Mediterranean. Marine Geology, 246: 176-192.
- Lastras, G., Canals, M., Ballesteros, E., Gili, J.M. & Sanchez-Vidal, A. 2016.** Cold-water corals and anthropogenic impacts in La Fonera submarine canyon head, Northwestern Mediterranean Sea. PLoS ONE. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155729>
- Maluquer, J. 1916.** Notes oceanográfiques. I. Les conchilles desaparegudes del litoral català. Els jaciments del Cap de Creus. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, 16: 97-102.
- Mars, P. 1958.** Les faunes malacologiques quaternaires "froides" de Méditerranée. Le gisement du Cap de Creus, Vie et Milieu, 9: 293-309.
- Martinell, J. 1981.** Actividad erosiva de *Paracentrotus lividus* (Lmk.) (Echinodermata, Echinoidea) en el litoral gerundense. Oecologia Aquatica, 5: 219-225.
- Martinell, J. 1989.** Interacción organismos/sustrato duro: La Bioerosión y sus aplicaciones. In E. Aguirre (Ed.) Paleontología. Nuevas Tendencias, Vol. 10: 205-222.
- Martinell, J. & Domènech, R. 1981.** Boring activity of epibionts in an early Holocene molluscan fauna of Spanish Catalunya. Acta Geológica Hispánica, XVI: 145-149.
- Martinell, J. & Domènech, R. 2009a.** Comensalism in the fossil record: Eunicid polychaete bioerosion on Pliocene solitary corals. Acta Palaeontologica Polonica, 54: 143-154.
- Martinell, J. & Domènech, R. 2009b.** Bioerosión en moluscos pleistocenos de la plataforma marina catalana. Resúmenes XXV Jornadas de Paleontología, Ronda: 209-211.
- Martinell, J., Domènech, R. & Bromley, R. G. 1998.** Mysterious boring hidden within the hinge plates of heterodont Bivalves. Bulletin of the Geological Society of Denmark, 45: 161-163.
- Martinell, J., Domènech, R. & Villalta, J. F. de 1986.** La fauna würmiana del Delta de l'Ebre. Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural, 53: 143-149.
- Martinell, J. & Julià, R. 1973.** Nuevos datos sobre los yacimientos würmienses del litoral catalán. Acta Geológica Hispánica, VIII: 105-108.
- Mayoral, E. 1987.** *Stellichnus* nov. icnogen., huellas de incrustación atribuidas a *Paravinella* nov. gen. (Bryozoa, Ctenostomata) de la Formación Arenas de Huelva (Plioceno Inferior) en la cuenca del Bajo Guadalquivir (España). Revista Española de Paleontología, 2: 33-40.
- Mayoral, E. 1988.** *Pennatichnus* nov. icnogen.; *Pinaceocladichnus* nov. icnogen. e Iramena. Huellas de bioerosión debidas a Bryozoa perforantes (Ctenostomata, Plioceno Inferior) en la Cuenca del Bajo Guadalquivir. Revista Española de Paleontología, 3: 13-22.
- Molinu, A. R. 2015.** Microbioerosión en substratos esqueléticos del Neógeno y el Cuaternario marinos del Mediterráneo Occidental. 260 pp. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. <http://hdl.handle.net/10803/396601>
- Neumann, C. & Wisshak, M. 2006.** A Foraminiferal parasite on the Sea Urchin *Echinocorys*: Ichneological evidence from the Late Cretaceous (Lower Maastrichtian, Northern Germany). Ichnos, 13: 185-190.
- Neumann, C., Wisshak, M., Aberhan, M., Girod, P., Rösner, T. & Bromley, R.G. 2015.** *Centrichnus eccentricus* revisited: A new view on anomiid bivalve bioerosion. Acta Palaeontologica Polonica, 60: 539-549.
- Palanques, A., De Madron, X. D., Puig, P., Fabres, J., Guillén, J., Calafat, A., Canals, M., Heussner, S. & Bonnin, J. 2006.** Suspended sediment fluxes and transport processes in the Gulf of Lions submarine canyons. The role of storms and dense water cascading. Marine Geology, 234: 43-61.
- Paradis, S., Puig, P., Sanchez-Vidal, A., Masqué, P., Garcia-Orellana, J., Calafat, A. & Canals, M. 2018.** Spatial distribution of sedimentation-rate increases in Blanes Canyon caused by technification of bottom trawling fleet. Progress in Oceanography. <https://doi.org/10.1016/j.poccean.2018.07.001>
- Payo-Payo, M., Jacinto, R. S., Lastras, G., Rabineau, M., Puig, P., Martín, J., Canals, M. & Sultan, N. 2017.** Numerical modelling of bottom trawling-induced sediment transport and accumulation in La Fonera submarine canyon, northwestern Mediterranean Sea. Marine Geology, 386: 107-125. <https://doi.org/10.1016/j.mar-geo.2017.02.015>
- Pedersen, S. A. 1994.** Population Parameters of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* (Müller)) from West Greenland. Journal of Northwest Atlantic Fishery Science, 16: 75-87.
- Pruvot, J. & Robert, A. 1897.** Sur un gisement sous-marin de conchilles anciennes au voisinage du Cap Creus, Archives Zoologiques, 3-5: 497-510.
- Radwanski, A. 1977.** Present-day types of traces in the Neogene sequence: their problems of nomenclature and preservation. In T.P. Crimes & T.C. Harper (Eds.) Trace fossil 2. Geological Journal Special Issues 9: 226-264.
- Raffi, S. 1986.** The significance of marine boreal molluscs in the early Pleistocene faunas of the Mediterranean area. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 52: 267-289.
- Richiano, S. M., Aguirre, M. L., Farinati, E. A., Carmona, N. B. & Wohnrath Tognali, F. M. 2012.** Bioerosion structures in Quaternary

- marine molluscs from Argentina. In *Ichnology of Latin America – selected papers*. Sociedade Brasileira de Paleontologia: 159-177.
- Santos, A. & Mayoral, E. 2006.** Bioerosive structures of Sclerozoan Foraminifera from the Lower Pliocene of Southern Spain: A contribution to the palaeoecology of marine hard substrate communities. *Palaeontology*, 49: 719-732.
- Santos, A. & Mayoral, E. 2008.** Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: A case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, 41:43-59.
- Schöne, 2013.** *Arctica islandica* (Bivalvia): A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Global and Planetary Change*, 111: 199-225.
- Stafford, E. S., Dietl, G. P., Gingras, M. P. & Leighton, L. R. 2015.** *Caedichnus*, a New Ichnotaxonomy Representing Predatory Attack on the Gastropod Shell Aperture. *Ichnos*, 22: 87-102.
- Taylor, P. D., Wilson, M. A. & Bromley, R. G. 1999.** A new ichnotaxonomy for etchings made by Cheilostomate Bryozoans into calcareous substrates. *Palaeontology*, 42: 595-604.
- Taylor, P. D., Wilson, M. A. & Bromley, R. G. 2013.** *Finichnus* A new name for the ichnotaxonomy *Leptichnus* Taylor, Wilson & Bromley 1999, preoccupied by *Leptichnus* Simroth, 1896 (Mollusca, Gastropoda). *Palaeontology*, 56: 456.
- Tubau, X., Canals, M., Lastras, G., Rayo, X., Rivera, J. & Amblas, D. 2015.** Marine litter on the floor of deep submarine canyons of the Northwestern Mediterranean Sea: The role of hydrodynamic processes. *Progress in Oceanography*, 134: 379-403. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.03.013>
- Vèneg-Peyré, M. Th. 1996.** Bioeroding foraminifera: A review. *Marine Micropaleontology*, 28: 19-30.
- Verdaguer, A. 1983.** La plataforma continental silicico-clàstica del Ebro (Mediterráneo Nord-occidental). Un modelo sedimentario. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona. 422 pp.
- Voigt, E. 1972.** Über *Talpina ramosa* v. Hagenow 1840, ein wahrscheinlich zu den Phoronidea gehöriger Bohrorganismus aus der Oberen Kreide, nebst Bemerkungen zu den übrigen bisher beschriebenen kretazischen "*Talpina*"-Arten. *Nachrichten der Akademie der Wissenschaften II (Mathematisch-physikalische Klasse)*, 1972: 93–126.
- Wisshak, M. 2017.** Taming an ichnotaxonomical Pandora's box: revision of dendritic and rosetted microborings (ichnotaxonomy: Dendrinidae). *European Journal of Taxonomy*, 390: 1-99.
- Wisshak, M. & Porter, D. 2006.** The new ichnotaxonomy *Flagrichnus*, a paleoenvironmental indicator for cold-water settings. *Ichnos*, 13: 135-145.
- Wisshak, M. & Rüggeberg, A. 2006.** Colonisation and bioerosion of experimental substrates by benthic foraminiferans from euphotic to aphotic depths (Kosterfjord, SW Sweden). *Facies*, 52: 1-17.