

## PISTAS FÓSILES DE ARTRÓPODOS \*

Eduardo Mayoral

Dpto. de Geodinámica y Paleontología.  
Facultad de Ciencias Experimentales.  
Universidad de Huelva  
Avda. de las Fuerzas Armadas s/n  
21071 Huelva

\* Conferencia presentada en IX Congreso Ibérico de Entomología,  
Zaragoza, julio 2000.

**Resumen:** Los Artrópodos son un conjunto extraordinariamente numeroso de animales que han presentado una diversidad adaptativa formidable, lo que les ha llevado a conquistar prácticamente todos los hábitats de la Tierra. Debido a sus características morfológicas, y evolutivas y a su dispersión paleobiogeográfica, son organismos que presentan un alto potencial de producción de pistas fósiles. Éstas se han conservado tanto en medios acuáticos como subaéreos, siendo las mejor conocidas las registradas en medios marinos, aunque en la última década los avances en el conocimiento de los ecosistemas terrestres han sido espectaculares. En los medios acuáticos marinos las pistas fósiles de Artrópodos corresponden tanto a estructuras de bioturbación como de bioerosión. En el primer caso, destacan sobremanera las pistas relacionadas con diferentes tipos de locomoción y/o arrastre, así como las de reposo, búsqueda de morada, alimento y alimento-morada. En el segundo caso, las evidencias son casi siempre de búsqueda de morada o de alimento mediante la depredación. En general, los Artrópodos que producen estructuras de bioturbación suelen ser mayoritariamente Crustáceos, mientras que las de bioerosión son también producidas por Cirrípedos e Isópodos. En el caso de los medios acuáticos no marinos, los Artrópodos productores de estructuras de bioturbación son predominantemente los Crustáceos, los Hydracarinos, los Arácnidos y los Insectos, siendo éstos últimos junto con los primeros, responsables también de algunas estructuras de bioerosión. A diferencia de lo que ocurría con los medios marinos, los tipos de comportamiento más frecuentes suelen corresponder a construcción de nidos o búsquedas de morada en sedimentos poco o nada consolidados. También se han registrado en menor medida comportamientos de desplazamiento y de reposo. Las evidencias de bioerosión casi siempre están producidas por insectos que buscan alimento sobre las hojas, en la explotación de brotes, en la presencia de sarpullidos debido a larvas minadoras de hojas y en excoiraciones en las plantas, así como coprolitos y perforaciones en sustratos xílicos, éstas últimas normalmente realizadas por Isópteros (termitas) y Coleópteros (escarabajos). Por último, desde el punto de vista aplicado a la Geología, las pistas de Artrópodos se han utilizado especialmente para establecer límites bioestratigráficos, para ampliar el conocimiento de la aparición de los Artrópodos previo al primer registro de sus cuerpos fósiles, en las reconstrucciones paleogeográficas y en el estudio de la tectónica de placas, y la correlación de cuencas.

### Introducción

El filo de los Artrópodos es sin duda, uno de los más importantes del Reino Animal, porque se encuentran ampliamente distribuidos en todo el planeta, habiendo colonizado todos los ecosistemas. Además poseen una enorme diversidad y abundancia. Solamente en Insectos se han identificado más de 500.000 especies y se piensa que este número podría alcanzar cerca de los 10 millones si se conocieran perfectamente todas las especies tropicales que se supone, aún quedan por descubrir (Margulis y Schwartz, 1985).

Desde el punto de vista paleontológico, su interés es igualmente elevado. Las razones son variadas y están estrechamente relacionadas con lo expuesto anteriormente. El filo Arthropoda es uno de los grupos más antiguos que aparecen en la Tierra, ya que los primeros registros de animales con apéndices articulados datan del Proterozoico superior, alrededor de unos 600-650 m.a. Desde entonces su diversificación ha sido notable, yendo pareja a la aparición de los nuevos hábitats marinos y terrestres, que fueron sistemáticamente invadidos con gran éxito.

Otra de las características que ha favorecido su omnipresencia en el registro fósil es que sus cuerpos presentan un esqueleto externo endurecido, de naturaleza quitinosa, que es susceptible de mineralizarse y en consecuencia, de fosilizar. Por otra parte, sus cuerpos están articulados, con un elevado grado de segmentación y poseen por lo general, un número considerable de apéndices, en su mayoría, locomotores. Todos estos rasgos, unido a su modo de desarrollo (muchos sufren metamorfosis en los que el huevo da lugar a una larva) y a su posterior forma de crecimiento, mediante procesos de ecdisis o mudas, hace que sean organismos capaces de producir una cantidad importante de señales que evidencian su actividad biológica, ya sean éstas directas (cuerpos fósiles) o indirectas (pistas fósiles). Precisamente el concepto de pista fósil, *sensu* Gámez-Vintaned y Liñán (1996) está necesariamente ligado al de estructura etológica y ésta a su vez al de su interacción con un sustrato. Y es precisamente aquí, donde los Artrópodos son, desde el punto de vista icnológico (o paleoicnológico en nuestro caso), unos de los productores potencialmente mayores de pistas. La razón no es otra que su forma de vida. La gran mayoría viven en relación directa con algún tipo de sustrato, ya sea orgánico (otros animales o plantas) o inorgánico (materiales líticos) y por tanto son capaces de dejar señales “externas” de su actividad, evidenciando comportamientos epibentónicos (pistas de locomoción, descanso, etc.) o “internas”, registradas en el endobentos, en forma de madrigueras correspondientes a pautas de comportamiento muy variadas (búsqueda de morada, alimento, crianza, reproducción, etc.).

### Antecedentes

Pistas fósiles de Artrópodos han sido recogidas en la literatura científica desde mediados del siglo XIX, si bien otras muchas referencias podrían llegar incluso hasta mediados del XVIII. Este es el caso de la obra de Torrubia (1754), *Aparato para la Historia Natural Española*, que en la Lámina. XIII, figura 5, describe un ejemplar como: “dos piezas de ramas petrificadas”, que parecen corresponder a una pista de locomoción de un artrópodo trilobitomorfo, posiblemente una *Cruziana*.

Algunas de las pistas más famosas de Artrópodos son las que registran comportamientos de desplazamiento y/o descanso sobre el fondo (*Cruziana* y/o *Rusophycus*). Estas pistas, muy abundantes en las rocas paleozoicas de los continentes europeo y americano, dieron lugar a un sinnúmero de propuestas e interpretaciones, que protagonizaron durante la última mitad del siglo pasado, agrios e intensos debates científicos. Brongniart (1823) elevó el término “fucoide” para referirse a restos de dudosa asignación sistemática, posiblemente relacionados con algas. Así, Lebesconte (1883) interpretó el icnogénero *Cruziana* como tal. Incluso, *Rusophycus* se interpretó también como el resto de una planta. Sin embargo, hubo quienes cuestionaron tales orígenes y establecieron las interpretaciones adecuadas (Dawson, 1864; Nathorst, 1886).

En nuestro país, también se encontraron numerosas pistas de esta naturaleza, especialmente de *Cruziana*, con interpretaciones similares a las propuestas por Brongniart (Casiano de Prado, 1864; Donayre, 1873).

En las primeras décadas del siglo XIX sólo algunos autores centraron su atención en determinadas pistas que podrían estar relacionadas con Artrópodos (De Quatrefa-

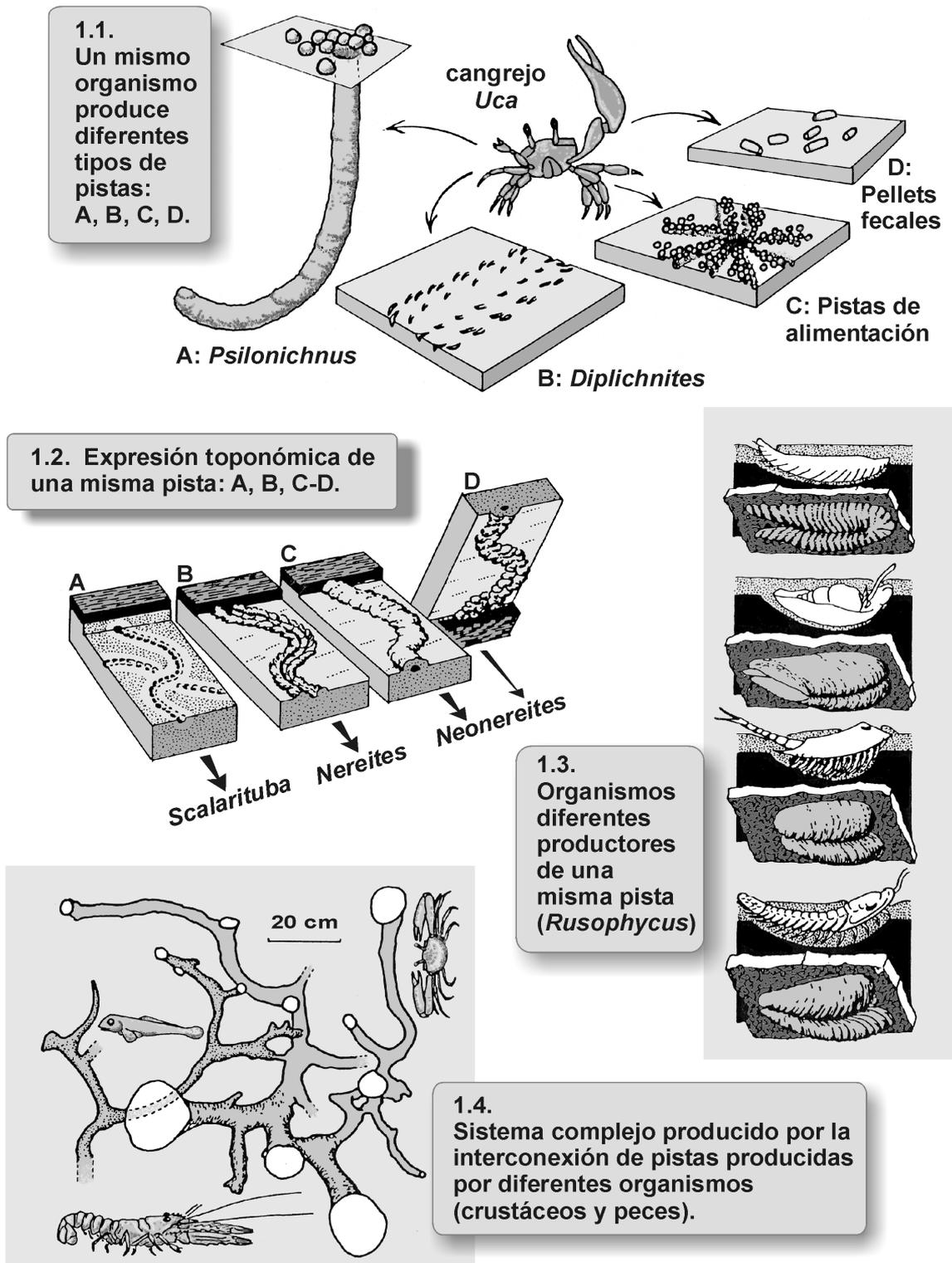
ges, 1849; De Serres, 1840; D’Orbigny, 1842; Zenker, 1836). En cambio, durante la segunda mitad, los trabajos fueron más numerosos y abarcaron prácticamente a todas las clases más importantes de este filo (Bornemann, 1889; Dawson, 1873; De Saporta, 1884; Fitch, 1850; Hall, 1852; Heer, 1865, 1877; Hitchcock, 1858, 1865; Logan, 1860; Lundgren, 1891; Miller, 1880, 1889; Owen, 1852; Richter, 1850; Torell, 1870). Durante la primera mitad de este siglo el estudio de estas pistas fue en aumento (Brady, 1947; Clarke & Swartz, 1913; Chapman, 1929, Dahmer, 1937; Ehrenberg, 1944; Gilmore, 1926, 1927; Guthörl, 1934; Matthew, 1903; Nopcsa, 1923; Packard, 1900) y desde entonces hasta la actualidad, el número de trabajos y de especialistas ha sido extraordinario, abarcando prácticamente a todos los Artrópodos potencialmente productores de pistas y de todas las edades (Para más información consultar Bromley, 1990; Buatois y Mángano, 1996; Crimes & Harper, 1970, 1977; Curran, 1985; Donovan, 1994; Ekdale *et al.*, 1984; Frey, 1975; Häntzschel, 1975; Maples & West, 1992)

### Producción y conservación de pistas

Los Artrópodos han demostrado tener una gran facilidad para conquistar cualquier tipo de hábitat en cualquier ecosistema. Una de las razones de este éxito es sin duda, su enorme capacidad de adaptación frente a condiciones ambientales extremadamente diversas. Esto se traduce en la producción de señales de muy diversa índole que reflejan en mayor o menor medida la respuesta de estos organismos a las condiciones a que se ven sometidos.

En líneas generales, el mayor número de evidencias producidas por los Artrópodos está relacionado con estructuras de bioturbación, algo menos con las de bioerosión y en mucha menor proporción con las de biodepósito y todavía más raramente con las de bioordenación. En el primer caso, los organismos modifican la estructura y/o consistencia de un sustrato original, no consolidado, produciendo una mezcla del mismo debido a que ocupan un espacio en su interior o a que se desplazan por su superficie. En este sentido, los comportamientos registrados son en su mayoría de búsqueda de morada o refugio, alimentación, reposo y/o desplazamiento (o una suma de algunos de ellos). En el caso de la bioerosión, el sustrato afectado está consolidado y es consistente pudiendo ser tanto orgánico (hojas, plantas, troncos) como inorgánico (superficies endurecidas, rocas, piedras, esqueletos). Reflejan normalmente comportamientos relacionados con la búsqueda de una morada o de alimento.

En cuanto a las estructuras de biodepósito, que producen el acumulo de sedimento no ordenado en láminas o estratos, son relativamente frecuentes dentro de algunos Artrópodos. Así la presencia de pelets fecales relacionada con la actividad de muchos crustáceos o los montones de excavación y termiteros producidos por determinados insectos. Los comportamientos que evidencian están relacionados con la alimentación y la construcción de un domicilio. Por último, el caso de la producción de estructuras que se traduzcan en una ordenación del sedimento (bioordenación) sólo se da de forma muy puntual en la actividad de algunos crustáceos y/o insectos, generalmente al construir edificios destinados a la reproducción o crianza de las larvas.



**Fig. 1.** Diferentes tipos de relaciones entre pistas y organismos. Tomado de Ekdale *et al.*, 1984.

Las pistas producidas por los Artrópodos pueden conservarse de todas las formas posibles, como relieves completos y/o semirelieves, ya sean estos últimos de tipo epi y/o hiporelieve. Otro aspecto que hay que tener presente con estas pistas y que enlaza con uno de los principios fundamentales de la Icnología, es que diferentes clases de Artrópodos pueden reflejar estructuras etológicas semejantes (mismas pistas fósiles) y que un único representante de una clase cualquiera puede producir diferentes tipos de pistas. Estas características están muy bien documentadas en el caso de los trilobitomorfos y de los crustáceos (Fig. 1). Además también hay que tener presente el estado toponómico de las pistas, que puede hacer que una misma estructura con estados de conservación diferentes se interprete de forma distinta, y en consecuencia, reciba un tratamiento sistemático diferente.

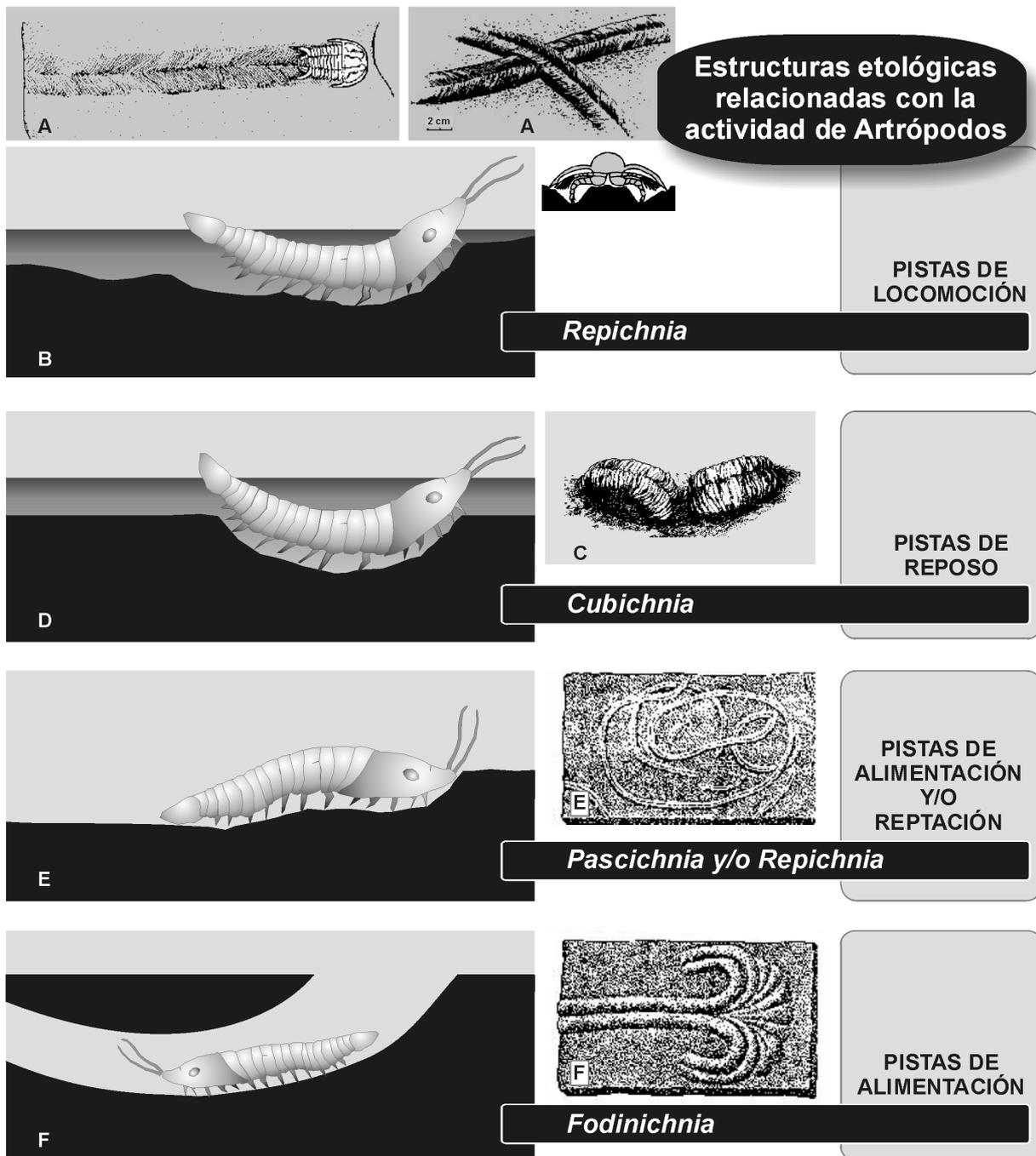


Fig. 2. Estructuras etológicas relacionadas con artrópodos. Basado en: A, C: Osgood (1975); B, D, E: Seilacher (1970).

### Estructuras etológicas relacionadas con artrópodos

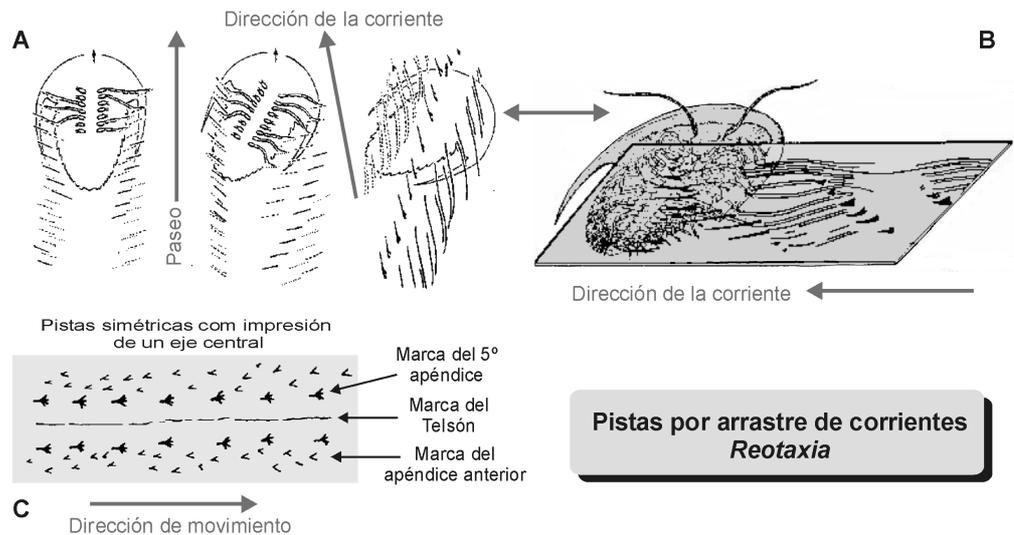
La mayoría de las pistas dejadas por los Artrópodos corresponden a estructuras de Bioturbación. Estas estructuras suelen indicar en mayor o menor grado determinados comportamientos que básicamente pueden resumirse en:

#### Estructuras de Cubichnia

Responden al descanso o morada temporal del productor, reflejando sus caracteres morfológicos, obteniendo así información acerca de su anatomía. En este grupo el icnogénero más conocido es *Rusophycus*, aunque también se incluyen otros muchos (Figs. 2c-d; Tablas II-III en Anexo). Este tipo de comportamiento está presente tanto en los Trilobites como en los Crustáceos e Insectos.

#### Estructuras de Repichnia

Son pistas de locomoción o desplazamiento, que pueden originarse mediante un proceso de arrastre o reptación (*Cruziana*, Figs. 2 a-b) o simplemente dejando la marca de los apéndices locomotores al andar o pasear sobre el fondo (*Diplichnites*, Fig. 3 a). También puede darse el caso intermedio en el que se dejen marcas de arrastre y de paseo (*Paleohelcura*, Figs. 3 d y 4).



**Fig. 3.** Estructuras etológicas relacionadas con la locomoción de artrópodos. Basado en A, C: Osgood (1975); B: Seilacher (1955).

Las marcas de paseo pueden ser simétricas o asimétricas (Tabla I, en Anexo), en función de si el movimiento del organismo se realizó por sus propios medios (*Diplichnites*, Fig. 3 a) o fue desplazado por las corrientes (comportamiento de Reotaxia, Gámed-Vintaned y Liñán, 1996) con un arrastre permanente y continuo sobre el fondo (*Dimorphichnus*, Fig. 3 b) o esporádico. En este caso acompañado casi siempre por un mecanismo de locomoción/natación propio (*Monomorphichnus*). Este comportamiento lo presentan todos los Artrópodos. Quizás los mejor documentados en el registro fósil correspondan a los Trilobites, Crustáceos, Arácnidos, Insectos y Miriápodos.

#### Estructuras de Domicichnia

Se producen como consecuencia de la construcción de una morada, casi siempre por organismos semisésiles suspensívoros, aunque también algunos carnívoros y sedimentívoros pueden hacerlas. Las más conocidas son las producidas por los Crustáceos, especialmente los decápodos (*Ophiomorpha*, *Macanopsis*,...), aunque no son exclusivas de éstos (Figs. 5 y 7).

#### Estructuras de Fodinichnia

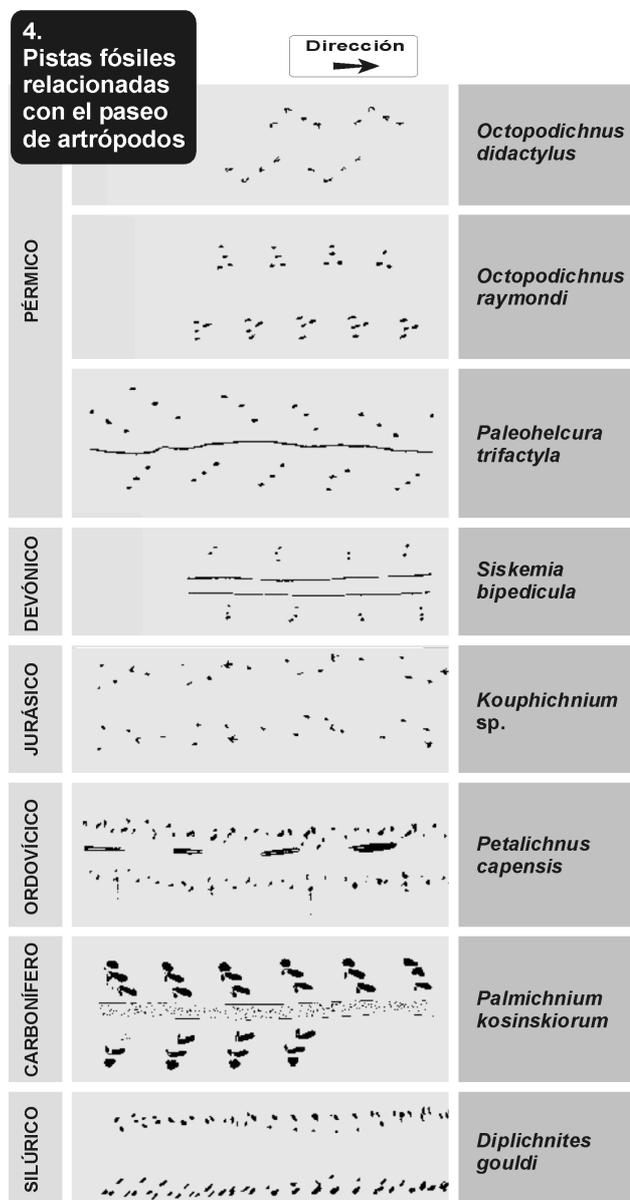
Son pistas de alimentación producidas por organismos semisésiles que también buscan habitación dentro del sedimento. Quizás las más representativas sean las producidas por los Crustáceos decápodos (*Thalassinoides*, *Gyrolithes*, Figs. 2 f y 5 c, e-f).

#### Estructuras de Pascichnia

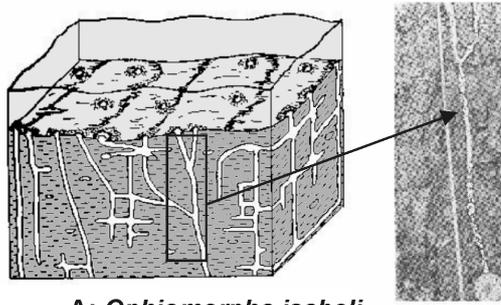
Responden a la explotación subsuperficial (en o cerca de la interfase sedimento-agua) de los detritus o materia orgánica acumulados en el sustrato por parte de organismos micrófagos, vágiles. Es el caso de *Cruziana* y de otras muchas pistas (Fig. 2 e).

#### Estructuras de Domicichnia/Fodinichnia

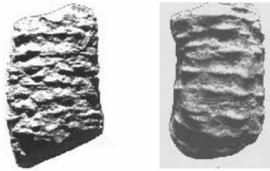
Los comportamientos mixtos suelen ser muy frecuentes y éste es el caso de uno de los más comunes. Aunque pueden darse en cualquier clase de Artrópodo, suelen exhibirlo normalmente los Crustáceos y en menor medida, los Insectos. (Figs. 5 c-f).



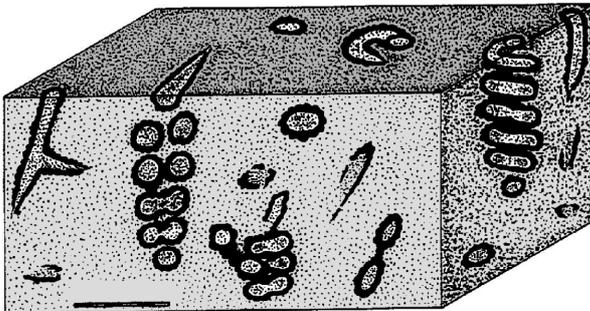
**Fig. 4.** Pistas fósiles relacionadas con el paseo de artrópodos. Basado en Trewin (1994).



A: *Ophiomorpha isabeli*

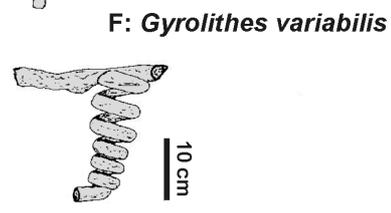
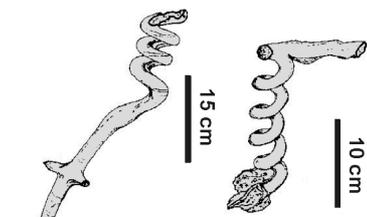
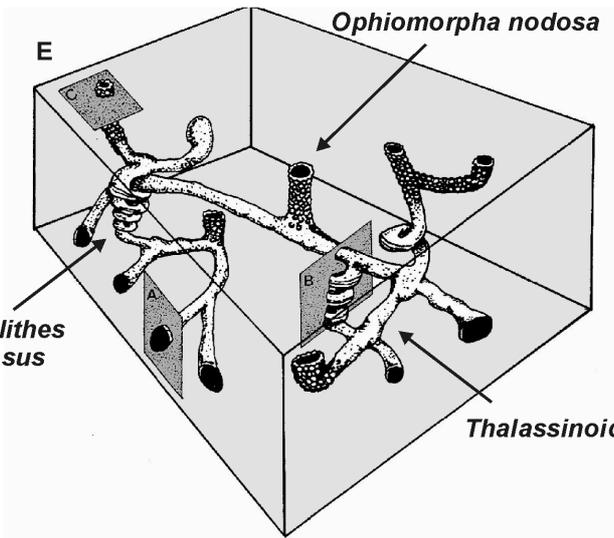
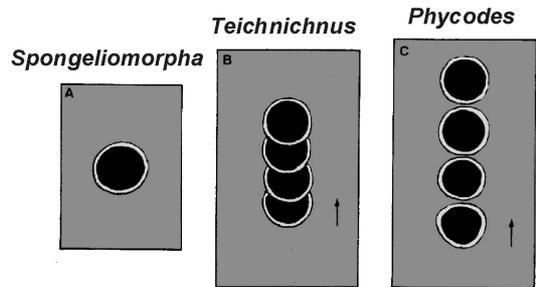
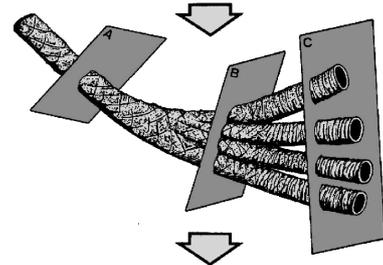
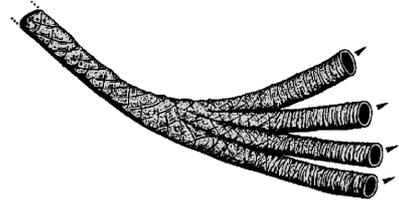


B: *Spirographites ellipticus*



C: *Gyrolithes nodosus*

**Pistas de morada / alimentación  
Domichnia / Fodinichnia**



F: *Gyrolithes variabilis*

Fig. 5. Estructuras etológicas de artrópodos. Basado en: A: Mayoral (1986); B: Mayoral y Calzada (1988); C, E: Mayoral y Muñiz (1988); D: Muñiz (1998); F: Mayoral y Muñiz (1995).

**Otras Estructuras**

En este apartado se incluyen algunos casos particulares de comportamiento que están en mayor o menor medida relacionados con alguno de los anteriores, especialmente con la construcción de moradas o refugios, casi siempre temporales, y que son los siguientes:

Pistas de crianza / reproducción  
*Calichnia*

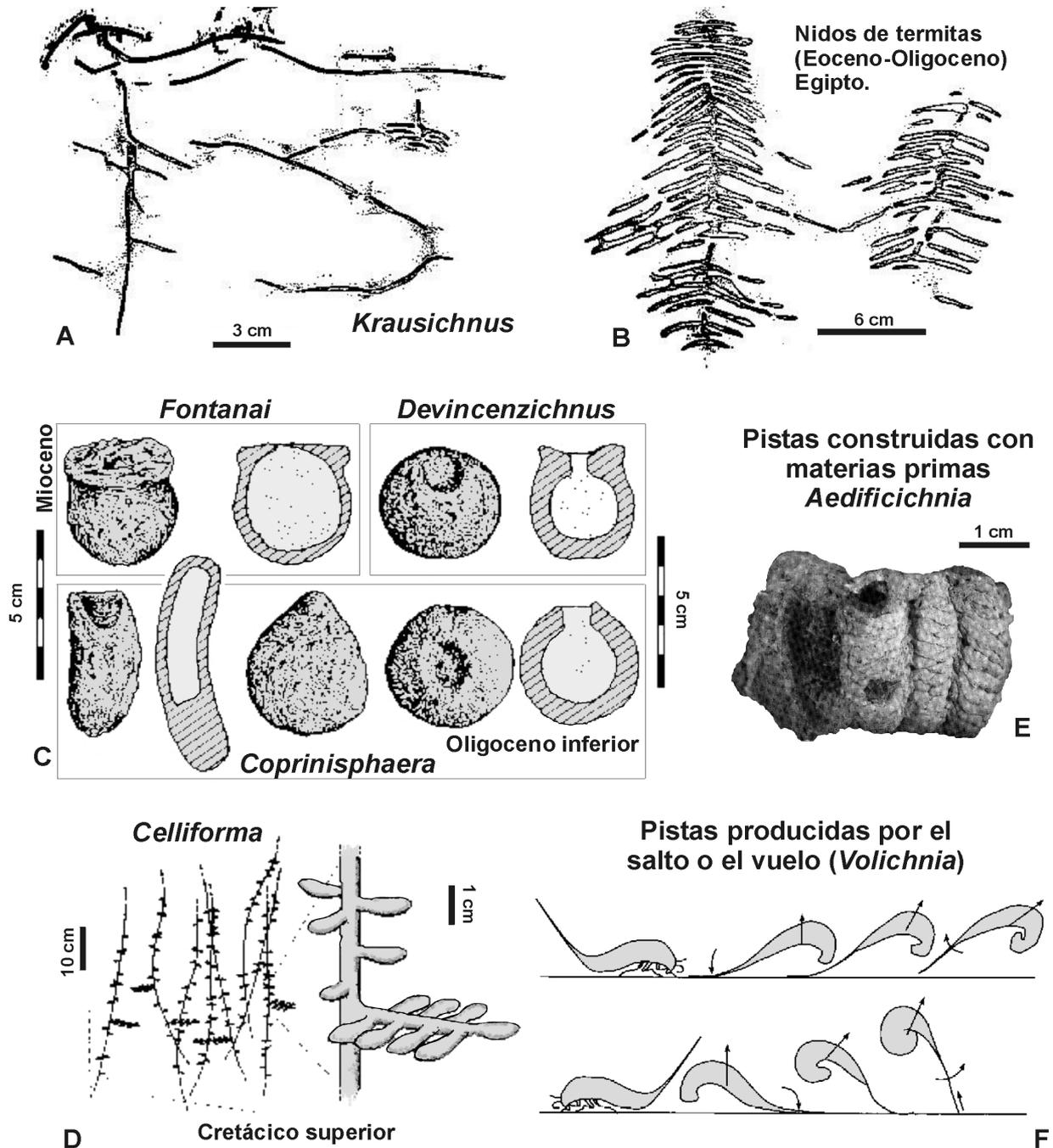
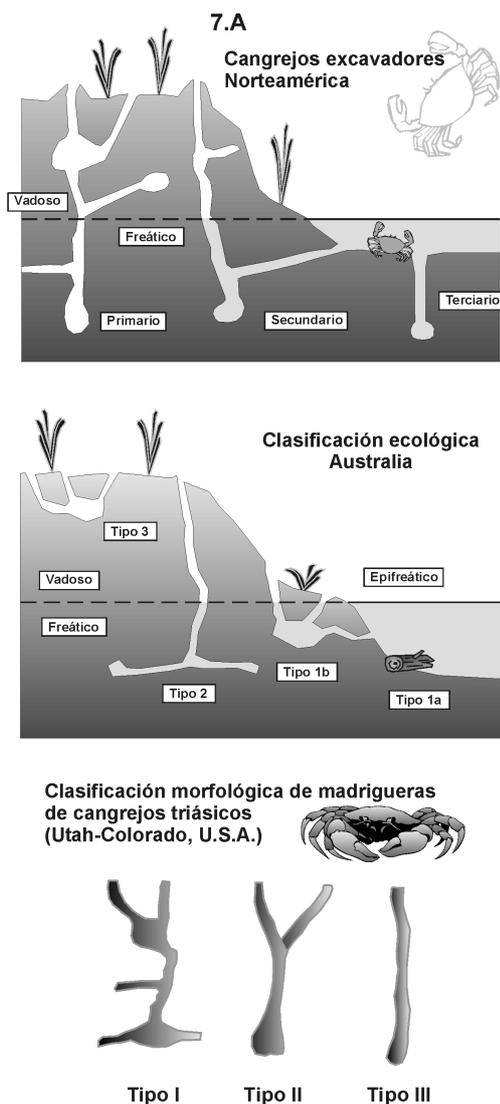


Fig. 6. Estructuras etológicas de artrópodos. Basado en: A, B: Hasiotis & Bown (1992); C: Retallack (1990); D: Elliot & Nations (1998); E: Freeman & Donovan (1991); F: Evans (1975).

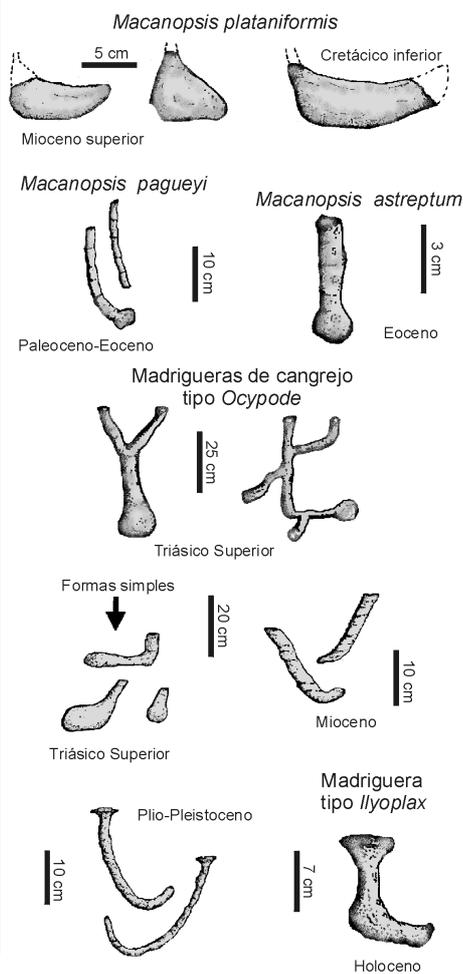
**Estructuras de Calichnia:** Este término, utilizado por Genise *et al.* (2000) se refiere a construcciones que realizan los organismos con el fin de llevar a cabo su reproducción y/o la crianza de sus larvas. Este comportamiento se da muy frecuentemente entre los Insectos y algo menos entre los Crustáceos (Figs. 6 a-d).

**Estructuras de Aedificichnia:** Término empleado por Bown y Ratcliffe (1988) para aquellas construcciones de organismos realizadas con materias primas elaboradas o tratadas directamente por ellos, especialmente referidas a las producidas por las avispas constructoras de celdas de barro. En cierto modo y según los casos, podrían considerarse una variante particular de las estructuras anteriores. Son dominantes en los Insectos (Fig. 6 e).

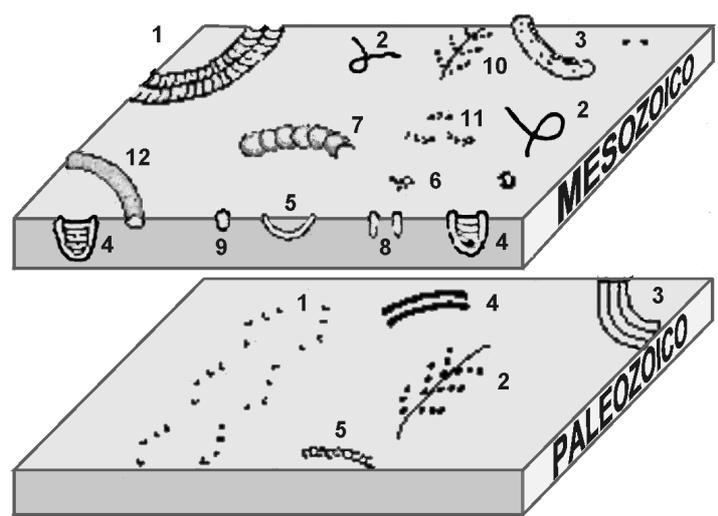
**Estructuras de Volichnia:** Empleada por Walter (1983) para referirse a las pistas producidas como consecuencia del salto o el vuelo de algunos insectos. Sólo dos icnogéneros han sido incluidos en esta categoría: *Avolatichnium* y *Rotterodichnium* (Fig. 6 f).



**7.B. Domichnia de Crustáceos decápodos**



**Fig. 7.** Estructuras etológicas de artrópodos. Basado en A: Hasiotis & Bown (1992); B: Mayoral y Muñiz (en prensa).



**Fig. 8.** Icnofaunas eólicas a través del tiempo. Basado en Buatois *et al.* (1998). **MESOZOICO:** 1. *Cruziana*; 2. *Gordia*; 3. *Planolites*; 4. *Diplocraterion*; 5. *Arenicolites*; 6. *Pustulichnus*; 7. *Taenidium*; 8. *Skolitos*; 9. *Digitichnus*; 10. *Paleohelcura*; 11. *Octopodichnus*; 12. *Palaephycus*. **PALEOZOICO:** 1. *Octopodichnus*; 2. *Paleohelcura*; 3. *Diplopodichnus*; 4. *Oniscoidichnus*; 5. *Taenidium*.

**Estructuras de Xyllichnia:** Término empleado por Genise (1999) para referirse a las pistas producidas al perforar sustratos xílicos (maderas, troncos), normalmente por Insectos.

**Artrópodos productores de pistas fósiles**

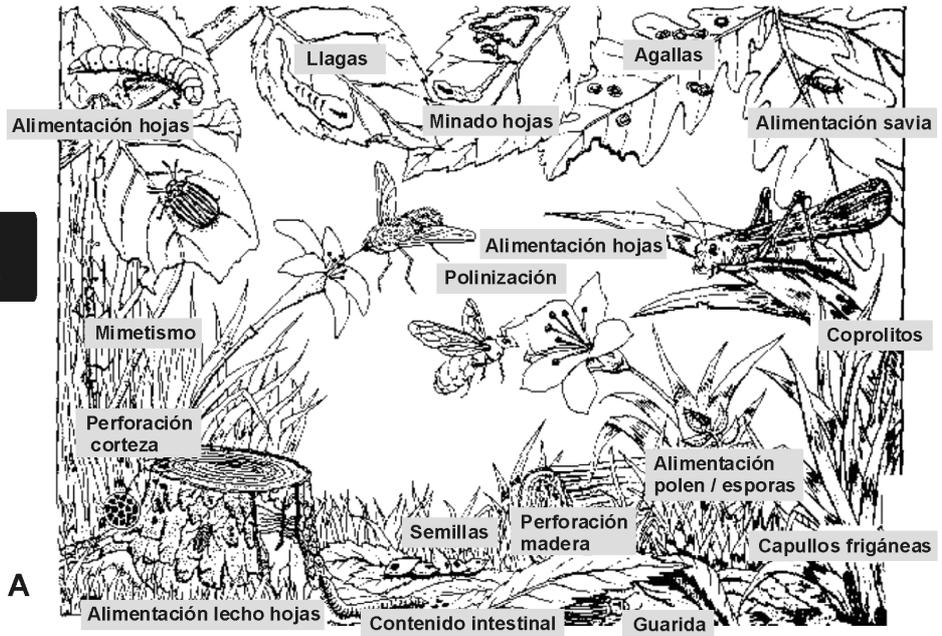
**MEDIOS MARINOS**  
La diversidad de pistas fósiles relacionadas con la actividad de Artrópodos es muy alta, siendo más de cien los icnogéneros descritos hasta la fecha (Tablas II-III, en Anexo), si bien muchas icnoespecies de éstos parecen ser sinónimas y necesitarán ser revisadas en el futuro.

Probablemente las pistas que han recibido mayor atención sean las registradas en las rocas sedimentarias de origen marino y dentro de éstas, las producidas por los Trilobites o Trilobitomorfos. (Tabla II, en Anexo). Estas pistas fueron las primeras producidas por Artrópodos y se conocen desde el inicio de la Era Paleozoica (Cámbrico), siendo muy abundantes hasta finales del Carbonífero. En general suelen denotar comportamientos de locomoción, descanso o búsqueda de alimento, casi siempre en la interfase sedimento-agua.



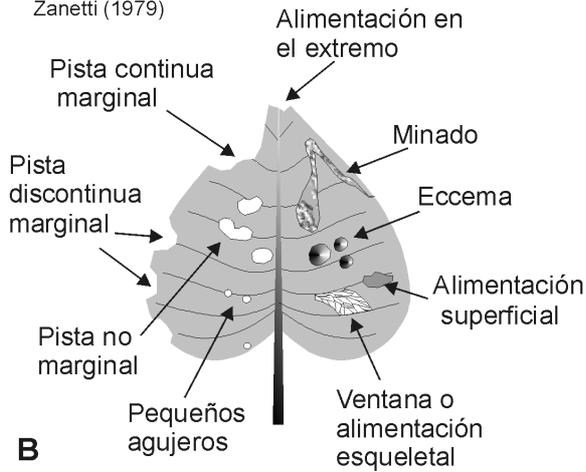
## Interacciones Plantas / Insectos

Scott et al., 1992



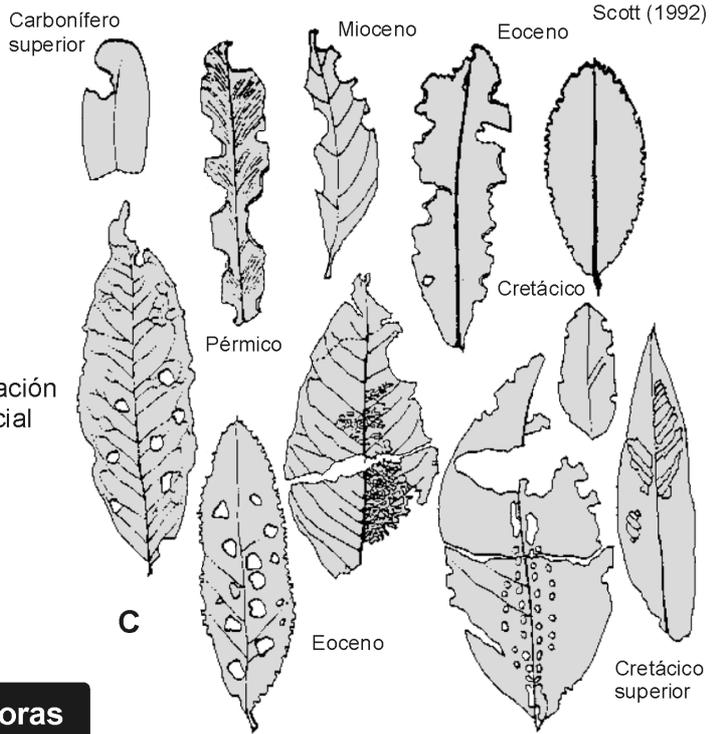
## Tipos de pistas de interacción en una hoja

Basado en Zanetti (1979)



## Pistas de alimentación en hojas fósiles

Scott (1992)



## Perforaciones en semillas / esporas

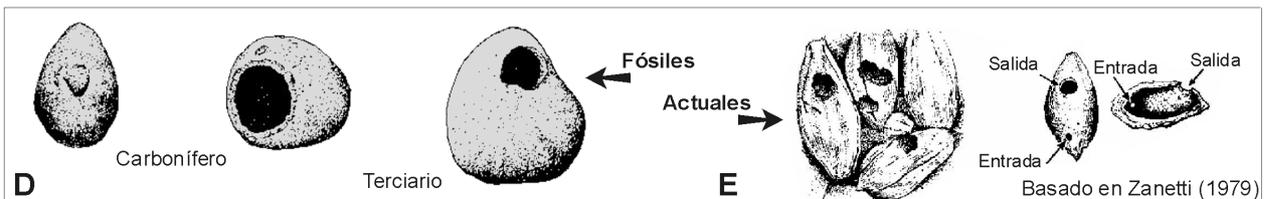


Fig. 10. Tipos de pistas producidas por los insectos.

## LOS INSECTOS

Una de las clases más abundantes de los Artrópodos actuales es la de los Insectos y es posible que en el pasado su abundancia fuera similar, sobretodo a partir del Paleozoico superior (Carbonífero), época en la que empezaron a invadir masivamente los continentes (Fig. 9).

A pesar de ello, en comparación con el resto de pistas de otros Artrópodos, su registro no es tan numeroso, posiblemente porque los sustratos sobre los que interaccionaron fueron intensamente bioerosionados y en consecuencia su potencial de fosilización disminuyó drásticamente (Scott, 1992). De cualquier forma, sus pistas empezaron a ser más abundantes y diversas conforme lo hicieron los grupos más modernos de Insectos, que aparecieron en el Mesozoico (Cretácico), al mismo tiempo que se diversificaron y evolucionaron las angiospermas.

## TIPOS DE EVIDENCIAS

Los Insectos, al igual que todos los Artrópodos, interaccionaron con todo tipo de sustratos, especialmente con aquellos que constituían superficies mojadas o que estaban en zonas húmedas adyacentes a ríos, arroyos o lagos, donde por otra parte, su potencial de conservación ha sido mayor. Normalmente las pistas son madrigueras excavadas en llanuras de inundación por hormigas y/o termitas o edificios (panales, cápsulas, etc.) construidos sobre el suelo, acantilados, rocas o árboles, generalmente por abejas, avispas, termitas o escarabajos. Este tipo de construcciones suelen responder a conductas motivadas no sólo por la búsqueda de una morada o refugio, sino también por la reproducción o por la cría y posterior desarrollo de las larvas. Así mismo, dentro de esta categoría de “construcciones especiales” se incluyen también las telarañas producidas por los Arácnidos, conservadas esporádicamente en el ámbar (Poinar, 1998).

Un tipo característico de interacción producida casi exclusivamente por los Insectos es la realizada sobre sustratos orgánicos leñosos (Fig. 10 a), que se encuadrarían ya dentro de las estructuras bioerosivas (Tabla VI, en Anexo). Las pistas de este tipo son:

Interacción con hojas (Figs. 10 b-c):

- 1.1. Pistas superficiales de alimentación (marginales, no marginales, intravenosas)
- 1.2. Pistas subterráneas de alimentación (minado)
- 1.3. Llagas, excoriaciones, agallas, etc.

Interacción con troncos, tallos y maderas

Interacción con esporas y semillas (Figs. 10 d-e)

Otras evidencias: capullos, coprolitos, huevos.

Las primeras señales de interacción de Artrópodos con plantas se producen cerca del límite Silúrico-Devónico y muy probablemente corresponden a la actividad alimenticia de Insectos sobre hojas. En el Carbonífero inferior se encuentran las primeras perforaciones de troncos y en el superior aparecen sobre las hojas, estructuras de alimentación, agallas, minados, excoriaciones, etc. (Fig. 11).

En los paleosuelos del Triásico la presencia de nidos de Himenópteros e Isópteros evidencian la aparición de modelos de comportamiento social cada vez más complejos. En el Cretácico la diversificación de los Insectos modernos se refleja en la abundancia y complejidad de las estructuras producidas por las avispas, abejas, escarabajos peloteros y termitas, que continúan hasta hoy día.

## APLICACIONES E INTERÉS DE SU ESTUDIO

Las pistas fósiles de Artrópodos son posiblemente las que más aplicaciones tengan desde el punto de vista aplicado de la geología. Las razones estriban en que son muy numerosas, están ampliamente distribuidas por todos los continentes, son fácilmente reconocibles y su diversidad es muy alta, fruto de la rapidez con que evolucionaron los organismos que las produjeron. De esta forma, las pistas pueden utilizarse como criterio para el establecimiento de límites bioestratigráficos. Tal es el caso de las producidas por el arrastre (*Monomorphicnus liniatus*) de ciertos trilobites cuando aparecen junto a otro icnotaxón (*Phycodes pedum*), que marcan el límite entre los eones Proterozoico y Fanerozoico. Dentro de éste último, las pistas relacionadas con los trilobites (o trilobitomorfos), caso de *Cruziana* y *Rusophycus*, también se han utilizado con valor bioestratigráfico desde el Cámbrico hasta el Carbonífero.

Las respuestas de los organismos están controladas por las condiciones del medio en que viven, ya sea el tipo y consistencia del sustrato, la profundidad, la salinidad, la disponibilidad de alimento, la temperatura, la luz, el oxígeno, la energía, el Eh-ph, etc. Estos parámetros ecológicos pueden asociarse a determinados tipos de pistas y definir una serie de modelos que en paleoicnología se conocen con el nombre de icnofacies. Estas icnofacies se aplican tanto al medio marino, como al continental.

Dentro del primero se han definido hasta doce icnofacies diferentes, si bien aquellas en las que son más frecuentes las pistas de artrópodos son sólo seis (Icnofacies de *Psilonichnus*, *Skolitos*, *Cruziana*, *Glossifungites*, *Trypanites*, y *Teredolites*. Seilacher, 1964, 1967; Frey & Pemberton, 1984, 1987; Frey & Seilacher, 1980; Bromley *et al.*, 1984; Lockley *et al.*, 1987 y Bromley & Asgaard, 1991, 1993).

Empleando el concepto de icnofacies, puede llegar a explicarse en términos ecológicos la evolución de los ecosistemas del pasado. Así por ejemplo, en el Paleozoico temprano, las zonas neríticas (infra y sublitorales) estaban dominadas por los Trilobites que dejaron pistas como *Cruziana*, *Rusophycus*, *Diplichnites* o *Dimorphichnus*. Después del Paleozoico, otros artrópodos, especialmente los Crustáceos, ocuparon el nicho vacante dejado por los trilobites y dieron lugar a otro tipo de pistas: *Ophiomorpha*, *Thalassinoides*, *Gyrolithes*, *Spongiomorpha*, *Rhizocorallium*, etc.

En los medios continentales, sólo son cuatro las icnofacies definidas hasta la fecha y en todas ellas están presentes las pistas de Artrópodos (Icnofacies de *Scoyenia*, *Mermia*, *Termitichnus* y *Coprinisphaera*. Seilacher, 1967; Frey *et al.*, 1984; Frey & Pemberton, 1987; Bromley & Asgaard, 1991; Smith *et al.*, 1993; Buatois & Mángano, 1995, 1996 y Genise *et al.*, 2000).

Estas pistas continentales pueden utilizarse como herramientas para la interpretación dinámica de estos medios en el pasado. Se han empleado para delimitar la existencia de suelos húmedos, paleotemperaturas y fluctuaciones de las láminas de agua (Hasiotis & Mitchell, 1989); así como para predecir la existencia de biotas fósiles no conocidas hasta ese momento.

En estratigrafía secuencial, el estudio de las pistas fósiles de artrópodos también juega un papel importante en la búsqueda de gas y petróleo, en el análisis de los sistemas fluviales costeros y en los cambios que ocurren entre el dominio marino y las zonas de transición.

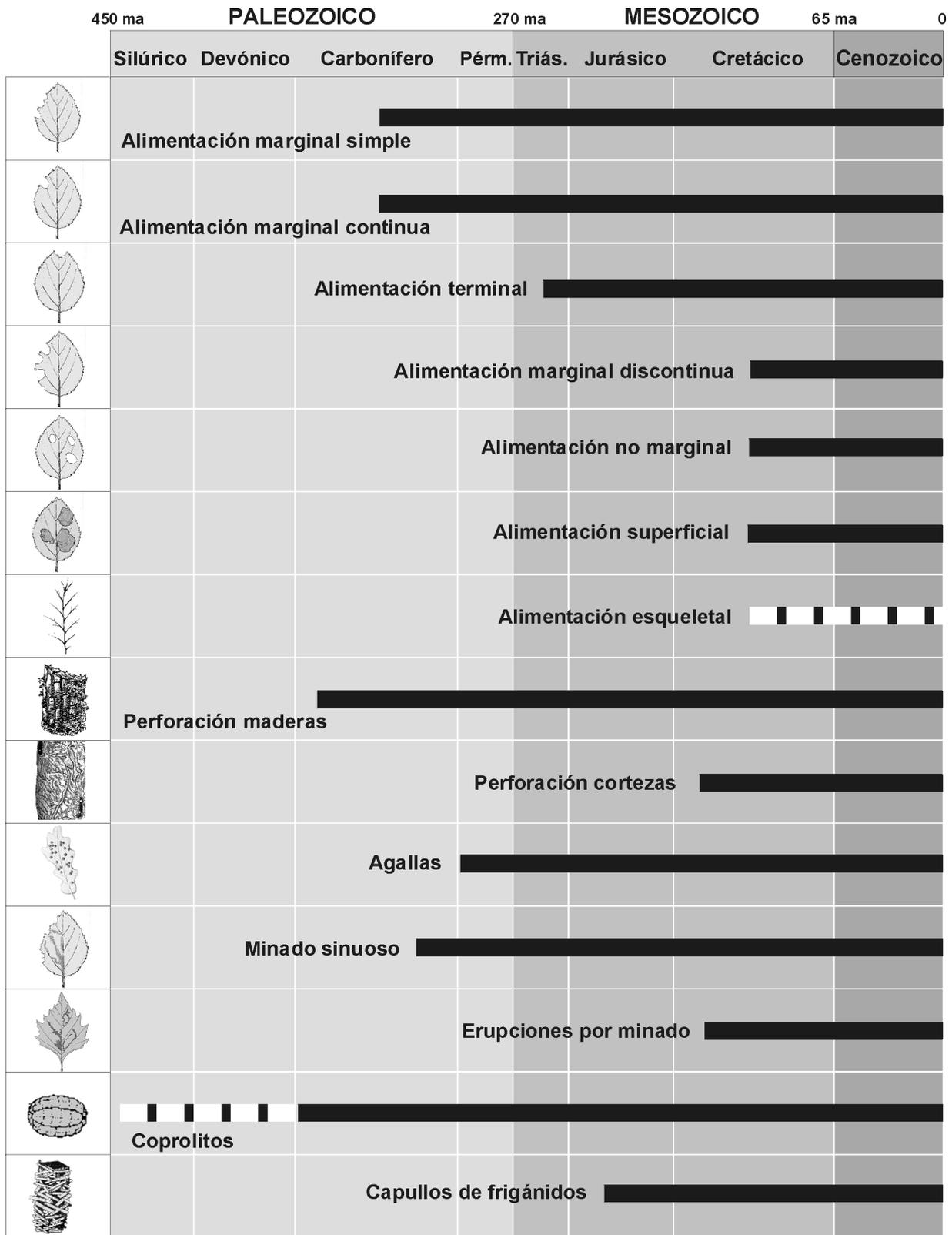


Fig. 11. Interacciones artrópodos / plantas en el registro geológico. Basado en Hartland *et al.* (1990).

Sirven también para delimitar superficies de erosión, exposición y cambios en los sistemas deposicionales y para evaluar determinados gradientes en los medios fluviales entre facies totalmente subaéreas y de aguas dulces o entre éstas y las de medios marinos marginales.

Por último, y al igual que el resto de otras pistas fósiles, pueden emplearse como indicadores de la compactación y deformación de los sedimentos, como criterios de polaridad sedimentaria, en el estudio de la tectónica de placas y reconstrucciones paleogeográficas, correlación de cuencas, etc (Mayoral, 1999).

## Agradecimiento

El autor agradece la información bibliográfica facilitada por el Dr. Fernando Muñiz del Dpto. de Geodinámica y Paleontología de la Universidad de Huelva y por José Antonio Gámez-Vintaned del Área de Paleontología de la Universidad de Extremadura.

Este trabajo ha sido subvencionado por el Grupo de Investigación RNM 0219 "G.I. Naturaland" de la Junta de Andalucía.

## Referencias Bibliográficas

- BORNEMANN, J.G. 1889. Über den Buntsandstein in Deutschland und seine Bedeutung für die Trias. *Beiträge Geologie, Paläontologie*, **1**: 61 p.
- BOWN, T.M. and KRAUSS, M.J. 1983. Ichnofossils of the alluvial Willwood Formation (Lower Eocene), Bighorn Basin, Northwest Wyoming, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **43**: 95-128.
- BOWN, T.M. and RATCLIFFE, B.C. 1988. The origin of *Chubutolites* Ihering, ichnofossils from the Eocene and Oligocene of Chubut province, Argentina. *Journal of Paleontology*, **62**, 2: 163-167.
- BRADY, L. F. 1947. Invertebrate tracks from the Coconino sandstone of Northern Arizona. *Journal of Paleontology*, **21**: 466-472.
- BROMLEY, R.G. 1990. *Trace Fossils, Biology and Taphonomy*. Special Topics in Paleontology, Unwin Hyman, London, 280 p.
- BROMLEY, R.G. and ASGAARD, U. 1991. Ichnofacies: a mixture of taphofacies and biofacies. *Lethaia*, **24**: 153-164.
- BROMLEY, R.G. and ASGAARD, U. 1993. Endolithic community replacement on a Pliocene rocky coast. *Ichnos*, **2**, 93-116.
- BROMLEY, R.G., PEMBERTON, S.G. and RAHMANI, R.A. 1984. A Cretaceous woodground: The *Teredolites* ichnofacies. *Journal of Paleontology*, **58**, 2: 488-498.
- BRONGNIART, A.T. 1823. *Histoire des végétaux fossiles ou recherches botaniques et géologiques sur les végétaux renfermés dans les diverses couches du globe*, **1**, G. Dufour and E. D'Ocagne, Paris.
- BUATOIS, L. A. and MÁNGANO, G. 1995. The paleoenvironmental and paleoecological significance of the lacustrine *Mermia* ichnofacies: an archetypal subaqueous nonmarine trace fossil assemblage. *Ichnos*, **4**: 151-161.
- BUATOIS, L. A. y MÁNGANO, G. 1996. Icnología de ambientes continentales: problemas y perspectivas. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, **4**: 5-30.
- BUATOIS, L.A.; MÁNGANO, M.G; MAPLES, CH. and LANIER, W.P. 1998. Ichnology of an Upper carboniferous fluvio-estuarine paleovalley: The Tonganoxie Sandstone, Buildez Quarry, Eastern Kansas, USA. *Journal of Paleontology*, **72**, 1: 152-180.
- CHAMBERLAIN, C.K. 1975. Recent lebensspuren in nonmarine aquatic environments. Ed. Frey, R.W. In: *The Study of Trace Fossils*, Chapter **19**: 431-456.
- CHAPMAN, F. 1929. On some remarkable annelid remains from Arthur River, N.W. Tasmania. *Royal Society of Tasmania, Papers & Proceedings for 1928*: 1-5.
- CLARKE, J.M. and SWARTZ, C.K. 1913. Systematic paleontology of the Upper Devonian deposits of Maryland. *Maryland Geological Survey, Middle and Upper Devonian*: 535-701.
- DE PRADO, C. 1864. *Descripción física y geológica de la provincia de Madrid*. Junta General de Estadística. Madrid, 219 p.
- CRIMES, T.P. And HARPER, J.C. (Eds.) 1970. Trace Fossils. *Geological Journal Special Issue*, **3**, Seel House Press, Liverpool.
- CRIMES, T.P. and HARPER, J.C. (Eds.) 1977. Trace Fossils 2. *Geological Journal Special Issue*, **9**, Seel House Press, Liverpool.
- CURRAN, H.A. 1985. The trace fossil assemblage of a Cretaceous nearshore environment: Englishtown Formation of Delaware, U.S.A. Ed: Curran, H. A. In: *Biogenic Structures*. S.E.P.M. Special Publication, **35**: 261-276.
- DAHMER, G. 1937. Lebensspuren aus dem Taunusquarzit und den Siegener Schichten (Unterdevon). *Preussische Geologische Landesanstalt, Abhandlungen; Jahrbuch*. 1936 Berlin, **57**: 523-539.
- DAWSON, J. W. 1864. On the fossils of the genus *Rusophycus*. *Canadian Naturalist and Geologist*, **1**: 363-367.
- DAWSON, J. W. 1873. Impressions and footprints of aquatic animals and imitative markings on Carboniferous rocks. *American Journal of Science*, **5**: 16-24.
- DE PRADO, C. 1864. *Descripción física y geológica de la provincia de Madrid*. Junta General de Estadística. Madrid, 219 p.
- DE QUATREFAGES, M. A. 1849. Note sur la *Scolicia prisca* (A. De Q.), annélide fossile de la craie. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, **12**: 265-266.
- DE SAPORTA, G. 1884. *Les organismes problématiques des anciennes mers*. Ed. Masson, Paris, 100 p.
- DE SERRES, M. 1840. Description de quelques mollusques fossiles nouveaux des terrains infra-jurassiques et de craie compacte inférieure du Midi de la France. *Annales des Sciences Naturelles de Paris (Zoologie)*, **14**: 5-25.
- DONAYRE, F.M. 1873. Bosquejo de una descripción física y geológica de la provincia de Zaragoza. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **1**, 1-128.
- DONOVAN, S. K. 1994. Insects and other arthropods as trace-makers in non-marine environments and paleoenvironments. Ed. Donovan, S.K. In: *The Palaeobiology of Trace Fossils*, Chapter **8**: 200-215.
- D'ORBIGNY, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique méridionale (le Brésil, la République orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivie, la République du Péron) exécuté pendant les années 1826, 1827, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833*. 3 (Paléontologie): 188 p. Pitois-Levrault (Paris).
- ELLIOT, D.K. and NATIONS, J.D. 1998. Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona. *Ichnos*, **5**: 243-253.
- EHRENBERG, K. 1944. Ergänzende Bemerkungen zu den seinerzeit aus dem Miozän von Burgschleinitz beschriebenen Gangkernen und Bauten dekapoder Krebse. *Palaontologische Zeitschrift*, **23**: 354-359.
- EKDALE, A. A., BROMLEY, R.G. and PEMBERTON, S.G. 1984. Ichnology: trace fossils in sedimentology and stratigraphy. *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Short Course*, **15**: 1-317.
- EVANS, M. E. G. 1975. The jump of *Petrobius* (Thysanura: Machilidae). *Journal of Zoology*, London, **176**: 49-65.
- FITCH, A. 1850. A historical, topographical and agricultural survey of the County of Washington. *New York State Agricultural Society, Proceedings*; **9**, (1849): 753-944.
- FREEMAN, B.E. and DONOVAN, S. K. 1991. A reassessment of the ichnofossil *Chubutolites gaimanensis* Bown and Ratcliffe. *Journal of Paleontology*, **65**, 4: 702-704.
- FREY, R.W. 1975. The realm of Ichnology, its strengths and limitations. Ed. Frey, R. W. In: *The Study of Trace Fossils*: 13-38. New York: Springer.
- FREY, R.W. and PEMBERTON, S.G. 1984. Trace fossils facies models. Ed. Walker, R.G. In: *Facies Models. Geoscience Canada Reprint Series*, **1**, 189-207.
- FREY, R.W. and PEMBERTON, S.G. 1987. The *Psilonichnus* ichnocoenosis, and its relationship to adjacent marine and non marine ichnocoenoses along the Georgia coast. *Bulletin of Canadian Petroleum Geology*, **35**, 333-357.
- FREY, R.W. and SELACHER, A. 1980. Uniformity in marine invertebrate ichnology. *Lethaia*, **13**: 183-207.
- FREY, R.W., PEMBERTON, S.G. and FAGERSTROM, J.A. 1984. Morphological, ethological and environmental significance of the ichnogenera *Scoyenia* and *Anchorichnus*. *Journal of Paleontology*, **58**: 511-528.
- GÁMEZ-VINTANED, J.A. y LIÑÁN, E. 1996. Revisión de la terminología icnológica en español. *Revista Española de Paleontología*, **11**, 2: 155-176.
- GENISE, J. F. 1999. Paleoicnología de insectos. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, **58** (1-2): 104-116.
- GENISE, J. F., MÁNGANO, M., BUATOIS, L., LAZA, J. H. and VERDE, M. 2000. Insect trace fossil associations in Paleosols: The *Coprinisphaera* Ichnofacies. *Palaos*, **15**: 49-64.
- GILMORE, C. W. 1926. Fossil footprints from the Grand Canyon. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **77**, 9: 41 p.

- GILMORE, C. W. 1927. Fossil footprints from the Grand Canyon 2d Contribution. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **80**, 3: 78 p.
- GUTHÖRL, P. 1934. Die Arthropoden aus dem Carbon und Perm des Saar-Nahe-Pfalz-Gebietes. *Preussische Geologische Landesanstalt, Abhandlungen*, **164**: 219 p.
- HALL, J. 1852. *Palaeontology of New York*, **2**: 362 p. State of New York, (Albany, N.Y.).
- HÄNTZSCHEL, W. 1975. *Treatise on Invertebrate of Paleontology. Part. W. (Miscellanea. Supplement 1)*. The Geological Society of America, Inc. and the University of Kansas, Boulder, Lawrence, 269 p.
- HARDLAND, W. B.; ARMSTRONG, A. V.; COX, A. V.; CRAIG, L.E.; SMITH, A.G. and SMITH, D.G. 1990. *A Geologic Time Scale 1989*. Cambridge University Press, Cambridge, 263 p.
- HASIOTIS, S.T. and BOWN, T.M. 1992. Invertebrate trace fossils: The backbone of continental ichnology. Eds. Mapples C.G and West, R.R. In: *Trace Fossils. Paleontological Society Short Courses*, n° 5: 64-104.
- HEER, O. 1865. *Die Urwelt der Schweiz*. F. Schulthess (Zürich), 622 p.
- HEER, O. 1877. *Flora Fossilis Helvetiae. Die vorweltliche Flora der Schweiz*. J. Würster & Co, 182 p.
- HITCHOCK, E. 1858. *Ichnology of New England. A report on the sandstone of the Connecticut Valley, specially its footprints*. W. White (Boston): 220 p.
- HITCHOCK, E. 1865. *Supplement of the ichnology of New England*. Wright & Porter (Boston): 96 pp.
- LEBESCONTE, p. 1883. *Oeuvres posthumes de Marie Rouault publiées par le soin de P. Lebesconte, suivies de: Les Cruziana et Rusophycus, connus sous le nom général Bilobites, sont-ils des végétaux ou des traces d'animaux?*. Savy (Rennes-Paris): 73 p.
- LOCKLEY, M.G., RINSBURG, A.K. and ZEILER, R. M. 1987. The paleoenvironmental significance of the nearshore *Curvolithus* ichnofacies. *Palaios*, **2**, 255-262.
- LOGAN, W.E. 1860. On the track of an animal lately found in the Potsdam Formation. *Canadian Naturalist and Geologist*, **5**, 4: 279-285.
- LUNDGREN, S.A.B. 1891. Studier öfver fossilförande lösa block. *Geologiska Föreningens i Stockholm, Förhandlingar*, **13**: 111-121.
- MACSOTAY, O. 1967. Huellas problemáticas y su valor paleoecológico en Venezuela. *Geos*, **16**: 1-87.
- MAPLES, Ch.G. and WEST, R.R. Eds. 1992. *Trace Fossils*. A publication of Paleontological Society. Short Courses in Paleontology, **5**: 238 pp.
- MARGULIS, L. y SCHWARTZ, K. V. 1985. *Cinco Reinos. Guía ilustrada de los phyla de la Vida*. Editorial Labor, 335 p.
- MATTEW, G. F. 1903. On Batrachian and other footprints from the coal measures of Joggings, Nova Scotia. *Natural History Society of New Brunswick, Bulletin*, **5**, **21**: 103-108.
- MAYORAL, E. 1986. *Ophiomorpha isabeli* nov. icnoesp. (Plioceno marino) en el sector Suroccidental del Valle del Guadalquivir. (Palos de la Frontera, Huelva, España). *Estudios geológicos*, **42**: 461-470
- MAYORAL, E. 1999. *Pistas fósiles*. Ed. Gámed-Vintaned, J.A. y Liñán, E. In: VI Jornadas de Paleontología Aragonesa. 25 Años de Paleontología Aragonesa. Homenaje al Prof. Leandro Sequeiros. Institución "Fernando El Católico": 199-216.
- MAYORAL, E. y CALZADA, S. 1998. Reinterpretación de *Spirographites ellipticus* Astre, 1937 como una pista fósil de artrópodos no marinos en el Cretácico superior (facies Garumn) del prepirineo catalán (NE. de España). *Geobios*, **31** (5): 633-643
- MAYORAL, E. y MUÑIZ, F. 1995. Nueva icnoespecie de *Gyrolithes* del Mioceno superior de la Cuenca del Guadalquivir (Lepe, Huelva). *Revista Española de Paleontología*, **10**, 2: 190-201.
- MAYORAL, E. y MUÑIZ, F. 1998. Nuevos datos icnotaxonómicos sobre *Gyrolithes* del Plioceno inferior de la Cuenca del Guadalquivir (Lepe, Huelva, España). *Revista Española de Paleontología*, **13** (1): 61-69.
- MUÑIZ, F. y MAYORAL, E. (en prensa). *Macanopsis plataniformis* nov. icnoesp. from the Lower Cretaceous and Upper Miocene of the Iberian Peninsula. *Geobios*.
- MILLER, S.A. 1880. Silurian ichnolites, with definitions of new genera and species. Note on the habit of some fossil annelids. *Cincinnati Society of Natural History, Journal*, **2**: 217-229.
- MILLER, S.A. 1889. North American geology and palaeontology for the use of amateurs, students and scientists. *Western Methodist Book Concern (Cincinnati, Ohio)*: 664 p.
- MUÑIZ, F. 1998. *Paleoicnología del Neógeno superior en el sector suroccidental de la Cuenca del Guadalquivir, Área de Lepe-Ayamonte (Huelva)*. Tesis Doctoral inédita. Universidad de Huelva, 272 p.
- NATHORST, A.G. 1886. Nouvelles observations sur des traces d'animaux et autres phénomènes d'origine purement mécanique décrits comme "Algues fossiles". *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar*, **21** (14), 1-58.
- NOPCSA, F. B. 1923. *Die Familien der Reptilien. Fortschritte der Geologie und Paläontologie*, **2**: 210 p.
- OSGOOD, R.G. 1975. The paleontological significance of trace fossils. Ed: Frey, R.W In: *The Study of Trace Fossils*. Springer-Verlag: 562 p.
- OWEN, R. 1852. Description of the impressions and footprints of the *Protichnites* from the Postdam sandstone of Canada. *Geological Society of London, Quarterly Journal*, **8**: 214-225.
- PACKARD, A. S. 1900. On supposed merostomatous and other Paleozoic arthropod trails, with notes on those *Limulus*. *American Academy of Arts and Sciences, Proceedings*, **36**: 61-71.
- POINAR, G. 1998. Trace fossils in amber: a new dimension for the ichnologist. *Ichnos*, **6**: 47-52.
- RADWAŃSKI, A. 1977. Burrows attributable to the ghost crab *Ocypode* from the Korytnica basin (Middle Miocene; Holy Cross Mountains, Poland). *Acta Geologica Polonica*, **27**, 2: 219-225.
- RETALLACK, C. J. 1990. *Soils of the past*. Unwin Hyman, Boston, 520 p.
- RICHTER, R. 1850. Aus der thüringischen Grauwacke. *Deutsche Geologische Gesellschaft, Zeitschrift*, **2**: 198-206.
- SCOTT, R. W. 1992. Trace fossils of plant-arthropod interactions. Eds: Mapples, C.G and West, R.R. In: *Trace Fossils*. Paleontological Society Short Courses, **5**: 197-223.
- SCOTT, A. C., STEPHENSON, J. and CHALONER, W. G. 1992. Interaction and coevolution of plants and arthropods during Palaeozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **335**: 129-165.
- SEILACHER, A. 1955. Spuren und Fazies im Unterkambrium. In: O.H. Schindewolf & A. Seilacher, Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt Range (Pakistan). *Akademie der Wissenschaften und der Literatur zu Mainz, mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen*, **10**: 11-143.
- SEILACHER, A. 1964. Biogenic sedimentary structures. Ed: Imbrie, J. and Newell, N.D. In: *Approaches to Paleocology*. John Wiley & Sons, New York: 296-316.
- SEILACHER, A. 1967. Bathymetry of trace fossils. *Marine Geology*, **5** (5-6), 413-428.
- SEILACHER, A. 1970. *Cruziana* stratigraphy of "nonfossiliferous" Paleozoic sandstones. Ed: Crimes, T.P and Harper, J.C. In: *Trace Fossils. Geological Journal Special Issue*, **3**: 447-476.
- TORELL, O. M. 1870. Petrificata Suecana Formationis Cambriacae. *Lunds Universitet, Årsskrift*, **6**, 8: 1-14.
- TORRUBIA, J. 1754. *Aparato para la Historia Natural Española. Tomo I*. Imprenta Herederos de D. Agustín de Gordejuela y Sierra, 204 p.
- TREWIN, N. H. 1994. A draft system for the identification and description of arthropod trackways. *Paleontology*, **37**, 4: 811-823.
- WALTER, 1983. Zur taxonomie, ökologie und biostratigraphie der ichnia limnisch-terrestrischer arthropoden des mitteleuropäischen Jungpaläozoikums. *Freiberger Forschungsheft*, **C**, **382**, S: 146-193.
- ZANETTI, A. 1979. *The World of Insects*. Aberville Press, New York, 256 pp.
- ZENKER, J.C. 1836. *Historisch-topographisches Taschenbuch von Jena und seiner Umgebung besonders in naturwissenschaftlicher und medicinischer Beziehung*. Ed. J.C. Zenker: 338 p.

## ANEXO

**Tabla I**  
**Pistas de locomoción (Repichnia) producto del paseo de Artrópodos**

con una componente simétrica bilateral dominante		sin componente simétrica bilateral dominante
<i>Angulichnus</i>	<i>Paleohelcura</i>	<i>Allocotichnus</i>
<i>Arthropodichnus</i>	<i>Palmichnium</i>	<i>Asaphoidichnus</i>
<i>Beaconichnus</i>	<i>Permichnium</i>	<i>Dimorphichnus*</i>
<i>Conopsoides</i>	<i>Petalichnus</i>	<i>Hamipes</i>
<i>Copeza</i>	<i>Protichnites</i>	<i>Harpepus</i>
<i>Diplichnites</i>	<i>Pterichnus</i>	<i>Incisifex</i>
<i>Hexapodichnus</i>	<i>Siskemia</i>	<i>Monomorphichnus*</i>
<i>Kouphichnium</i>	<i>Stiallia</i>	<i>Merostomichnites</i>
<i>Lithographus</i>	<i>Stiaria</i>	<i>Octopodichnus</i>
<i>Mirandaichnium</i>	<i>Tasmanadia</i>	
<i>Myriapodites</i>	<i>Trachomatichnus</i>	
<i>Oniscoidichnus</i>	<i>Umfolozia</i>	

\* Poseen una componente reotáctica añadida.

**Tabla II**  
**Pistas fósiles relacionadas con la actividad de Trilobites o Trilobitomorfos.**

\* También se relacionan con la actividad de otros Artrópodos.

ICNOGÉNEROS	ETOLOGÍA
<i>Aglaspidichnus</i>	Cubichnia
<i>Allocotichnus</i>	Repichnia
<i>Angulichnus</i>	Repichnia
<i>Asaphoidichnus</i>	Repichnia
<i>Beaconichnus</i>	Repichnia
<i>Climactichnites*</i>	Repichnia
<i>Cruziana*</i>	Repichnia/Fodinichnia
<i>Dimorphichnus</i>	Repichnia
<i>Diplichnites*</i>	Repichnia
<i>Incisifex</i>	Repichnia
<i>Ixalichnus</i>	Repichnia
<i>Merostomichnites*</i>	Repichnia
<i>Monomorphichnus</i>	Repichnia
<i>Ormatichnus</i>	Cubichnia, Repichnia
<i>Petalichnus</i>	Repichnia
<i>Protichnites*</i>	Repichnia
<i>Rusophycus*</i>	Cubichnia
<i>Tasmanadia*</i>	Repichnia
<i>Trachomatichnus</i>	Repichnia
<i>Trichophycus</i>	Fodinichnia

**Tabla III**  
**Pistas fósiles relacionadas en su mayoría con Artrópodos**  
**Crustáceos, Quelicerados y Miriápodos.**

<b>ICNOGÉNEROS</b>	<b>PRODUCTOR</b>	<b>ETOLOGÍA</b>
<i>Arenicolites</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Arthropodichnus</i>	Quelicerados (Eurypteridos) y Miriápodos	Repichnia
<i>Arthrotelsonichnus</i>	Crustáceos en general	Repichnia
<i>Aulichnites</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Camborygma</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Chagrinichnites</i>	Crustáceos decápodos o Filocáridos	Repichnia, Cubichnia, Fodinichnia, Fugichnia
<i>Chondrites</i>	Artrópodos en general	Fodinichnia
<i>Climactichnites</i>	Quelicerados (Eurypteridos) o Crustáceos	Repichnia
<i>Craticulichnum</i>	Quelicerados merostomados	Cubichnia
<i>Cruziana</i>	Artrópodos en general	Repichnia/Fodinichnia
<i>Cylindrichnus</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Dactyloidites</i>	Artrópodos en general	Fodinichnia
<i>Dendroidichnites</i>	Quelicerados (Limulidos)	Repichnia
<i>Didymaulichnus</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Diplichnites</i>	Miriápodos	Repichnia
<i>Diplocraterion</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Diplopodichnus</i>	Miriápodos o milípedos	Repichnia
<i>Gluckstadtella</i>	Artrópodos en general	Cubichnia
<i>Gordia</i>	Artrópodos en general, Nemátodos	Pascichnia
<i>Gyrochorte</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Gyrolithes</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia/Domichnia
<i>Hamipes</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Harpepus</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Helminthoidichnites</i>	Artrópodos en general	Pascichnia
<i>Helminthopsis</i>	Artrópodos en general	Pascichnia
<i>Intexalvichnus</i>	Artrópodos en general	Fodinichnia
<i>Kingella</i>	Crustáceos en general	Cubichnia
<i>Kouphichnium</i>	Quelicerados (Limulidos)	Repichnia
<i>Limulicubichnus</i>	Quelicerados (Limulidos)	Cubichnia
<i>Macanopsis</i>	Crustáceos decápodos	Domichnia
<i>Mermia</i>	Artrópodos en general	Pascichnia
<i>Merostomichnites</i>	Quelicerados (Eurypteridos) o Crustáceos Filópodos	Repichnia
<i>Mirandaichnium</i>	Miriápodos	Repichnia
<i>Myriapodites</i>	Miriápodos	Repichnia
<i>Octopodichnus</i>	Quelicerados arácnidos, Crustáceos	Repichnia
<i>Oniscoidichnus</i>	Crustáceos isópodos	Repichnia
<i>Ophiomorpha</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Orchesteropus</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Palmichnium</i>	Quelicerados (Eurypteridos)	Repichnia
<i>Paleohelcura</i>	Quelicerados arácnidos	Repichnia
<i>Phycodes</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia
<i>Planolites</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia
<i>Protichnites</i>	Crustáceos, Quelicerados (Limulidos)	Repichnia
<i>Psilonichnus</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Pterichnus</i>	Miriápodos	Repichnia
<i>Raaschichnus</i>	Artrópodos en general	Cubichnia
<i>Rhizocorallium</i>	Crustáceos en general	Domichnia
<i>Rusophycus</i>	Artrópodos en general	Cubichnia
<i>Scolicia</i>	Crustáceos en general	Pascichnia
<i>Selenichnites</i>	Quelicerados (Xifosuridos)	Fodinichnia
<i>Siskemia</i>	Artrópodos en general	Repichnia
<i>Skolitos</i>	Artrópodos en general	Domichnia
<i>Spirographites</i>	Artrópodos en general, Arácnidos	Domichnia
<i>Spongeliomorpha</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia/Domichnia
<i>Spirographites</i>	Artrópodos en general, Arácnidos	Domichnia
<i>Taenidium</i>	Artrópodos en general	Fugichnia
<i>Tasmanadia</i>	Crustáceos en general	Repichnia
<i>Teichichnus</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia/Domichnia
<i>Thalassinoides</i>	Crustáceos en general	Fodinichnia
<i>Tisoa</i>	Crustáceos anfípodos	Domichnia
<i>Treptichnus</i>	Artrópodos en general	Fodinichnia
<i>Umfolozia</i>	Crustáceos syncaridos o peracaridos	Repichnia

**Tabla IV**  
**Pistas fósiles relacionadas con la actividad de Artrópodos Insectos.**

<b>Iconogéneros</b>	<b>Productores</b>	<b>Etología</b>
<i>Acanthichnus</i>	Hormigas	Repichnia
<i>Archeoentomichnus</i>	Insectos en general	Aedificichnia
<i>Arenicolites</i>	Larvas de Insectos	Domichnia
<i>Attaichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Avolaticinium</i>	Insectos en general	Volichnia
<i>Bifurculapes</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Carporichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Celliforma</i>	Abejas	Calichnia
<i>Conopsoides</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Copeza</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Coprinisphaera</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Corimbatichnus</i>	Abejas	Calichnia
<i>Ctenopholeus</i>	Insectos en general	Domichnia
<i>Cybalichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Chubutolites</i>	Avispas	Calichnia/Aedificichnia
<i>Devincenzichnus</i>	Abejas	Calichnia
<i>Eatonichnus</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Ellipsoideichnus</i>	Abejas	Calichnia
<i>Entradichnus</i>	Larvas de Moscas	Repichnia
<i>Fictovichnus</i>	Coleópteros	Calichnia
<i>Fleagellius</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Fontanai</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Haplotichnus</i>	Larvas de Insectos	Repichnia
<i>Helminthoidichnites</i>	Larvas de Insectos	Pascichnia
<i>Helminthopsis</i>	Larvas de Insectos	Pascichnia
<i>Hexapodichnus</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Krausichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Lithographus</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Macanopsis</i>	Insectos en general	Domichnia
<i>Madinaichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Masrichnus</i>	Abejas, avispas	Aedificichnia
<i>Mermia</i>	Insectos en general	Pascichnia
<i>Microicoichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Monesichnus</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Palmiraichnus</i>	Abejas	Calichnia
<i>Pallichnus</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Parowanichnus</i>	Hormigas	Calichnia
<i>Permichnium</i>	Insectos en general	Repichnia
<i>Plangtichnus</i>	Larvas/pupas de Paleodictyópteos	Calichnia
<i>Pustulichnus</i>	Avispas	Cubichnia
<i>Rebuffoichnus</i>	Coleópteros	Calichnia
<i>Rosellichnus</i>	Abejas	Calichnia
<i>Rotterodichnium</i>	Insectos en general	Volichnia
<i>Scaphichnium</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Scolytolarvariumichnus</i>	Insectos Escolítidos	Xylichnia
<i>Skolitos</i>	Grillos	Domichnia
<i>Stiallia</i>	Apterygotos	Fodinichnia/Repichnia
<i>Stiaria</i>	Apterygotos	Fodinichnia/Repichnia
<i>Stiptichnus</i>	Insectos en general	Calichnia
<i>Syntermesichnus</i>	Termitas	Calichnia
<i>Tacuruichnus</i>	Termitas	Calichnia
<i>Teisseirei</i>	Escarabajos	Calichnia
<i>Termitichnus</i>	Termitas	Calichnia
<i>Tonganoxichnus</i>	Monorráneos	Cubichnia
<i>Uruguay</i>	Abejas	Calichnia
<i>Vondrichnus</i>	Insectos en general	Calichnia

**Tabla V**  
**Tipos de comportamiento más frecuentes entre los principales**  
**Órdenes de las Clases Crustacea e Insecta.**

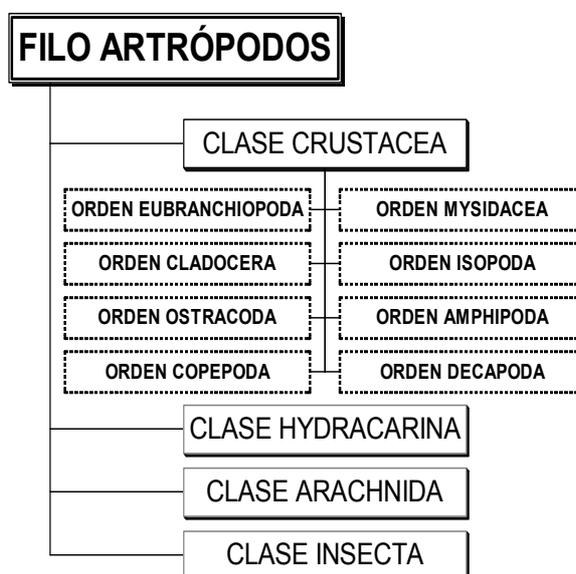
Símbolos: ● Seguro; ○ Probable; ■ Cámara de estivación o hibernación;  
 ▲ Cámara de cría; ◆ Cámara de crisálida

<b>FILO ARTHROPODA</b> Basado en Chamberlain (1975)	Reposo (Cubichnia)	Morada (Domichnia)	Reptación (Repichnia)	Pastoreo (Pastichnia)	Añimentación (Fodinichnia)	Cámara
<b>CLASE CRUSTACEA</b>						
<b>O. EUBRANCHIOPODA</b>						
CONCHOSTRACA	●	○	●	○		
NOTOSTRACA	○	○	○	○		
ANOSTRACA	○		○			
<b>O. ISOPODA</b>						
O. OSTRACODA	○			●	●	■
O. AMPHIPODA	○	●	●		○	
O. DECAPODA						
ASTACIDAE	○	●	○			■
POTAMIDAE	○	●	○			
ATYIDAE y PALEOMONIDAE	○		○			
<b>CLASE INSECTA</b>						
O. PLECTOPTERA	○		○			
O. EPHEMENOPTERA	○	●	○			
O. ODONATA	○	●	○			
O. MEGALOPTERA	○		○			◆
O. HEMIPTERA		?				
O. TRICHOPTERA		●	●			
O. COLEOPTERA						
CARABIDAE		?				
DYTISCIDAE	●					
GEORYSSIDAE	●					
HETEROCERIDAE					●	◆
HYDRAENIDAE					?	
GYRINIDAE						■
HYDROPHILIDAE	?		?			
NOTERIDAE					●	
PTILODACTYLIDAE					●	
STAPHYLINIDAE		●			?	
CICINDELIDAE		●				■▲◆
<b>O. DIPTERA</b>						
SYRPHIDAE	●					
TABANIDAE					?	
CHIRONOMINIDAE		●				
<b>O. HYMENOPTERA</b>						
FORMICIDAE		●				
SPHECIDAE						
<b>O. ORTHOPTERA</b>						
GRYLLOTALPINAE					●	
TRIDACTYLIDAE					●	
<b>O. DERMAPTERA</b>						
			●			

**Tabla VI**  
**Pistas fósiles relacionadas con la actividad bioerosiva de los Artrópodos.**

ICNOGÉNEROS	PRODUCTORES	SUSTRATO	ETOLOGÍA
<i>Anobichnium</i>	Larvas escarabajos	Madera	Xylichnia
<i>Belichnus</i>	Crustáceos Estomatópodos	Orgánico (Conchas)	Praedichnia (Durofagia)
<i>Dekosichnus</i>	Insectos en general	Madera	Xylichnia
<i>Phagophytichnus</i>	Insectos en general	Orgánico (Hojas)	Fodinichnia
<i>Rogerella</i>	Crustáceos Cirrípedos	Orgánico (Conchas) y/o lítico	Domichnia
<i>Scolytolarvariumichnus</i>	Insectos Escolítidos	Madera	Xylichnia
<i>Teredolites</i>	Artrópodos en general	Madera	Domichnia/Xylichnia
<i>Trypanites</i>	Crustáceos Isópodos	Orgánico (Conchas) y/o lítico	Domichnia/Fodinichnia
<i>Xylonichnus</i>	Insectos en general	Madera	Xylichnia
No especificado	Crustáceos Decápodos	Lítico	Domichnia
No especificado	Crustáceos Isópodos y/o Anfípodos	Lítico	Domichnia
No especificado	Crustáceos Decápodos	Orgánico (Conchas)	Praedichnia (Durofagia)

**Tabla VII**  
**Artrópodos de Aguas dulces potencialmente productores de pistas.**  
**Basado en Chamberlain (1975)**



**Tabla VIII**  
**Artrópodos actuales de campos de dunas que son productores de pistas**  
**(tomado de Ekdale et al., 1984).**

FILO	CLASE	ORDEN	EDAD	ABUNDANCIA
ARTHROPODA	INSECTA			
		Hymenoptera (avispas/hormigas)	Triásico-Actual	Común-Abundante
		Ornoptera (grillos camello)	Carbonífero sup.-Actual	Común
		Diptera (típulas)	Pérmico-Actual	Raro-Común
		Isoptera (termitas)	Cretácico-Actual	Raro
		Coleoptera (escarabajos)	Pérmico-Actual	Raro-Común
	ARACHNIA			
		Araneida (arañas lobo)	Devónico-Actual	Común
	MYRIAPODA			
		Subcl. Diplopoda (Milípedos)	Silúrico-Actual	Raro