

**BIOLOGÍA DE ORGANISMOS EN RELACIÓN A PARAMOUDRAS EN ARENISCA DE EDAD EOCENO:  
INTERPRETACIÓN ECOLÓGICA E IMPLICACIONES TAXONÓMICAS.**

Biology of organisms in relation to Paramoudras in sandstone of Eocene age:  
Ecological interpretation and taxonomic implications.



**Carlos GALAN.**

Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga. E-20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: [cegalham@yahoo.es](mailto:cegalham@yahoo.es)

(Febrero 2009)

## **BIOLOGÍA DE ORGANISMOS EN RELACIÓN A PARAMOUDRAS EN ARENISCA DE EDAD EOCENO: INTERPRETACIÓN ECOLÓGICA E IMPLICACIONES TAXONÓMICAS.**

Biology of organisms in relation to Paramoudras in sandstone of Eocene age:  
Ecological interpretation and taxonomic implications.

**Carlos GALAN.**

Sociedad de Ciencias Aranzadi. Alto de Zorroaga. E-20014 San Sebastián - Spain.

E-mail: cegalham@yahoo.es

(Febrero 2009)

### **RESUMEN**

La naturaleza de los Paramoudras hallados en arenisca de la Formación Jaizkibel plantea diversos interrogantes. Los Paramoudras consisten en grandes concreciones silíceas organizadas en torno a las trazas fósiles de tubos o madrigueras de débil diámetro de organismos marinos. La diagénesis temprana de las concreciones implica un gradiente redox entre los tubos de los organismos y el sedimento, pudiendo formarse por encima o debajo de la frontera oxígeno-anóxica. Los procesos físico-químicos involucrados son bastante bien comprendidos, mientras que la biología de los organismos posee un alto grado de incertidumbre. Las referencias encontradas en la bibliografía ichnológica se han basado en evidencias morfológicas parciales, que soportan diversas interpretaciones. En nuestro caso, al tratarse de turbiditas emplazadas en zona abisal (en la cuenca Eocénica Pirenaica), el habitat de los organismos resulta adverso y extremo. Las características ecológicas de este medio y la fisiología de los organismos susceptibles de vivir en él, ofrecen indicios más sólidos para una aproximación biológica a la naturaleza, posición taxonómica y modo de vida de los organismos y sus trazas fósiles. El trabajo presenta y discute estos aspectos basado en datos modernos de biología marina y ecología del bentos abisal.

*Palabras clave:* Paramoudras, pseudokarst, arenisca, concreciones, geología, biología, ecología, ichnología.

### **ABSTRACT**

The nature of Paramoudras discovered in sandstone of Jaizkibel Formation raises problems and questions. They are large siliceous concretions built around small diameter fossil traces of tubes and burrows of marine organisms. The early diagenesis of the concretions implies a redox gradient between the tubes and the sediment. The Paramoudras can be formed above or below the oxygen-anoxic boundary. The physical-chemical processes implied are sufficiently known, whereas the organism's biology has a high degree of uncertainty. The references found in the ichnological bibliography are based on partial morphological evidences, which support several interpretations. In the present work the Paramoudras are located in turbidites from abyssal zone (in the Pyrenean Eocene basin) and this habitat is extreme and adverse. The ecological characteristics of this environment and the physiology of the organisms susceptible of inhabiting there, show a more solid evidence for a biological approximation to the nature, taxonomic status and way of life of the organisms and their fossil traces. The work presents and discusses these aspects on the basis of modern data of marine biology and abyssal benthos ecology.

*Key words:* Paramoudras, pseudokarst, sandstone, concretions, geology, biology, ecology, ichnology.

### **INTRODUCCION**

La conspicua e inusual diagénesis que origina Paramoudras ocurre en la vecindad inmediata de los tubos o madrigueras de organismos de la infauna del bentos y resulta de las anómalas condiciones creadas en el sedimento por la presencia de los organismos. Estas galerías producen unas condiciones microambientales de oxigenación las cuales son introducidas en la profundidad del sedimento. Pero además, la más significativa consecuencia de la presencia de organismos reside en la introducción de cantidades de materia orgánica inestable a profundidades en las que habitualmente habrían sido removidas por la actividad bacteriana. Las fases orgánicas difundidas en el sedimento generan los gradientes químicos que están en el origen de las concreciones de los Paramoudras.

La naturaleza de los organismos y sus relaciones con el sedimento se encuentran entre los más difíciles problemas planteados por los Paramoudras (BROMLEY et al., 1975). Pocas claves emergen del estudio de la bibliografía ichnológica ya que los ejemplos de estructuras de bioturbación o trazas fósiles de huellas, pistas y excavaciones (= tracks, trails and burrows) difieren en su forma de las halladas en Paramoudras y raramente se aproximan a las dimensiones extremas que alcanzan

estas últimas. Adicionalmente, los organismos que generan las bioturbaciones habitan sobre y entre sedimentos arcillosos blandos (limos, fangos) y comprenden a organismos bentónicos tanto de la epifauna como de la infauna. Los Paramoudras de Jaizkibel habitan en un sedimento compuesto esencialmente por arenas cuarzosas de granulometría media a gruesa y corresponden a organismos de la infauna que penetran varios metros en el sustrato.

La arena es en general un medio muy inestable, mientras que los fangos, limos y arcillas se depositan en lugares más protegidos y son más estables. Los organismos son capaces de construir galerías permanentes en fangos y limos, mientras que en las arenas sus alojamientos pueden variar con cada movimiento de las corrientes marinas o la acción del oleaje en zona litoral. Los organismos que viven en la arena deben ser capaces de enterrarse con rapidez en caso de quedar expuestos y de restablecer contacto con el agua superior tan pronto como sea posible. Las estrategias de subsistencia de organismos en la arena residen o bien en una gran capacidad de actividad, como las de muchos crustáceos y pelecípodos adaptados a playas expuestas, o en la construcción de tubos y estructuras resistentes, que permiten llevar una vida menos activa bajo la protección que tales refugios les proporcionan ante el dinamismo del ambiente oceánico. Las trazas fósiles de Paramoudras corresponden a organismos con estrategias de vida del segundo grupo, esencialmente constructores de tubos en el sedimento.

Por otro lado, aunque el limo y el fango pueden soportar una multiplicidad de formas de vida, estas se restringen a la capa superior, ya que en sedimentos de granulometría fina se crean nuevos problemas al contener éstos menos oxígeno disuelto y más altos tenores de sulfuro de hidrógeno. Los Paramoudras se desarrollan a mayores profundidades en el sedimento, en condiciones anaerobias, y los organismos de la infauna son capaces de subsistir en estos niveles profundos porque establecen contacto con el agua superior mediante sus sistemas de tubos. Esto constituye otra importante diferencia con las trazas de bioturbaciones, que raramente profundizan en el sustrato, estando situadas por encima del biotopo de los Paramoudras.

De modo general, como bien saben los biólogos marinos y los submarinistas, la vida en el mar se encuentra a todas las profundidades, pero es considerablemente más abundante en los horizontes superficiales, principalmente debido a la extinción de la luz con la profundidad. Para el bentos, no sólo la profundidad sino el tipo de sustrato condicionan la presencia y proliferación de seres vivos. Los fondos rocosos y coralinos albergan la más alta diversidad de organismos; los fondos fango-arenosos con praderas de fanerógamas marinas poseen una diversidad media; mientras que los valores más bajos se encuentran en fondos movedizos desprovistos de cobertura vegetal. El sustrato arenoso de los fondos marinos, de modo comparable a los desiertos de arena en el medio continental, posee una fauna característica poco variada, especialmente por debajo de la zona infralitoral, donde dominan formas de la infauna. Estas constituyen en todas las latitudes biocenosis equivalentes de gran simplicidad y uniformidad, cuyos valores extremos son alcanzados en las profundidades abisales. En ciertos aspectos existe un paralelismo entre la fauna troglobia del ambiente profundo de las cuevas y la fauna abisal de las grandes profundidades marinas (MARGALEF, 1976). En los desiertos submarinos de las grandes profundidades oceánicas hay no obstante oasis donde existen auténticas explosiones de vida asociadas a sustratos o fenómenos inusuales, como es el caso de los llamados "jardines del Edén" que se constituyen en torno a hot vents o chimeneas hidrotermales submarinas. Pero tales condiciones, relativamente excepcionales, no impiden que la uniformidad del ambiente sobre grandes extensiones de los fondos oceánicos en la región abisal sea mucho mayor que en cualquier otra de las regiones marinas.

La ecología de los fondos arenosos abisales y lo conocido sobre la biología de organismos en esta región aporta numerosa evidencia y elementos de juicio para tratar de entender a los organismos que están en el origen de los Paramoudras. En cambio, la aproximación ichnológica, aunque útil en su intento de clasificar las trazas fósiles, resulta insatisfactoria para entender tanto la biología como la taxonomía de las especies y grupos zoológicos involucrados en el origen de Paramoudras.

Las principales limitaciones obedecen a que se sustentan en aspectos morfológicos de las trazas fósiles incluidas en los Paramoudras, en gran medida inferidas, basadas sobre un limitado número de ejemplos, y bajo la premisa o hipótesis de existir una estrecha correspondencia entre los organismos y sus trazas, sin considerar el contexto ecológico. En adición, a diferencia de las bioturbaciones, en el caso de Paramoudras no se trata de simples huellas, sino de las producciones orgánicas de especies animales de la infauna de la arena constructoras de tubos.

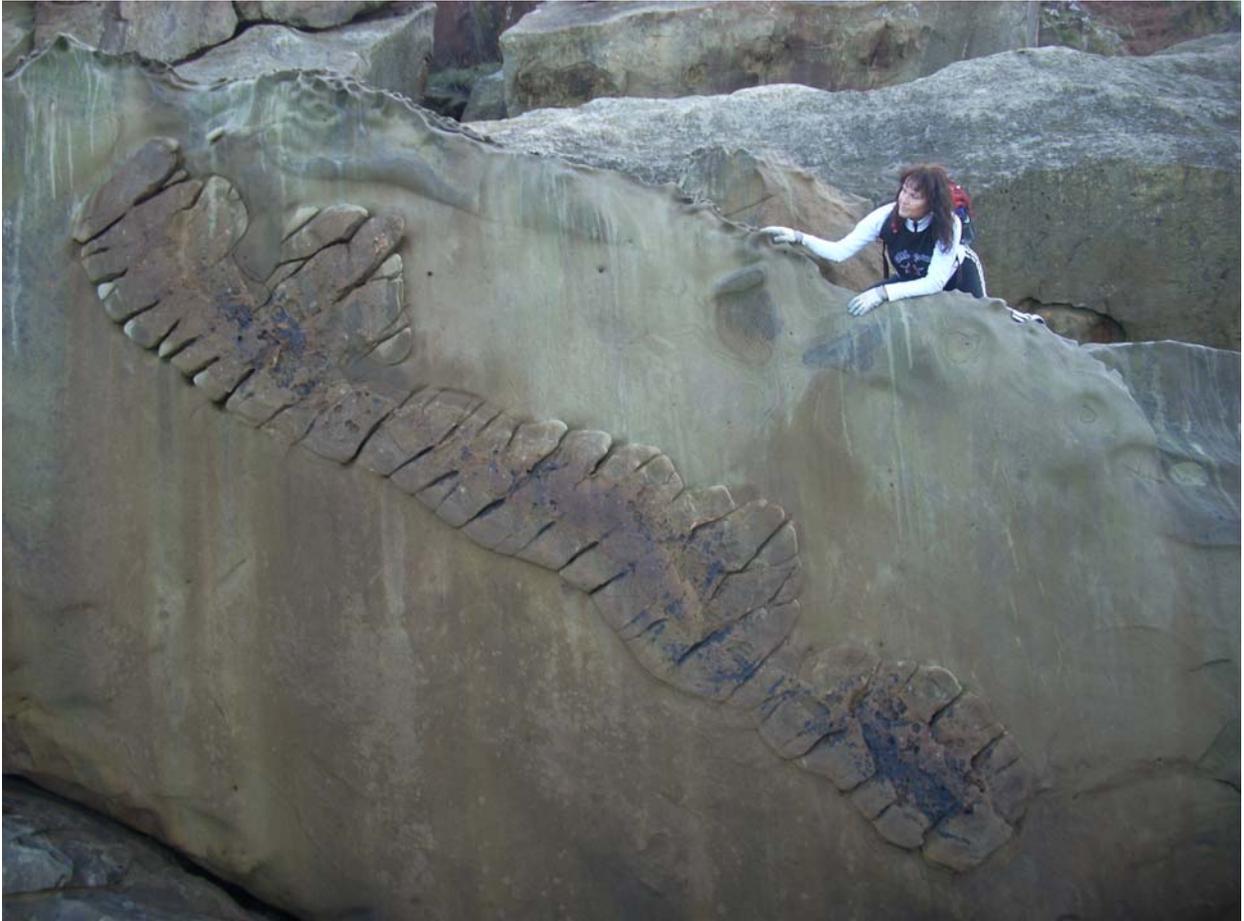
Estos y otros aspectos serán expuestos a lo largo de esta nota, en la cual se podría decir que tratamos de comenzar el edificio por sus cimientos, extendiéndonos progresivamente hasta los últimos retoques, éstos sí morfológicos. No obviamos que es poco o nada lo que sabemos sobre los grupos zoológicos de la fauna abisal de hace 50 millones de años. Dado que la existencia media de especies de invertebrados es del orden de 0,1 a 1 millón de años, extendiéndose en el registro fósil hasta rangos de 4 millones de años (ERWIN et al, 1987), no es de esperar equivalencias con especies vivientes actuales en los grandes fondos oceánicos. Sin embargo, la ecología de este medio y los requerimientos biológicos para subsistir en él han variado poco, por lo que ofrecen múltiples indicios para aproximarnos a la sistemática de los grupos zoológicos involucrados.

Los datos morfológicos ofrecen también pistas que soportan diversas interpretaciones y varían a tenor del punto de vista del investigador y sus apreciaciones sobre cómo ocurre la mineralización de la materia orgánica. En la reinterpretación de los datos se encuentran claves para abordar la posición taxonómica de los organismos, así como para llegar a una explicación de conjunto sobre la naturaleza de los Paramoudras.

El presente trabajo parte así de un enfoque distinto al habitualmente encontrado en la bibliografía geológica e ichnológica, con el fin de aportar precisiones y contribuir a una mejor comprensión de la biología de los Paramoudras.



Paramoudras esféricos de Jaizkibel anastomosados en figuras con forma de gusanitos articulados.



Paramoudras subhorizontales en Igueldo. El de arriba muestra una sección de 4,5 m a lo largo de toda su longitud. Abajo, formas articuladas complejas, de desarrollos tanto horizontales como con raíces verticales.

## **MATERIAL Y METODOS**

Las descripciones, ideas y datos son ordenados con un enfoque que parte de la ecología del medio para descender progresivamente a aspectos biológicos, ecofisiológicos y morfológicos, pero manteniendo continuamente comentarios cruzados con los rasgos observados en las trazas fósiles.

En primer lugar se describen las principales características del medio ambiente en que ocurren los Paramoudras de la Formación Jaizkibel (País Vasco). A continuación se trata de lo conocido sobre organismos del bentos abisal y la dinámica de las comunidades bentónicas en tales ambientes. Progresivamente se introducen datos sobre la biología de los organismos relacionados con la morfología observada en los Paramoudras, entre ellos fisiológicos y reproductivos. Se discuten diversos aspectos de la ecología y funcionamiento de las biocenosis en turbiditas arenosas. Los datos descriptivos son nuevamente reinterpretados, para por último referirnos a su aproximación taxonómica.

Cabe puntualizar que nuestro análisis se basa fundamentalmente en los ejemplos estudiados de Paramoudras en arenisca de la Formación Jaizkibel, aunque se consideran otros ejemplos de Paramoudras. Pero es precisamente la riqueza de datos y las particularidades (incluyendo restricciones) de los Paramoudras de Jaizkibel lo que permite extrapolar hipótesis a un marco general, y no al revés. El enfoque es biológico y difiere de los enfoques geológicos e ichnológicos habitualmente encontrados en la literatura sobre Paramoudras. Su objetivo final es ampliar el marco conceptual y aportar nuevos puntos de vista.

## **RESULTADOS**

### **DATOS Y CONSIDERACIONES GENERALES**

Los Paramoudras encontrados en la serie flysch que constituye la Formación Jaizkibel (País Vasco) se desarrollan en gruesos bancos de arenisca cuarzosa de grano medio a grueso de la parte superior de la secuencia. Estos depósitos corresponden a turbiditas emplazadas en zona abisal en la cuenca Eocénica Pirenaica, un habitat adverso y extremo.

La cuenca Eocénica Pirenaica corresponde a un amplio surco alineado de E-W cuyas facies distales (profunda) se sitúan en la parte occidental (País Vasco). Por tratarse del sector de cuenca más abierto al océano, sus plataformas de origen han sido destruidas, lo que explica el considerable desarrollo de sus sistemas turbidíticos, los cuales alcanzan más de 1.500 m de espesor preservado. Las reconstrucciones paleogeográficas sugieren que la región formaba parte del margen meridional de un macizo europeo (Plateau de Las Landas). Las descargas detríticas procedentes del Norte se produjeron en la desembocadura de cañones submarinos, formando dos amplios abanicos de deyección. Las localidades de estudio se sitúan en las partes medias a distales de dichos abanicos y por consiguiente a gran profundidad, estimada entre 2 y 4 mil metros (zona abisal). Las descargas de materiales arenosos coexistieron con aportes turbidíticos axiales, alimentados desde el Este; éstos aportes, menos masivos, son absorbidos y reordenados suturándose lateralmente con las masas de arenas (CAMPOS, 1979; JEREZ et al, 1971; MUTTI, 1985; ROSELL, 1988; VAN VLIET, 1982).

La entera secuencia de arenisca de la formación es de edad Eoceno inferior a medio. La granulometría de la arenisca es más grosera hacia la parte alta de la secuencia, a la vez que aumenta progresivamente el espesor de los bancos. Litológicamente son areniscas cuarzosas de colores claros y de cemento carbonático. Están formadas por un entramado de granos de cuarzo (bien redondeados o ligeramente angulosos), que pueden constituir hasta el 90% de la roca (siempre más del 80%), y cantidades menores de feldespatos y micas (en torno al 1%), unidos por un cemento carbonático.

Intercalados entre los estratos de arenisca se encuentran niveles delgados de lutitas y margas, con cierto grado de pizarrosidad. En las zonas de estudio con Paramoudras los bancos individuales de arenisca alcanzan espesores de 5 á 10 m (conformando a veces acantilados y escarpes verticales de 10 á 50 m de desnivel) (GALAN & MOLIA, 2008). Los niveles de lutitas, en cambio, son tan finos (pocos centímetros) que los estratos de arenisca se apoyan prácticamente unos sobre otros. En algunos niveles de lutitas es posible observar pistas fósiles (bioturbaciones) de anélidos, equinodermos y otros invertebrados marinos, generalmente en el techo de las intercalaciones arcillosas y base de los niveles arenosos.

Los Paramoudras ocurren en estratos gruesos de arenisca, faltando en los delgados e interrumpiéndose su formación cuando se alcanza el techo del estrato, en la proximidad de planos de estratificación con intercalaciones de lutitas (ver: Paramoudras decapitados y estrellados, en: GALAN et al, 2008). Su diagénesis temprana ocurre en los 10 m superiores del sedimento, en zona reductora. Debido a que sus desarrollos verticales alcanzan 2-5 m, no ocurren en secuencias de poco espesor. La formación de las concreciones ocurre en momentos tempranos, poco tiempo después del emplazamiento de los sedimentos (unos pocos miles de años) y relativamente cerca de la superficie del fondo oceánico, a débil profundidad de enterramiento (inferior a 10 m), cuando el resto del sedimento aún no está consolidado. Los Paramoudras adoptan formas variadas: esféricas, cilíndricas y en masas conjugadas o anastomosadas; con desarrollos observados verticales del orden de 2 m y subhorizontales u oblicuos de hasta 5-8 m; a menudo presentan ramificaciones, gemaciones y anastomosis que sugieren fases sucesivas de concrecionamiento, simultáneas o muy próximas en el tiempo. Las características ecológicas del medio, en una zona abisal sometida a descargas consecutivas de turbiditas arenosas, son considerablemente adversas.

## LOS FONDOS OCEANICOS Y EL AMBIENTE ABISAL

La forma que presenta el suelo de los océanos ha permitido dividirlo en tres regiones: la plataforma continental, el talud y la región abisal.

La plataforma continental es el sector más plano que continúa el relieve del continente en suave pendiente hasta unos 150 a 200 m de profundidad. En ella, el espesor de sedimentos no consolidados varía entre 1 y 300 m, excepto en algunas zonas muy particulares. La zona litoral ocupa los primeros metros de la plataforma y está definida por las pleamares y bajamares extremas. La zona sublitoral se extiende desde el límite de las mareas más bajas hasta el borde de la plataforma.

Por debajo desciende el talud continental (llamado zona batial hasta los 2.000 m), cuya pendiente es más acentuada, de entre 1:17 y 1:30, hasta alcanzar profundidades de 3.000 a 4.000 m. En el talud casi siempre aflora el zócalo de materiales terciarios o secundarios, sin recubrimiento alguno de sedimentos recientes. La ausencia de cobertura no es debida al mayor alejamiento de la costa, sino sencillamente a que, debido a la pendiente, los materiales no pueden acumularse y deslizan hacia abajo generando deslizamientos (slumps) y corrientes de turbidez. Es decir, los materiales que llegan hasta la terminación de la plataforma continental son arrastrados a lo largo del talud por las corrientes de turbidez (ver para Jaizkibel: GALAN et al, 2007).

El borde continental, al pie del talud, forma el límite del continente y su enlace con los grandes fondos oceánicos. Desde un punto de vista morfológico es difícil definirlo ya que unas veces se presenta como un surco muy profundo, que limita bruscamente el talud, y otras como un glacis poco inclinado que lo continúa y enlaza con las llanuras abisales.

En realidad, el margen continental es el límite y enlace entre los continentes y los océanos. La terminación externa del continente no es de naturaleza morfológica, sino estructural, y no queda por tanto definida por un determinado relieve, sino por una serie de caracteres estructurales. Si se considera la discontinuidad de Mohorovicic o "Moho" como límite entre la corteza y el manto terrestre, el borde continental queda señalado por una brusca disminución del espesor de la corteza (la Moho se sitúa a 30-40 km de profundidad en las áreas continentales y a 10-13 km en las zonas oceánicas abisales). Ello es debido a que esta zona constituye a grandes rasgos el límite entre las áreas de corteza continental y corteza oceánica, y ello hace que sea imposible caracterizarla mediante datos exclusivamente morfológicos y batimétricos.

El borde continental, cualquiera que sea su perfil, es el lugar donde se acumulan todos los materiales arrastrados por las corrientes que barren el talud. El volumen de sedimentos acumulados es siempre considerable, alcanzando espesores de más de 5.000 m de depósitos no consolidados.

A esta unidad le siguen los fondos oceánicos abisales, con grandes llanuras abisales y plataformas pelágicas, de las que destacan relieves salientes (las grandes dorsales oceánicas, macizos y montañas submarinas) y deprimidos (fosas, fallas y cañones centro-oceánicos). En general las llanuras se caracterizan por su forma plana (pendiente menor de 1:1.000) y por ser la continuidad del borde continental, tanto si este tiene forma de glacis como de surco. Su regularidad es debida a que en ellas el zócalo submarino está recubierto por sedimentos detríticos finos que desbordan del continente. El espesor de esta capa de sedimentos recientes oscila entre 1.000 y 2.000 m, es más potente en contacto con el continente y disminuye al alejarse del mismo hasta llegar a desaparecer. Es precisamente la falta de cobertura sedimentaria lo que señala el tránsito de las llanuras abisales a las plataformas pelágicas. En éstas la cobertura de sedimentos recientes es prácticamente nula, destacando las irregularidades del zócalo, cuyo relieve no está enmascarado. La sedimentación ocurre a un ritmo lentísimo y prácticamente todos los materiales son de origen orgánico o bien finísimas partículas de arcillas transportadas en suspensión. Las prospecciones sísmicas muestran que la capa de sedimentos consolidados es también muy poco importante, entre 0,1 y 1 km. Ello es debido a que continuamente está formándose nueva corteza oceánica, a partir de las dorsales, y destruyéndose la antigua en las zonas de subducción; con la consiguiente expansión de los suelos oceánicos (en algunas áreas) y deriva de los continentes, según confirma la moderna tectónica de placas.

La mayor parte de los océanos está por lo tanto a profundidades abisales, alcanzando 11.700 m en la Fosa de las Marianas, en el Pacífico. La cartografía hoy disponible de las áreas cubiertas por los sedimentos marinos muestra que la mayor parte de los mismos (más del 90% de la superficie del fondo de los océanos) comprende lodos calcáreos, arcillas rojas, lodo de radiolarios y lodo de diatomeas, mientras que los depósitos terrígenos abarcan menos del 10% de la superficie, quedando estos localizados sobre la plataforma y en los márgenes continentales o muy cerca de ellos.

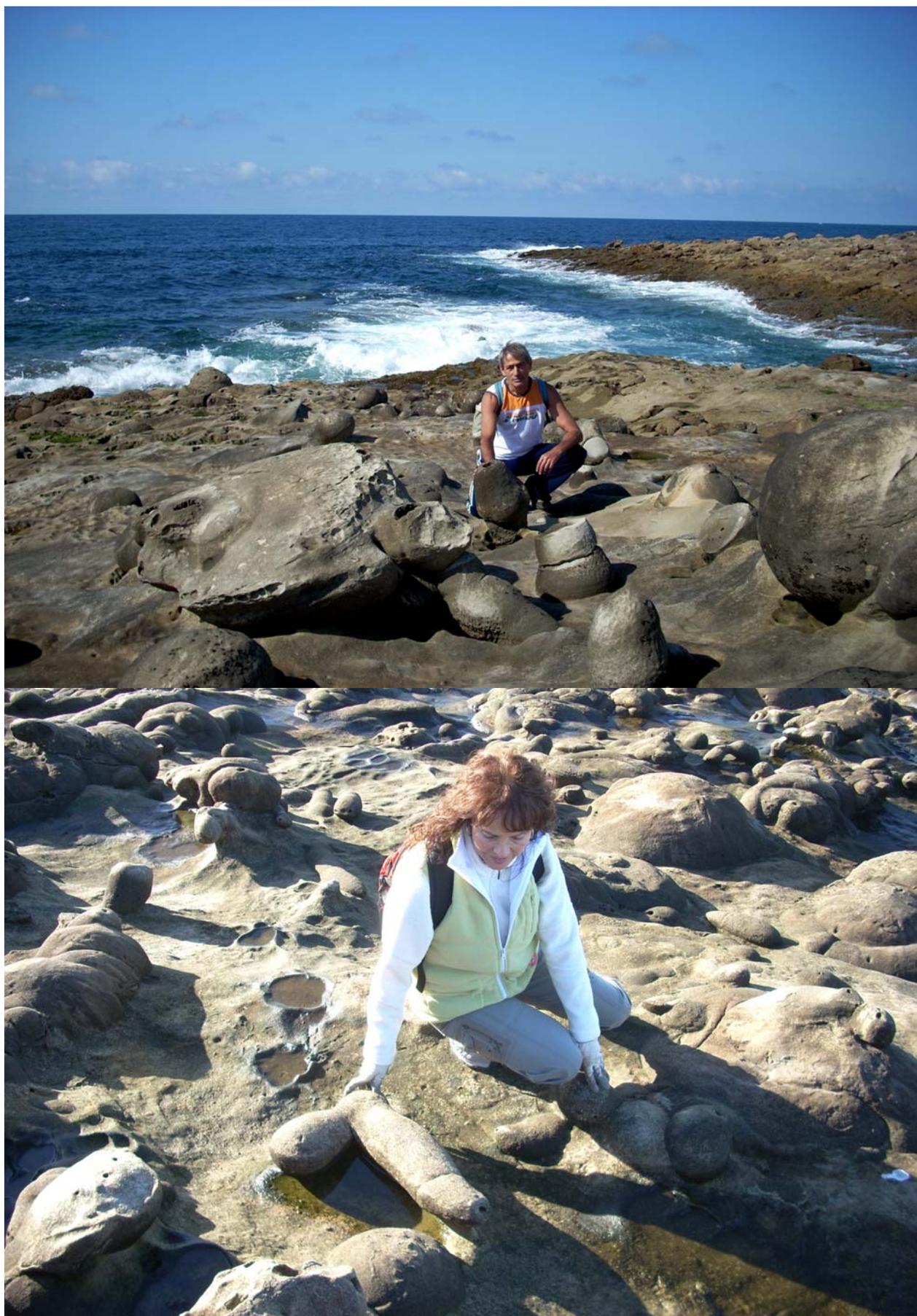
Desde la región litoral hasta las mayores profundidades, el piso del océano está habitado por organismos que viven sobre él o se entierran dentro de los sedimentos. Estos organismos forman el bentos.

En términos generales, los organismos marinos suelen separarse en dos grandes grupos: bentos y plancton. Los organismos planctónicos flotan o nadan en las aguas y los bentónicos viven sobre el fondo. La separación no es absoluta, ya que un gran número de organismos del bentos llevan una existencia planctónica durante sus fases larvarias.

Atendiendo a sus relaciones con el sustrato, se acostumbra a separar el bentos entre epifauna, la cual vive posada sobre el sustrato o adherida a él, y la infauna, la cual comprende organismos que perforan el sustrato y se entierran en él. El sustrato puede ser duro (rocas, corales) o blando (fondos arenosos y fangosos), y se extiende con comunidades características desde la zona litoral a la abisal. La mayor diversidad de organismos se presenta en los arrecifes de coral, los cuales se presentan en muchas costas tropicales formando densas comunidades de corales en la zona sublitoral. Los arrecifes ocupan un cinturón alrededor del globo, entre los trópicos de Cáncer y de Capricornio, en el lado E de los continentes, hasta aproximadamente 30 m de profundidad. A efectos de diversidad, los arrecifes de coral son el equivalente en el mar de las selvas tropicales en tierra



Paramoudras verticales de hasta 1,5 á 2 m, con terminaciones semiesféricas. Arriba, con ramificación en Y. Abajo, desarrollo simple. Nótese los orificios, con perforaciones a lo largo de sus ejes axiales.



Paramoudras en forma de ánforas y espongiiformes simples (arriba) y de formas cilíndricas, con ramificaciones (debajo), además de múltiples formas esféricas o semiesféricas.

firme. Otras comunidades diversas incluyen a las de los fondos litorales y sublitorales rocosos, praderas de fanerógamas marinas, y comunidades de los manglares.

Pero a medida que aumenta la profundidad, la diversidad del bentos disminuye. Desde un punto de vista biológico, se puede decir que el ambiente abisal comienza en el borde continental, a unos 200 m de profundidad, el cual marca el límite de deposición de los fangos de origen terrestre. En el talud continental la oscuridad es completa y la fauna comienza a adquirir su carácter abisal, aunque se mantiene la denominación de región abisal para las profundidades mayores de 2.000 m.

La uniformidad del ambiente en la región abisal es mayor que en cualquier otra región del océano. El agua es fría y de temperatura uniforme, con escasa circulación, sin luz solar y el fondo está cubierto de sedimentos finos sobre extensas zonas. La ausencia de barreras ambientales determina una fauna homogénea que se extiende sobre vastas regiones (HESSE et al, 1951). Muchas especies de animales bentónicos abisales tienen amplia distribución; pero no faltan los que muestran distribuciones restringidas en regiones del océano donde no existen barreras. Así, de las 213 especies de poliquetos que se conocen de aguas a más de 2.000 m, solamente 19 ocurren en dos o tres océanos y 10 de ellas pueden considerarse cosmopolitas (RODRIGUEZ, 1967). Se ha sugerido que la distribución restringida de muchos organismos abisales, a nivel específico, se debe a la supresión de una vida larval libre en muchos de ellos (MARSHALL, 1954).

Los principales factores ambientales que determinan la distribución y las adaptaciones morfológicas de los organismos del bentos abisal son los siguientes (CENDRERO et al, 1971; MARGALEF, 1967; RODRIGUEZ, 1967):

(1) *Sedimentos*. Grandes extensiones del fondo del océano, a menos de 4.000 m de profundidad, están cubiertas por restos de organismos del plancton provenientes de las aguas superficiales. Las conchas de moluscos pterópodos y los esqueletos de foraminíferos como *Globigerina* son calcáreos, mientras que los restos de diatomeas y radiolarios son silíceos. A profundidades mayores de 4.000 m la sílice y el calcio se redisuelven y el sedimento consiste en una arcilla roja (o de color castaño) producto de la actividad volcánica.

Como ha sido dicho el talud está prácticamente desprovisto de sedimentos, y es sobre el borde continental, al pie el talud, donde se acumulan numerosos sedimentos detríticos procedentes de la plataforma, particularmente en la desembocadura de los cañones submarinos que disectan el talud, generalmente perpendiculares a la costa. Los cañones en sí tienen perfiles longitudinales y transversales abruptos, donde aparece desnudo el zócalo rocoso; su fondo tiene en ocasiones una capa de sedimentos de 10 a 15 m, casi siempre gravas angulosas de origen continental, que llegan a profundidades de hasta 2.000 m. Los sedimentos que se derraman desde los cañones forman a su salida grandes abanicos de deyección, producidos por las corrientes de turbidez. Sus partes distales se extienden hasta las llanuras abisales cubriendo grandes extensiones. Nótese que las turbiditas arenosas emplazadas en la región abisal, como las de la Formación Jaizkibel, ocupan áreas muy restringidas de los fondos oceánicos, comparativamente con otros sedimentos, y la mayor parte de la región abisal está desprovista de ellas.

(2) *Presión*. La presión hidrostática es igual al peso de la columna de agua y, por lo tanto, una función de la profundidad; por cada 10 m de profundidad la presión aumenta una atmósfera. En las zonas abisales las presiones superan las 4.000 atmósferas. Es obvio que algunos animales son capaces de resistir estas presiones por cuanto viven allí. La presión tiene un importante efecto fisiológico. Algunas actinias sobreviven a presiones de 500 atmósferas por una hora, pero mueren después de cuatro horas bajo esta presión, mientras que *Phalcosoma* puede sobrevivir varias horas a 500 atmósferas. En los animales en los cuales se ha estudiado el efecto de la presión se ha encontrado que la resistencia va de 200 atmósferas (peces y camarones) a 600 (actinias). Por otra parte, los diferentes tejidos tienen distinta resistencia, siendo el nervioso el más sensible. Al parecer, la presión tiene efectos sobre el metabolismo de los azúcares e interfiere con procesos conectados con la duplicación de las moléculas de proteínas. Si los organismos litorales no pueden soportar presiones mayores de 600 atmósferas, los que viven en profundidades mayores deben tener adaptaciones fisiológicas especiales, en su mayor parte desconocidas hasta el presente.

(3) *Luz*. Casi toda la energía que recibe la superficie de la Tierra procede del Sol. Al llegar a la superficie del agua una parte de la radiación es reflejada; otra parte penetra en el agua. A medida que la atraviesa, la radiación pierde intensidad: en parte es absorbida realmente por las moléculas del líquido; en parte se dispersa transversalmente o se difunde al chocar con las moléculas. De modo general se habla de una *extinción* de la luz con la profundidad, que reúne la absorción y la difusión, para las distintas longitudes de onda.

En los océanos, tanto los efectos ecológicos de la luz, como su misma definición, no son más que una consecuencia de la fuerte absorción de las radiaciones de determinadas longitudes de onda, procedentes de las emisiones solares, por parte de varios compuestos orgánicos, principalmente de dos grupos de ellos: las clorofilas y los carotinoides. Estas sustancias absorben las radiaciones que llamamos luminosas y las convierten en energía química. La energía absorbida por las moléculas de clorofila se utiliza mediatamente en la reducción de compuestos de carbono (fotosíntesis). La energía absorbida por los carotinoides se utiliza de manera más diversa, de modo indirecto en la fotosíntesis, en fenómenos bioquímicos ligados a la reproducción, y es la base de la percepción de la luz, cuya acción descompone un compuesto lábil de proteína (opsina) y carotinoides (aldehído de vitamina A). Adicionalmente existen otros compuestos pigmentados (como: pteridinas, ficobilinas y hematinas) que participan en los sistemas orgánicos en reacciones fotoquímicas.

Debido a que la extinción de la luz varía según las longitudes de onda, la calidad de la luz se modifica con la profundidad en el agua de mar. Primero desaparecen el rojo y el amarillo, de forma que a grandes profundidades sólo queda un azul o azul verdoso. Aunque pueden impresionarse placas fotográficas expuestas a 1.000 m de profundidad, la visión deja ya de ser

posible desde mucho más arriba. En Oceanografía se utiliza el disco de Secchi (un disco blanco de 30 cm de diámetro que se sumerge en el agua hasta que deja de ser visible desde la superficie); se acepta que el coeficiente de extinción global es igual a 1,7 dividido por la profundidad en metros a que deja de verse el disco y que dicho nivel corresponde a una intensidad luminosa igual al 18% de la superficial. La extinción (o la transparencia) del agua depende también de las sustancias disueltas y de las partículas sólidas en suspensión, que pueden reducir la transparencia considerablemente. En buceo aproximadamente a los 100 m de profundidad la oscuridad es muy acentuada, y sólo se aprecia una débil luminosidad en la vecindad del fondo debida a la radiación reflejada. Para efectos ecológicos sólo tienen importancia los valores límites para la sensación óptica de los animales y la asimilación de las plantas, y no las débiles intensidades luminosas que alcanzan grandes profundidades. A 400 m desaparece completamente la luz para aquellos efectos. Por tanto, las regiones abisales poseen una oscuridad extrema, prácticamente absoluta. Muchos de los organismos abisales tienen ojos reducidos y han perdido la capacidad de visión. No obstante, hay ejemplos de otros que poseen bioluminiscencia en forma de fotóforos o de fluidos luminiscentes que expulsan. Los coloridos más usuales en las grandes profundidades marinas son uniformes, oscuros y, en algunos casos, rojos, que para el caso equivale al negro, dada la ausencia de radiaciones rojas.

(4) *Temperatura*. La región abisal es una zona típica de agua fría, con temperaturas de 4°C para profundidades de 1.500 m y valores cercanos a los 0°C en las zonas más profundas. Las corrientes profundas, su salinidad, las barreras geográficas y la latitud hacen que las aguas de igual profundidad no tengan igual temperatura. Por ejemplo, al N del reborde Thompson, en el Atlántico, la temperatura a 1.100 m es de -0,41°C, mientras al S del mismo, a igual profundidad, es de 6°C. En general, en las regiones abisales las temperaturas son muy constantes, inferiores a 4°C, y la vida animal bajo tales condiciones se ve considerablemente limitada y requiere de adaptaciones en consonancia, muy diferentes de los requerimientos del bentos en la región sublitoral.

(5) *Oxígeno*. Aunque generalmente el agua del fondo contiene suficiente oxígeno para mantener alguna vida animal, su concentración decrece con la profundidad. En ciertas fosas profundas puede llegar a cero, siendo estos fondos abióticos. Por ejemplo, la Fosa de Cariaco (en Venezuela) es una cubeta cerrada, en la cual, a partir del umbral de los 375 m desaparece el oxígeno y, por lo tanto, el fondo a 1.400 m de profundidad no puede sostener ninguna clase de vida animal o de bacterias aeróbicas.

(6) *Alimento*. Los animales que viven en los fondos profundos dependen para su alimento de las siguientes fuentes: a) plancton y materia orgánica que llueve constantemente de los niveles superiores y se acumula en el sedimento; b) bacterias que viven en el sedimento en gran número (varios millones de bacterias por gramo en los centímetros superiores); c) otros animales, en el caso de formas de hábitos alimentarios predadores. En este último caso debe haber suficiente cantidad de presas para sostener el nivel trófico de los predadores, lo que no siempre ocurre. La mayor abundancia de vida en aguas cercanas a las costas determina que la cantidad de materia orgánica que se hunde al fondo en zona sublitoral sea mayor que la que llueve sobre fondos alejados de tierra firme y esto determina una mayor abundancia de vida sobre la plataforma continental. Los organismos del bentos abisal son fundamentalmente micrófagos (filtradores y detritívoros). Los sedimentívoros en realidad se alimentan, no del sedimento, sino de las bacterias y materia orgánica que recubre a las partículas inorgánicas. Si la biomasa de estos niveles es elevada, puede entonces establecerse un nivel de predadores.

Las adaptaciones que requieren los animales para vivir en un medio abisal, donde la oscuridad es total y el ambiente relativamente constante, sometido a altas presiones, bajas temperaturas, bajas concentraciones de oxígeno, y escasez de alimento (mayoritariamente bajo la forma de una lluvia de detritos provenientes de los niveles superiores), hacen de ellos seres especializados. Estos seres poseen adaptaciones fisiológicas para desenvolverse en un medio severo y adverso, y son, por consiguiente, auténticos extremófilos. Aunque muchas familias y taxa superiores de organismos marinos tienen representantes bentónicos en el medio abisal, a nivel genérico y específico difieren considerablemente de los taxa de ambientes de aguas someras y sublitorales. Veremos a continuación los grupos mejor representados.

## EL BENTOS ABISAL

Los factores ambientales descritos hacen esperar una fauna especial, adaptada a ellos. Enumeraremos en primer lugar el conjunto de invertebrados reportado para el bentos abisal (sólo se incluye macrofauna). Pero existe además una interesante representación de microfauna, protozoos y bacterias, en diferentes ambientes, que no es tratada aquí. Posteriormente, serán discriminados los organismos de la infauna y, de modo especial, los excavadores y constructores de tubos que profundizan en el sedimento. De los grupos menos conocidos serán dados algunos datos comprensivos.

(1) Las esponjas o poríferos poseen diversos representantes abisales. Los más frecuentes son las esponjas silíceas de la familia de las hexantínidas, que se anclan en el sedimento por largas tiras formadas de espículas silíceas. Su esqueleto está formado por una red intrincada de estas espículas; miden 10 á 30 cm de alto o algunas veces hasta 1 m.

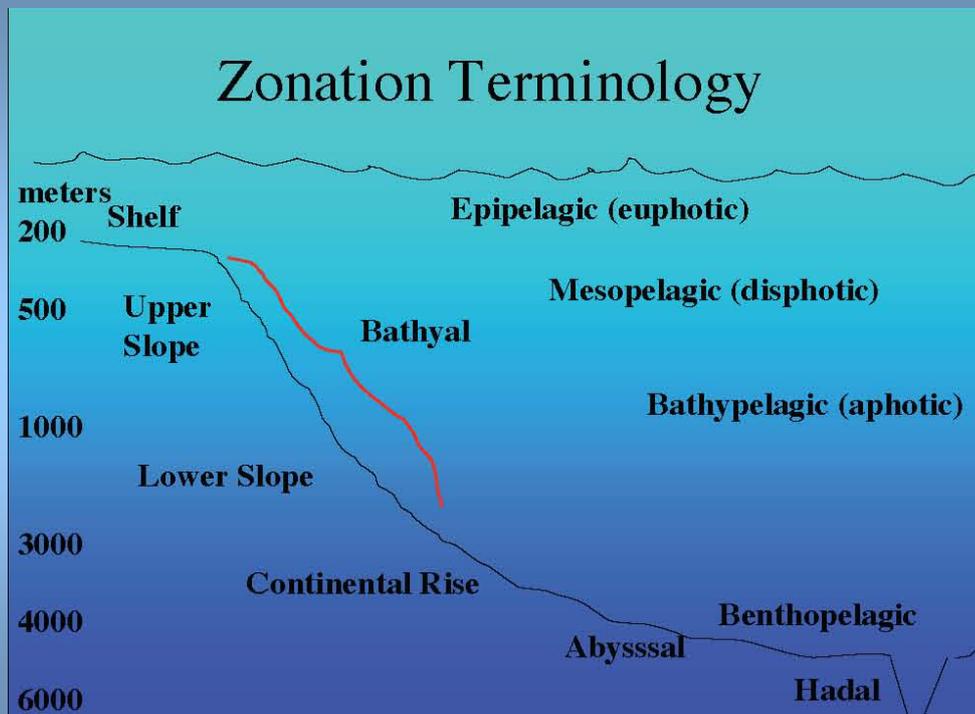
(2) El phylum de los celentéreos o cnidarios está bien representado y comprende muy diversos antozoos, entre éstos: alcionarios (corales blandos), pennatuláceos (plumas de mar), actiniarios (actinias o anémonas), y madreporarios (corales constructores de arrecifes). En el medio abisal son particularmente comunes los antozoos pennatuláceos, los cuales poseen a



Diversos ejemplos de fauna del bentos abisal: (1) Un holoturoideo, descansa al lado de la huella (trail) de otro individuo. Nótese que la arena/arcilla es más brillante en el trail; el color más oscuro del sedimento es debido a la materia orgánica. (2) *Ophiomuseum lymani*, ofiuroideo que se alimenta de materia orgánica del sedimento. (3) Xenophyophoro (protozoo gigante, de 8 cm), a 2.000 m de profundidad. (4) Un bivalvo *Limadae*, de 4 cm. (5) Pólipos de pluma de mar *Umbellula*, filtradores. (6) Esponja de Venus *Euplectella*, con malla interna. (7) Otra delicada esponja, indeterminada. (8) Esponja *Euplectella*; con frecuencia filtra larvas de camarones que pueden quedar en su interior cuando crecen. Nótese en esta imagen y en la 6, pequeños tubos blancos de poliquetos, que afloran del sedimento. Las imágenes fueron tomadas entre 1.000 y 2.500 m de profundidad por el sumergible Ropos, en The Gully, gran cañón del talud atlántico canadiense (Fuente: DFO, 2008).

**Los poliquetos frecuentemente comprenden más de la mitad de la macrofauna del bentos abisal**

Localidad	Profundidad (m)	Sustrato	% Poliquetos	Dominante
N Carolina Talud 1	850	34% arena	43	Scalebregmatidae
N Carolina Talud 2	-	20% arena	74	Chrysopetalidae
N Carolina Talud 3	-	31% arena	66	Dorvilleidae
Horizon Guyot	1840	Arena Foraminif	47	Paraonidae
Santa Catalina Basin	1130	Lodo	77	Paraonidae
Central Pacific Seamount	1480 - 3150	Lodo Calcáreo	67	Cirratulidae
Fosa de San Diego	1230	Lodo	76	
Fosa de Rockall	2200	¿?	59	
HEBBLE	4820	90% arcilla	67	Ampharetidae
Porcupine Abyssal Plain	> 4500		35	Spionidae
Central North Pacific	5500	Arcilla roja	55	
Fosa Aleutianas	7298		49	



Abundancia de poliquetos en el bentos abisal y terminología más usual de zonación de ambientes marinos. Nótese que la separación entre la región abisal y la batial corresponde al inicio del margen continental, al pie del talud, aproximadamente a 2000 m de profundidad. La tabla superior es un resumen de muestreos, de distintas fuentes (by: NOAA - National Oceanic and Atmospheric Administration. 2005 Ocean Explorer Webmaster).

menudo una viva luminiscencia. Sus colonias, libres, están sostenidas por un pedúnculo que se hinca en el fango del fondo y se continúa por un raquis que sostiene las porciones en donde se hallan implantados los pólipos.

(3) Algunos raros corales alcionarios y madreporarios se encuentran eventualmente en ambientes abisales, formando parte de la epifauna. Entre ellos, alcionarios o corales blandos y cespitosos, y también luminiscentes, que albergan moluscos y equinodermos entre sus ramas, y corales madreporarios coloniales y solitarios, comunes en el talud continental, que sirven de base para la fijación de esponjas, alcionarios, cirrípedos y pelecípodos.

(4) Las anémonas llegan hasta las mayores profundidades, como lo demuestran ejemplares colectados en la fosa de las Filipinas a 10.000 m, y a veces son la forma de vida más abundante en ciertas regiones; las anémonas pueden anclarse en el fango por un bulbo basal o fijarse a nódulos de manganeso, corales y tubos de poliquetos.

(5) Los nemertinos o rhyncocelos constituyen un phylum de gusanos marinos, muy elongados, de hábitos predadores, que con frecuencia viven enterrados en el fango y la arena, o entre rocas del fondo, existiendo especies nadadoras. Algunos de ellos se encuentran en fondos abisales.

(6) Los poliquetos constituyen una clase, con representantes preferentemente marinos (aunque existen especies de agua dulce), incluida en el phylum de los anélidos. Aunque hay formas de vida libre o nadadora, que recuerdan a los ciempiés, la mayoría de los poliquetos de aguas profundas son tubícolas y viven en tubos que construyen sobre o enfeudados en el sedimento, y cuya constitución es muy variada. Utilizan para construir sus tubos múltiples materiales y sustancias elaboradas o segregadas por ellos mismos. Sus tubos pueden contener espículas de esponjas, conchas de pterópodos, granos de arena que aglutinan con un órgano especial, pueden construir tubos de caliza, quitina, sustancias semejantes al pergamino, otras gelatinosas, o excavan galerías en materiales blandos, a las que dan consistencia con el mucus que elaboran, o en otros duros, como rocas, maderas y caparzones de moluscos. La diversidad de familias es alta, estando bien representados las siguientes: *Sabellidae*, *Serpulidae*, *Scalebrigmatidae*, *Chrysopetalidae*, *Dorvilleidae*, *Paraonidae*, *Cirratulidae*, *Ampharetidae*, *Spionidae*, *Terebelidae*, *Arenicolidae*; algunos de ellos han sido colectados hasta 10.150 m de profundidad.

(7) Otros grupos menos conocidos, de morfologías curiosas y algo similares, comprenden a los equiúridos o equiuroides (Echiurida), sipunculídeos (Sipunculida), y priapúlidos (Priapulida), todos ellos phylums independientes y con representantes en fondos blandos abisales. El primero de estos grupos, los equiuroides, puede presentar forma de salchicha o bien vermiforme. Su talla también es muy variable y oscila entre 3 mm y 1,85 m de longitud. El cuerpo de estos animales, carente de ojos, posee una probóscide o trompa, con la boca en el centro, y son micrófagos que se nutren de pequeñas partículas orgánicas que encuentran en el fango, por lo que necesitan ingerir grandes cantidades del mismo, que expulsan por el ano, situado en el extremo posterior. Algunos son tubícolas y construyen galerías poco consistentes en el fango. Han sido hallados hasta profundidades de 9.000 m. Los más conocidos son los equiuros, que miden de 10 a 30 cm y viven en galerías de hasta 1 m que excavan en el fango o en arenas fangosas, entre ellos el equiuro de los abismos *Echiurus abyssalis*.

(8) Los sipunculídeos (Sipunculida) son animales marinos de aspecto vermiforme, aunque también adoptan formas cilíndricas, de saco, y piriformes. Su tamaño oscila entre 1 y 50 cm. Cualquiera sea su forma, su cuerpo está dividido en una parte anterior, el introverso, y el tronco. El introverso puede invaginarse y enrollarse en espiral, lo que lo diferencia claramente de una probóscide. En el extremo anterior del introverso se abre la boca, rodeada de una corona de tentáculos. Habitan bajo o entre las rocas y excavan también galerías en el fango, pero sin formar tubos. No obstante a menudo utilizan como morada permanente tubos abandonados de poliquetos, corales o caparzones de moluscos. El ano se abre en la parte anterior del cuerpo, lo que les permite eliminar los desechos sin abandonar por ello las guaridas en que se alojan. Son animales muy longevos, cuya duración media de vida alcanza unos 25 años. Son cosmopolitas y algunas especies han sido halladas en lodos a 4.000 m de profundidad.

(9) Los priapúlidos. Son pobladores habituales de los mares fríos, tanto en el Ártico como en el Antártico, y se los encuentra desde las regiones costeras hasta profundidades de 5.680 m. El grupo, exclusivamente marino, contiene apenas una docena de especies, de mediano tamaño, 10 cm de longitud como máximo y unos 3 cm por término medio, pero no son infrecuentes ejemplares de apenas 6 mm. Tienen forma vermiforme y como el nombre del grupo indica, con aspecto de falo. El cuerpo está dividido en dos porciones: la anterior o introverso, recubierto de series longitudinales de papilas, provistas de espinas o ganchos, y la posterior o tronco, con estrías circulares, el cual termina en uno o dos apéndices caudales de función respiratoria. La boca se abre en el extremo anterior del introverso, rodeada de espinas o ganchos. El introverso interviene en la captura de los alimentos y en el desplazamiento de estos seres, mediante la invaginación y posterior extensión del mismo. Viven en fondos de fango o fango-arenosos, enterrados en madrigueras cortas que excavan con ayuda del introverso, dejando sólo fuera la prolongación caudal, para respirar. Su alimentación es micrófaga. *Priapulus abyssorum* es una especie abisal.

(10) Los picnogónidos o pantópodos constituyen un phylum de artrópodos marinos, poco numeroso, interesante por su morfología y constitución anatómica, ya que poseen patas articuladas larguísimas, de hasta 20 cm, desproporcionadas con respecto al exiguo tamaño de su cuerpo. Son comunes, alcanzando algunas tallas relativamente gigantescas, como *Colossendeis colossea*, que mide hasta 60 cm de largo. El grupo incluye especies abisales que se alimentan de medusas, alcionarios, anémonas y esponjas.

(11) Los crustáceos están representados por cirrípedos, cumáceos, isópodos, anfípodos y decápodos. Los cirrípedos, especialmente de los géneros *Scalpellum* y *Verruca*, son comunes sobre el talud continental y sobre el escaso sustrato sólido que puede conseguirse a grandes profundidades. Muchos decápodos tienen ojos degenerados y posiblemente son ciegos.

(12) Los moluscos están representados por escafópodos (*Dentalium*, *Cadulus*) generalmente en aguas de menos de 3.000 m, pelecípodos o lamelibranquios, y gasterópodos; en este último grupo una de las formas más curiosas es *Neopilina*, un "fósil viviente" colectado por el "Galathea" en 1952, y perteneciente a una clase que se creía extinta desde comienzos del Paleozoico, hace 400 millones de años. Los pelecípodos y gasterópodos comprenden muchas especies que excavan y se entierran en sedimentos blandos.

(13) Los braquiópodos o falsos moluscos, viven generalmente a cierta profundidad, donde se fijan a las rocas, corales y otros objetos. Su aspecto recuerda al de los lamelibranquios, ya que su cuerpo está encerrado entre dos valvas, desiguales. Una de ellas está perforada y puede prolongarse en un pedúnculo con los que el animal se fija. En la clase Ecardines hay ejemplos que poseen pedúnculos tubulares largos, quitinoides, que se entierran completamente en el fango.

(14) Los equinodermos, muy abundantes, están representados por crinoideos pedunculados hasta profundidades de 8.300 m, holoturias muy comunes en ciertas regiones y dragadas a veces hasta 6.600 m, equinoideos hasta más de 9.000 m, asteroideos a 7.630 m y ofiuroides hasta 6.600 m. Muchos equinoideos (erizos y galletas de mar) viven en la arena y el fango, donde se entierran con gran facilidad, o excavan oquedades en la roca, pero no incluyen especies constructoras de tubos. Sólo los erizos corazones (*Spatangus* y *Echinocardium*) viven enterrados en los arenales fangosos, de la zona de mareas, a 15-25 cm de profundidad, en un hueco que comunica con la superficie por una galería oblicua, la cual no se desmorona por estar cementada por el moco que secreta y por estar sostenido, en la parte del techo, por algunas de las espinas.

(15) Un grupo muy interesante es el de los pogonóforos, que por sí mismo constituye un phylum zoológico independiente (Pogonophora o Vestimentifera) y que recuerda superficialmente a poliquetos tubícolas. Algunos de ellos, auténticos extremófilos, han sido hallados en torno a hot vents y alcanzan longitudes de 2 m. Construyen tubos apergaminados, cuyas porciones inferiores se hunden en el sustrato.

Adicionalmente, podría citarse también entre la macrofauna, un grupo de protozoos "gigantes", los Xenophyophoros. Estos organismos unicelulares, con forma de pomelos agujereados, alcanzan hasta 10 cm de talla, formando masas globosas que digieren materia orgánica detritica. Es también posible que estos protozoos gigantes puedan tomar materia orgánica disuelta, preñar sobre pequeños metazoos y cultivar bacterias (LEVIN & GOODAY, 1992). Localmente pueden ser abundantes sobre sustratos duros en la zona batial y también sobre distintos tipos de sustratos, incluyendo sedimentos finos, en zona abisal. En la zona batial de muchos montes submarinos, los Xenophyophoros pueden dominar la epifauna sobre sustrato blando, alcanzando densidades de hasta 18 individuos por m<sup>2</sup>, y sirviendo de habitat de soporte para pequeños isópodos, tanaidáceos, ofiuroides y nemátodos, contribuyendo de este modo a la heterogeneidad espacial a pequeña escala entre la epifauna y al mantenimiento de la diversidad de los montes submarinos (LEVIN & THOMAS, 1988).

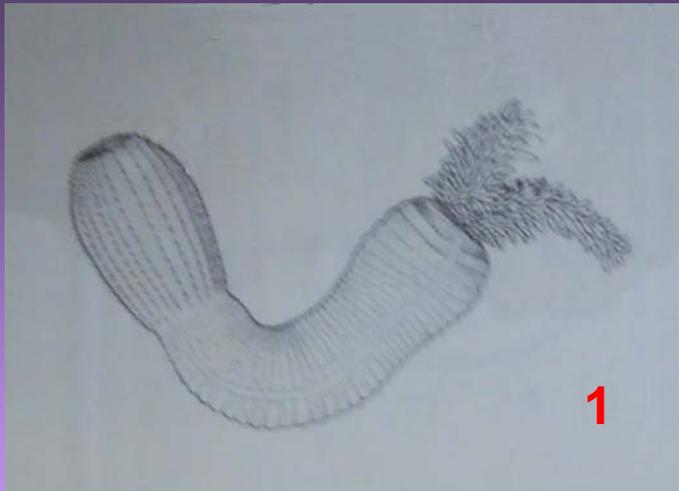
Como normalmente el sustrato sedimentario de los fondos abisales es muy blando, los organismos que viven sobre él necesitan afianzarse, lo que se logra por un agrandamiento de la superficie y distribución del peso en puntos separados, como sucede en los animales con patas. Los equinoideos adoptan una forma aplanada o discoidal, las holoturias una base amplia, los crustáceos y picnogónidos desarrollan patas muy largas y delgadas, con los artemos terminales pilosos para aumentar la superficie de sustentación.

De los grupos hasta aquí citados, muchos de ellos comprenden organismos de la epifauna, que viven posados sobre el sustrato o adheridos a él. De igual modo, buena parte de los organismos de la infauna no son constructores de tubos o galerías sólidas en el sustrato. Algunos que excavan en la parte superior de sustratos blandos, no dejan restos de sus tubos o galerías en arenas. Así, en relación a Paramoudras, debemos excluir a 1, 2, 3, 4, 8, 9, 10, 11, 12, 14. No obstante, restos no de tubos sino de caparzones o exoesqueletos de 11 y 12 (particularmente de decápodos y lamelibranquios) pueden alcanzar el biotopo de los Paramoudras y ser mineralizados como inclusiones. Al respecto, Luis VIERA (com. pers.) nos ha señalado que en el flysch litoral Eoceno de Gipuzkoa (y en todo el margen cantábrico) curiosamente no se encuentran fósiles de bivalvos ni de cangrejos (por demás comunes y abundantes en otras regiones). Ello sugiere que los restos de conchas y exoesqueletos carbonatados resultaron disueltos en las turbiditas, por su emplazamiento a profundidades abisales, por debajo de la lysoclina o de la profundidad de compensación de los carbonatos (KEMPE, 1981), y eventualmente en las concreciones podrían haberse preservado algunos restos.

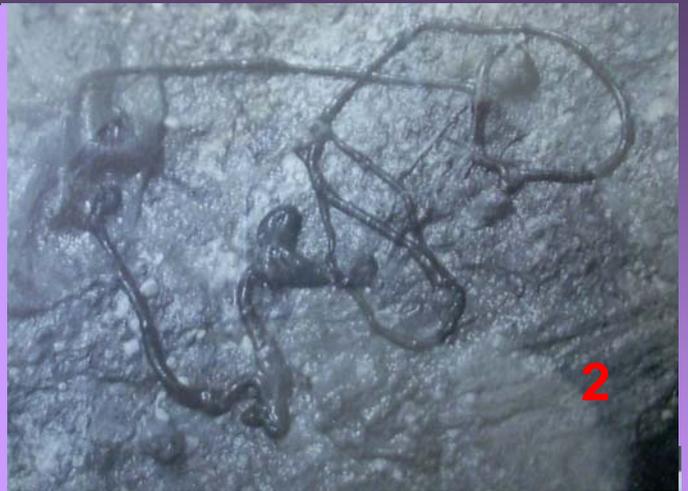
Los grupos que contienen hipotéticos candidatos para generar los tubos y concreciones que se observan en Paramoudras se restringen por consiguiente a 5, 6, 7, 13, y 15, es decir, a nemertinos, poliquetos, equiuroides, braquiópodos, y pogonóforos. Sin descartar que tal vez pudiera agregarse algún tipo de organismo hasta hoy desconocido o extinto. De los citados grupos, como más adelante detallaremos, poliquetos y pogonóforos son los más probables generadores de las trazas encontradas en Paramoudras.

## **DINAMICA DE LAS COMUNIDADES BENTONICAS**

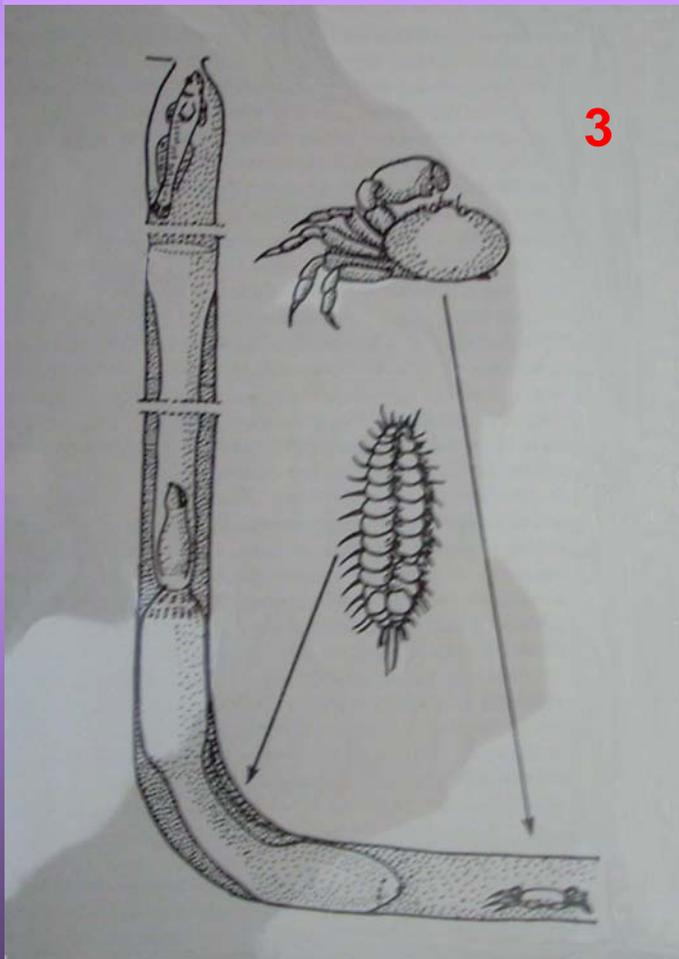
La mayoría de los animales adultos que habitan en el mar han pasado por fases larvarias planctónicas. Al final de la vida larval el organismo puede seguir suspendido en el agua (plancton) o se establece como adulto en el fondo (bentos). Pero casi todas las especies, llegado el momento de la reproducción, volverán a producir larvas flotantes que diseminarán la especie.



1



2



3



4

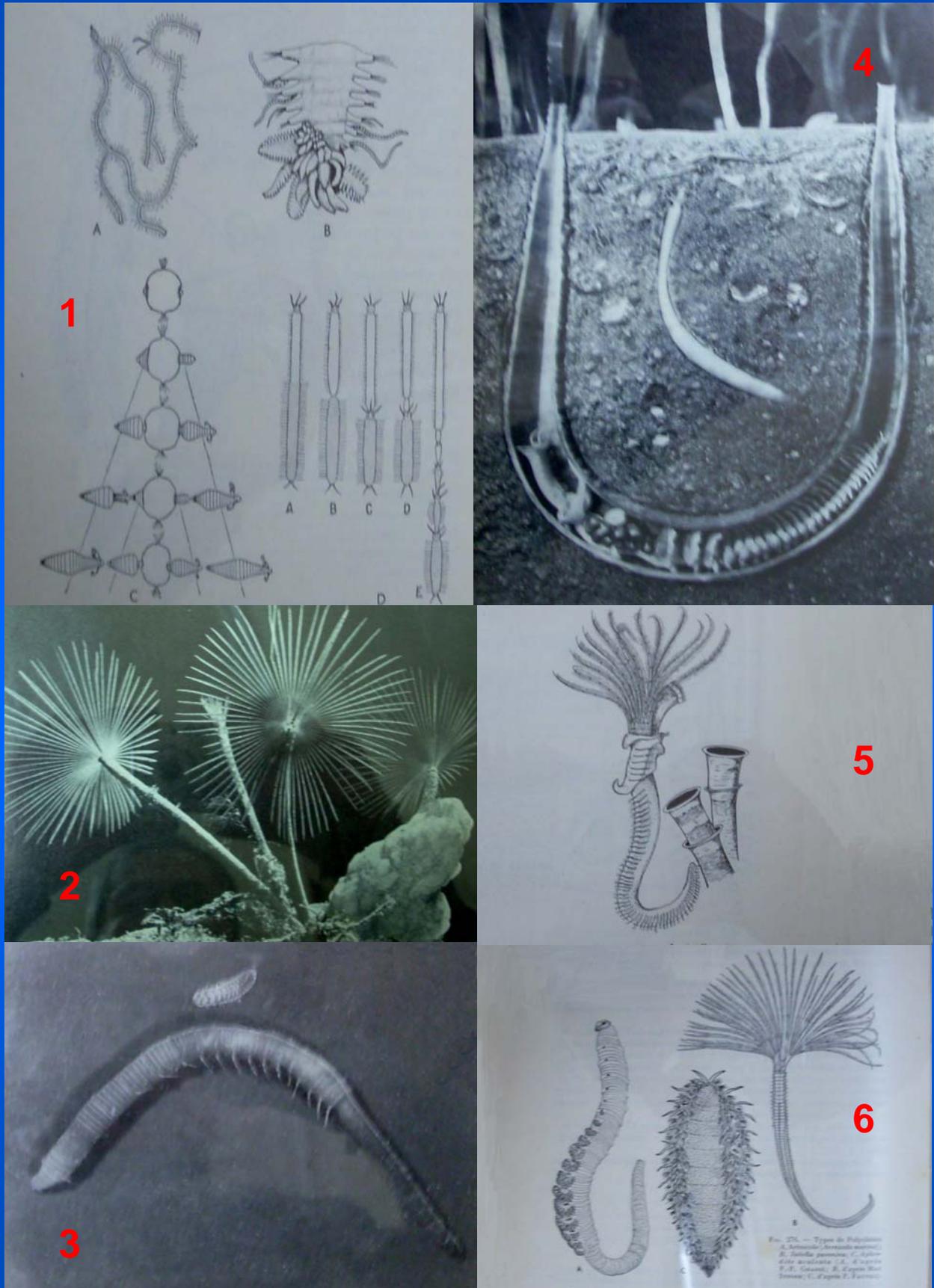


5



6

Infauna del bentos. (1) Priapulido *Priapululus (Priapuloides) bicaudatus*, con dos penachos caudales; en el extremo opuesto se abre la boca. (2) Nemertino *Lineus longissimus*. (3) Parte de una galería del equiúrdo *Urechis caupo*, de California, con varios comensales: el pez góbido *Clevelandia ios*, el poliqueto *Harmothoe advenor*, y el crustáceo decápodo *Scleroplax granulata*. (4) El equiúrdo *Urechis chilensis*. (5) Sipuncúlido *Dendrostomum*. (6) Sipuncúlido *Golffingia*. (Fuente: Cendrero et al, 1971; Margalef, 1967; Grassé et al, 1961).



Modos de reproducción asexual y tipos de Poliquetos. (1) Pasaje de la epitoquia a la esquizogamia. A y B, gemmiparidad: A, de *Syllis ramosa*, con estolones laterales; B, de *Trypanosyllis crosslandi*; extremidad posterior de un individuo gemando. C, esquizometameria de *Dodecaria caulleryi*. D, Pasaje de la epitoquia a la esquizogamia (A, epitoquia; B, C, esquizogamia simple; D, E, esquizogamia múltiple). (2) El sabélido *Sabella pavonina*. (3) *Arenicola marina*, con su pequeño comensal, el harmotoe o polinoe *Harmothoe lunulata*. (4) *Chaetopterus variopetalus*. La cabeza del Poliqueto está a la izquierda. Obsérvese los complicados parápodos, utilizados para provocar corrientes de agua a través del tubo. Entre los brazos del tubo en U se encuentra un sipuncúlido. (5) El serpúlido *Mercierella enigmatica*, con su tubo. (6) Tipos de poliquetos: A, arenicólido *Arenicola marina*; B, sabélido *Sabella pavonina*; C, *Aphrodite aculeata*. (Fuente: Cendrero et al, 1971; Grassé et al, 1961).

Esta peculiaridad hace que los organismos marinos tengan amplias áreas de distribución, mientras que los terrestres ocupan generalmente áreas más limitadas.

Las trazas halladas en los sedimentos pueden entenderse mejor cuando se comprende cómo se establece una comunidad bentónica y cuál es la dinámica y ciclo de vida de los organismos que la constituyen. Nos referiremos aquí a algunos de estos aspectos.

La mayoría de los invertebrados bentónicos se reproducen por larvas pelágicas. La duración de esta fase de su vida y su modo de alimentación son variables. En un primer grupo, el más común, las larvas son planctófagas y de larga vida; la mayoría se alimenta de nanoplancton, otras de microplancton y unas pocas son carnívoras. Estas larvas se originan en gran número, de huevos pequeños; la vida pelágica y su número las capacita para extenderse y establecer nuevas comunidades; pero como dependen enteramente de la producción de fitoplancton, los años de escasez pueden ser catastróficos para toda la población de larvas. La densidad de especies planctófagas presenta fluctuaciones de un año a otro, mientras las no planctófagas, con gran reserva en los huevos o de vida larval corta sólo presentan ligeras variaciones. La duración prolongada de la vida larval implica también una gran mortalidad por predación. Como las comunidades bentónicas son relativamente estables, sólo se requiere que dos larvas de cada pareja de adultos sobrevivan. Los organismos planctófagos producen gran número de huevos (p.ej. 500.000 en la langosta *Palinurus argus*); esto implica una gran pérdida de huevos y de larvas en estas especies.

Otro grupo lo forman las especies con larvas planctófagas de vida pelágica corta, cuyo tamaño suele aumentar desde que se avivan hasta que se fijan. Este ciclo de vida es también relativamente común.

Un tercer grupo está constituido por las larvas que se originan de huevos grandes, con mucho vitelo, lecitotróficas. No tienen medios de locomoción y no toman alimento del plancton, lo cual las independiza en grado mayor de las condiciones ambientales. La ocurrencia de este tipo de ciclo es más rara.

Por último están los grupos, mucho menos frecuentes, que pueden tener reproducción sexual y asexual dentro de una misma especie. En los poliquetos, actinias y esponjas ocurre esto. Lo cual constituye un factor importante para los animales de estos grupos, ya que así pueden competir con éxito, en grandes áreas marinas, con especies con un solo modo de reproducción. Es de especial importancia si una misma especie puede variar su modo de desarrollo, de pelágico a no pelágico, de planctófago a lecitotrófico, adaptándose a condiciones variables del ambiente. En los crustáceos, moluscos y equinodermos tales mecanismos no están desarrollados o son de poco valor (THORSON, 1960; RODRIGUEZ, 1967).

Los embriones de desarrollo no pelágico pueden alimentarse de varias formas. La mayoría de ellos procede de huevos grandes, con abundante vitelo, que les proporciona suficiente alimento para alcanzar la fase juvenil. En ciertos casos existen "huevos nodriza", es decir, se depositan varios huevos, de los cuales unos pocos se desarrollan hasta dar embriones y devoran al resto. Este tipo de desarrollo se encuentra en varios crinoideos, ofiuroideos, poliquetos y prosobranchios. Hay especies (p.ej. el gasterópodo *Thais haemostoma*) que se reproducen con huevos nodriza y larvas no pelágicas en unas localidades, y sin huevos nodriza y larvas pelágicas en otras.

El éxito de las larvas en hallar un lugar adecuado para fijarse influye también en la composición y cantidad de organismos en las comunidades bentónicas. Los problemas de fijación de las larvas han sido estudiados particularmente en los cirrípedos sésiles, poliquetos, mitílidos, ostreidos y organismos perforadores. Ofrecemos a continuación un resumen de cómo ocurren las cosas en los poliquetos.

En los poliquetos las gónadas proliferan hasta llenar casi completamente la cavidad del cuerpo. La fertilización es externa; este hábito está asociado en muchas formas bentónicas con el fenómeno de la enjambrazón, en el cual los individuos sexualmente maduros suben a la superficie, nadan vigorosamente, descargan sus gametas y vuelven a hundirse al fondo. Este hábito es una adaptación para asegurar la fertilización del mayor número posible de huevos. El huevo fertilizado da origen a la trocosfera, que es una larva no segmentada, con un anillo de cilios por encima de la boca, que le sirve para moverse en el agua. Durante la existencia pelágica comienza a segmentarse, la parte anterior desarrolla el prostomio del adulto y la parte posterior empieza a producir algunos anillos del tronco; entre ambas quedan rudimentos de la trocosfera con los cilios.

Ha sido demostrado que la larva es capaz de discriminar entre diferentes tipos de arena para hacer su metamorfosis y convertirse en adulto. Las larvas de poliquetos son atraídas preferentemente por aquellos sustratos donde hay individuos de su propia especie que producen metabolitos, los cuales actúan como agentes condicionantes. Las larvas son primero fotopositivas y luego se vuelven fotonegativas; si el sustrato no es adecuado puede posponerse la metamorfosis hasta que encuentra otro mejor. Ciertos sustratos parecen ser atractivos, mientras otros son repelentes, no produciéndose la metamorfosis en ellos. El tamaño de los granos es un factor decisivo, siendo escogido sólo el sustrato cuyos granos tienen un tamaño adecuado para que el adulto pueda perforar sus túneles y construir sus tubos en él. Pero además de la granulometría, otro importante factor para inducir la metamorfosis (comprobado p.ej. en larvas del poliqueto *Ophelia bicornis*) es la presencia sobre los granos de microorganismos vivos, tal como bacterias, en cantidad suficiente pero no excesiva. Este hecho está a su vez relacionado con los requerimientos nutritivos de los poliquetos, especialmente en aquellas especies que tragan parte del sedimento para extraerle la materia orgánica que pueda contener. Entre los granos de arena vive una abundante microfauna intersticial formada principalmente por nemátodos y copépodos, cuya fuente de alimentación consiste principalmente en bacterias, protozoos y sus subproductos.

Por lo menos en tres docenas de especies de poliquetos se han descrito ciclos reproductivos anuales o semianuales relacionados con la Luna (MARGALEF, 1967). El más célebre es el del palolo (*Eunice viridis*) que vive en los archipiélagos

coralinos de Samoa y Fidji. La parte posterior del animal, llena de células germinales, se separa del resto del cuerpo, sale de las hendiduras de los arrecifes y nada libremente dispersando los productos sexuales que, entonces, tienen ocasión de encontrarse y dar origen a huevos fecundados. La enjambrazón en masa ocurre en cuarto menguante, en horas de la madrugada, una o dos veces por año, en octubre y en noviembre. En caso de existir enjambrazones extraordinarias, conservan la misma relación con la fase lunar. *Laodice furcata*, el palolo atlántico de las costas de Florida y las Antillas, que alcanza hasta medio metro de largo, se comporta como el anterior y enjambra el cuarto menguante después del plenilunio de junio o julio. *Platynereis dumerilii* del Mediterráneo, se reproduce poco después de los plenilunios de verano. Esta ocurrencia comprobada de ciclos reproductivos es independiente de las mareas y no guarda relación con la fotoperiodicidad, tanto porque probablemente la luz no llega a las cavidades donde viven los poliquetos, como porque la inducción debería ocurrir con mucha antelación, dado que la maduración sexual y la diferenciación de la porción posterior requiere tiempo; por lo tanto, obedece a causas no conocidas, tal vez condicionada por una indirecta disponibilidad de alimento para las larvas o por ciclos en el fitoplancton tal vez asociados a ciclos lunares.

La longevidad y el número de generaciones en los organismos del bentos condicionan la biomasa y producción de una comunidad. El tiempo que pueden vivir los organismos del bentos habitualmente varía entre 1 y 6 años. Por ejemplo, los anfípodos y pequeños moluscos prosobranquios viven 1 año, los equinodermos *Cardium edule* y *Echinus esculentus* y el lamelibranquio *Tellina tenuis* alcanzan 4 años, la estrella de mar *Asterias rubens* vive 6 o más años. En las especies abisales la longevidad suele ser considerablemente mayor, y normalmente está asociada a un más bajo metabolismo, más bajo consumo de oxígeno, y vida más pausada, adaptaciones éstas relacionadas con las adversas condiciones ambientales, lo que ocurre también -de modo paralelo- en los animales cavernícolas troglobios (GALAN, 1993).

La longevidad potencial de una especie raramente es alcanzada por los organismos sujetos a fuerte predación. No obstante, el número de grupos de edades de una especie presentes en una comunidad, informa y da una idea aproximada de la capacidad de producción de la misma. Por ejemplo, si los individuos de las especies dominantes pertenecen a 6 u 8 grupos de edades diferentes, esto indica que la biomasa ha requerido varios años para acumularse y la producción ha sido muy pequeña. Por el contrario, si pertenecen a un solo grupo de edad, toda la biomasa presente se ha acumulado ese año y la producción ha sido muy alta. Las comunidades bentónicas de altas latitudes y de fondos profundos tienen en general un ciclo de vida largo y un crecimiento lento. Mientras que en aguas cálidas se encuentran formas con un ciclo de vida breve y crecimiento más rápido. Esto también guarda relación con la predación, ya que la acción de los depredadores afecta más a las comunidades de ciclo largo, las cuales, por consiguiente, suelen estar menos sujetas a predación. Para que la acción de depredadores sea importante es necesario que exista una considerable biomasa y producción en los niveles tróficos inferiores. Por todo ello, en medios abisales, aunque pueden existir especies depredadoras, éstas son en general mucho más raras y poco abundantes que en el bentos del medio sublitoral. La biomasa del bentos abisal disminuye igualmente con la profundidad. Por ejemplo en fiordos escandinavos han sido medidos valores de 10-15 g/m<sup>2</sup> a 200 m de profundidad y 1-2 g/m<sup>2</sup> a 300-600 m de profundidad. En aguas más profundas la biomasa es todavía menor y la productividad muy pequeña.

## BIOLOGÍA DE ORGANISMOS EN RELACION A PARAMOUDRAS

Es frecuente clasificar a los animales por su alimentación (fitófagos, zoófagos, saprófagos, omnívoros). La clasificación de mayor interés ecológico consiste en dos grandes grupos: *macrófagos* y *micrófagos*. La diferencia no reside tanto en el tamaño de las partículas que ingieren sino en el modo de separarlas y comerlas. Los micrófagos capturan su alimento de manera automática e indiscriminada (filtradores o suspensívoros, sedimentívoros y ramoneadores), mientras que los macrófagos son animales de presa que localizan, persiguen si hace falta y capturan activamente su alimento. Las designaciones de macrófago y micrófago se refieren al tamaño relativo y no al absoluto. Un ciliado que come diatomeas de su tamaño es un macrófago, mientras que una ballena que se alimenta de krill es un micrófago. La distinción no es absoluta: hay copépodos filtradores que pueden efectuar cierta selección; las sardinias son macrófagas de jóvenes, luego filtran el plancton, y a partir de una talla de unos 12 cm lo que filtran no les basta y lo complementan seleccionando activamente animalitos grandes. Hay muchos seres bentónicos que son micrófagos filtradores durante su fase larvaria, y micrófagos sedimentívoros o macrófagos más tarde. Los micrófagos tienen en general una eficiencia C/A (cociente entre su aumento de masa o producción secundaria C y el alimento ingerido A) mucho menor que los macrófagos (C/A = 1% en *Thoracophelia*, poliqueto sedimentívoro; C/A = 3,3% en mejillones *Mytilus*, lamelibranquios filtradores; versus C/A = 5,5% á 37% en peces, de omnívoros a zoófagos). Aquéllos predominan en niveles tróficos bajos, mientras que los macrófagos forman parte de los niveles tróficos superiores.

Los micrófagos filtradores son muy numerosos: ciliados, esponjas, poliquetos, briózoos, braquiópodos, rotíferos, muchos crustáceos, lamelibranquios, algunos gasterópodos, crinoideos, tunicados, diversos peces y cetáceos. Los filtradores pueden ser sedentarios o nadadores. La circulación del agua que ha de ser filtrada se consigue unas veces por los mismos dispositivos que sirven para la locomoción (crustáceos, rotíferos) o para la respiración (lamelibranquios, tunicados, peces). Los órganos impulsores consisten en las cavidades vibrátiles de las esponjas, los cilios de ciliados y rotíferos, apéndices articulados de crustáceos, parápodos modificados de poliquetos, epitelios ciliados del cuerpo, branquias o tentáculos en lamelibranquios, crinoideos, briózoos, braquiópodos y tunicados, y cambios de volumen de la cavidad bucal y faríngea en peces y cetáceos. Los



Paramoudras conjugados en figuras que recuerdan a focas tendidas (arriba) y escarpe vertical en un estrato donde se observan las terminaciones semiesféricas de formas cilíndricas subhorizontales (debajo).



Paramoudras decapitados en el techo de un estrato (en la proximidad de un contacto con otro estrato, delgado, de lutitas suprayacentes (arriba). Formas cilíndricas delgadas, con diversas ramificaciones que sugieren procesos de estolonización o gemación.

filtros pueden ser muy diversos y comprenden sedas, branquispinas, arcos branquiales, o la trama de los órganos respiratorios. Es también común la producción de secreciones que aglutinan las partículas filtradas (lamelibranquios, tunicados) o forman una parte esencial del aparato filtrador (diversos poliquetos, apendicularias). En equiuroides y poliquetos las secreciones pueden formar redes de capacidad de retención extrema.

El volumen de agua filtrada es por término medio del orden de 10 á 100 ml/día en copépodos, 10 á 1.000 ml/día en poliquetos, 500 á 4.000 ml/hora en *Cardium* y *Mytilus* medianos, y hasta 6 veces más en las ostras. Como es natural, cuando la cantidad de agua bombeada se refiere no a un individuo, sino al consumo de oxígeno en la respiración, el rango de variación se estrecha y se obtienen valores de entre 8 y 20 litros de agua filtrada por consumo de 1 ml de oxígeno, para una gran variedad de animales (JOERGENSEN, 1966). 1 ml de oxígeno consumido en la respiración corresponde al consumo de 0,8 mg de materia orgánica, por lo que un volumen de 8-20 lt viene a contener 2,5-40 mg de materia orgánica en suspensión. Pero una gran parte de este material es materia detrítica muerta. Las bacterias y el fitoplancton no suelen representar más allá de 0,001 á 0,1 mg/l (MARGALEF, 1967).

El número de partículas contenidas en el agua de mar aumenta a medida que se consideran dimensiones de partículas cada vez menores, hasta llegar a micelas y moléculas. La proporción de materia orgánica prácticamente en solución es de 2 á 10 veces mayor que la materia orgánica particulada. Sin embargo, la concentración y utilización de esta reserva requiere proporciones rápidamente crecientes de energía, de modo que la utilización de la materia orgánica disuelta por parte de los animales es termodinámicamente un mal negocio y no resulta necesaria. Pues la materia particulada, como hemos visto, basta para subvenir a las necesidades de los filtradores.

No obstante, ciertos organismos filtradores retienen partículas hasta un nivel de finura muy grande. Poliquetos, tunicados y equiuroides consiguen separar grandes moléculas orgánicas (hemoglobina, hemocianina). Los mejillones retienen partículas de 1-2 micras y, por tanto, bacterias. Las ostras tienen el límite inferior de retención un poco por encima de este valor.

Muchos lamelibranquios filtran con exceso, y parte del material retenido no entra en el tubo digestivo, sino que es expulsado en forma de cordones aglutinados denominados pseudoheces. Cuando los mejillones se hallan rodeados de aguas que contienen más de 400.000 células por ml o una cantidad equivalente de seston, pronto sacan pseudoheces. Estos animales ejercen así una intensa actividad clarificadora, pues coagulan las diminutas partículas en suspensión en masas mayores que se sedimentan con facilidad. Los lamelibranquios filtradores con frecuencia viven enterrados a considerable profundidad; en tales casos es normal que junto con el seston tomen una proporción mayor o menor del sedimento resuspendido en el agua que rodea sus sifones. Mientras que muchos filtradores se sustentan en buena parte de material detrítico, parece que los copépodos se alimentan principalmente del fitoplancton.

Conviene recordar que, por la naturaleza de sus componentes, normalmente se distingue el fitoplancton del zooplancton. Pero además, recibe el nombre de seston el material sólido, en forma de partículas, que se encuentra en suspensión en el agua y que puede separarse por medio de técnicas diversas. El seston, pues, contiene una parte viva, o plancton, y una parte no viva, que ha dejado de vivir, o que nunca ha vivido, el *tripton*. El tripton está constituido por detritos orgánicos y por partículas de naturaleza inorgánica que pueden llevar adsorbida cierta cantidad de materia orgánica, y es tanto o más abundante que el plancton vivo en todas las aguas costeras y en muchas alejadas de las costas. Puede desempeñar una misión importante en la alimentación de los animales. En las aguas profundas y muy tranquilas, las partículas en suspensión quedan adheridas cuando casualmente entran en contacto, formando flóculos cada vez mayores, hasta tamaños visibles en forma de "copos de nieve", según los describen los que los han observado desde sumergibles.

La filtración automática sólo es utilizable hasta determinadas dimensiones del animal. El aparato filtrador crece según el cuadrado de una dimensión lineal, el volumen del cuerpo según el cubo. Los datos sobre poliquetos ilustran bien esto: un pequeño *Spirorbis* de 0,24 mg filtra 0,23 ml/hora, mientras que un gran *Myxicola* de 2,7 g filtra 286 ml/hora. Rápidamente se alcanza un límite en que la filtración no puede subvenir a las necesidades (MARGALEF, 1967). En animales filtradores del bentos, cuando se alcanza una masa corporal grande, se pasa a un régimen sedimentívoro.

Una gran parte del material detrítico en suspensión está en el agua y muchas veces es mayor que la cantidad de plancton vivo. La relación material vivo / materia orgánica muerta no es mucho más alta en el seston que en la parte superficial del sedimento. Los animales sedimentívoros por lo tanto no se encuentran en desventaja frente a los filtradores, sino al contrario, ya que el trabajo de concentración se evita realizándose naturalmente por sedimentación. Sin embargo, la existencia de material inorgánico en el sedimento reduce la eficiencia. Los sedimentos litorales contienen alrededor de 1,3% de carbono orgánico y 0,13% de nitrógeno, con unas 10 Kcal por 100 g de peso seco. Algunas áreas son mucho más ricas, con hasta 5% de C y 0,5% de N. Pero en los lugares donde la materia orgánica abunda, la baja concentración de oxígeno puede constituir una condición limitante.

Poliquetos y lamelibranquios, que suelen ser filtradores en sus fases larvarias, constituyen en su fase adulta el mayor contingente de animales sedimentívoros. Los lamelibranquios que comen sedimento tienen sifones largos, móviles y no unidos como en los filtradores, sino separados (ejemplos: *Abra*, *Macoma*, *Scrobularia*). Tanto ellos como los poliquetos sedentarios efectúan movimientos de exploración alrededor del orificio de habitación, comprimiendo el sedimento en el que quedan marcas estrelladas, que se reconocen luego en los sedimentos fósiles.

Los sedimentívoros seleccionan algo más los materiales que ingieren. Los poliquetos *Pectinaria* y *Cistenides* y el escafópodo *Dentalium* son de conformación convergente; viven hincados en el fondo y con sus cirros o tentáculos barren el

material fino. Los terebélidos poseen cirros ciliados y muy extensibles que se desparraman sobre una amplia superficie del sedimento y atraen hacia la boca las partículas nutritivas. Las galerías de *Arenicola* empiezan en una especie de embudo o cráter donde se realiza una previa acumulación automática de la parte más ligera del sedimento, que es también más nutritiva. Poblaciones densas de *Arenicola* y *Thoracophelia* pueden trasegar 700 á 2.000 kg de sedimento por m<sup>2</sup> y año.

Se sustentan también de sedimento muchos ciliados, ofiuroides, erizos de mar (que viven enterrados), holoturias (*Stichopus*), ciertos decápodos que barren el sedimento superficial (*Galathea*), algunos gasterópodos (*Aporrhais*, *Turritella*) y, hasta cierto punto, algunos peces (*Cepola*).

Los pogonóforos son animales exclusivamente marinos, sedentarios y tubícolas. Viven en fondos profundos y tienen una inusual forma de alimentación, ya que carecen de tubo digestivo. Practican una digestión externa, mediante células de sus tentáculos cefálicos, llamadas pínulas, análogas en cierto modo a las vellosidades intestinales, ya que a través de ellas absorben las sustancias de la digestión. Los pogonóforos se alimentan de partículas orgánicas o microorganismos que capturan al filtrar el medio con sus tentáculos, que para ello presentan estructuras curiosas. Recientemente han sido halladas inusuales concentraciones de pogonóforos en hot vents o chimeneas negras, donde utilizan directa o indirectamente (vía bacterias quimioautótrofas de su trofosoma) el sulfuro de hidrógeno o los sulfuros del medio. El verme de Pompéi *Alvinella pompejana*, así como otros organismos de los hot vents, son consumidores de una producción primaria (debida a bacterias quimioautótrofas), aunque los animales siguen siendo aerobios y respiran oxígeno del agua de mar.

De los citados como posibles candidatos a generar las trazas halladas en Paramoudras, ya hemos hecho un amplio comentario con respecto al tipo de alimentación en poliquetos y pogonóforos. Ofreceremos a continuación algunos detalles adicionales sobre los restantes phylums y sobre varios grupos de poliquetos.

Los braquiópodos son micrófagos filtradores. Se alimentan, como muchos lamelibranchios, de plancton y partículas orgánicas que son arrastradas hasta su boca por las pequeñas corrientes de agua producidas por los cilios que revisten a un órgano llamado lofóforo, dividido en dos ramas largas arrolladas en espiral que el braquiópodo lleva en su parte anterior, y que también sirven para la respiración del animal. Este phylum contiene algunos de los más antiguos invertebrados de cuantos pueblan la Tierra; son más numerosas las especies conocidas en estado fósil que las vivientes en la actualidad. Se los encuentra ya en las rocas del periodo Cámbrico (algunos fósiles llamados lingulas, *Lingula*, son muy semejantes a ciertas especies que viven en los mares actuales). Los braquiópodos abundaron mucho en el Paleozoico y Mesozoico; desde entonces comenzaron a disminuir al extremo que actualmente existen poco más de 200 especies.

Los nemertinos son animales carnívoros; unas veces perseguidores activos de sus presas, otras, en cambio, se alimentan de restos orgánicos diversos, siendo pues en parte detritívoros. Poseen órganos sensoriales en su cabeza que actúan como sentidos químicos, con los cuales detectan las sustancias orgánicas o las secreciones difundidas en el agua procedentes de sus presas. Poseen una trompa eyectable, que lanzan velozmente para enrollar a su presa y paralizarla, mientras le clavan un estilete que inyecta e inyecta en los tejidos de la presa un veneno paralizante que contiene alcaloides como la anfiporina y la nemertina. Así mismo están dotados de una gran capacidad para resistir condiciones adversas, pudiendo pasar meses sin comer, reduciendo su tamaño hasta límites inconcebibles y hasta desorganizando, parcialmente, su estructura anatómica.

Los equiuroideos son micrófagos, básicamente sedimentívoros. Su cuerpo, generalmente rechoncho y que recuerda al de los holoturias, consta de dos partes: la probóscide o trompa (lóbulos preoral o lóbulo cefálico), en cuyo extremo se abre la boca, y el tronco. La trompa es en extremo funcional, y varía mucho de unas a otras especies, no sólo en su forma sino también en sus dimensiones; puede ser extensible o rígida, pero nunca retráctil (no puede retraerse en el tronco). Su alimentación es micrófaga, alimentándose de las pequeñas partículas orgánicas que se encuentran interpuestas entre el fango y la arena, por lo que ingieren grandes cantidades de estos materiales. A la trompa le está encomendada dicha misión y para ello cuenta con un canal central que le sirve para dirigir las materias alimenticias hacia la boca. Como carecen de apéndices locomotores, utilizan la trompa para desplazarse entre el fango o la arena en que viven, y en las formas de hábitos tubícolas, la emplean para construir las galerías en que se alojan. Carentes de ojos, la trompa les sirve de órgano táctil.

En los poliquetos existe una gran diversidad, tanto en su alimentación como respiración. El grupo comprende más de 4.000 especies marinas. Muchos de estos seres respiran directamente por la piel. Otros tienen branquias de distintas formas, que unas veces son sencillos filamentos o toman el aspecto de órganos arborescentes muy complicados y vistosos.

En los gusanos flores (Sabélidos y Serpúlidos), que son tubícolas, están situadas en su parte anterior, y forman un airoso penacho, de vivos colores, que semeja una flor, verdaderas campanillas animadas que, a veces, aparecen retorcidas en elegantes espirales. Los cilios de que estas branquias están revestidas están en continua actividad. Así se produce una corriente de agua que renueva la cantidad de oxígeno que el anélido necesita, al propio tiempo que conduce hasta la boca infinidad de organismos microscópicos o partículas orgánicas, que les sirven de alimento. Los tubos de los Sabélidos están hechos de sustancias con la consistencia del pergamino, de una piel, o de un suave cuero. En los Serpúlidos el tubo suele ser calcáreo y con frecuencia el penacho branquial posee radios o filamentos modificados que forman un opérculo con los que el animal puede cerrar el tubo cuando se refugia en su guarida. Los tubos pueden estar sobre el sustrato (fijados por su base) o bien enterrados en el mismo.

Muchos otros poliquetos, lo mismo que los gusanos flores, son micrófagos básicamente filtradores. Otros como las especies de los géneros *Arenicola* y *Cirratulus*, que viven enterrados en el fango, son detritófagos y se alimentan de todo tipo de detritos orgánicos que encuentran entre el limo. La mayoría de los poliquetos llamados limícolas, por vivir en limos y fondos



Paramoudras de formas esféricas (o terminaciones semiesféricas), de 0,5 á algo más de 1 m de diámetro, simples o conjugados en figuras horizontales anastomosadas. Nótese los orificios, en posiciones axiales y laterales.

fangosos, son tubícolas, como las familias de los Quetoptéridos, Arenicólidos y Anficténidos, y son capaces de construir muy diversos tipos de tubos, siendo frecuentes los tubos doblados en forma de U, a veces con sus dos ramas muy próximas. Muchos originan corrientes de agua que pasan a través de los tubos y permiten a los anélidos respirar y atrapar organismos y partículas nutritivas que utilizan en su alimentación, expulsando los desechos por la otra extremidad. Los Arenicólidos ingieren mucho fango, y el exceso es eliminado del tubo digestivo por la otra extremidad en forma de masas o cordones apilados. No obstante, algunos se comportan más bien como las lombrices en tierra, como en el caso de Capitélidos y Cirratúlidos, y excavan galerías sin constituir verdaderos tubos. Los Anficténidos (p.ej. *Pectinaria*) construyen tubos cónicos, alargados y curvos, primorosamente elaborados con granos de arena cuidadosamente seleccionados por tamaños y aspectos, y cementados unos a otros como los ladrillos de una construcción; los tubos están abiertos por sus dos extremos; y por ellos hacen pasar una corriente de agua que arrastra arena y que utilizan para respirar y para atrapar las partículas orgánicas. Los Polidóridos y Terebélidos fabrican tubos con granos de arena o trozos de caparazones; muchos de ellos son capaces de perforar las rocas más duras y caparazones de moluscos. Las hermelas y sabelarias (*Sabelaria*, *Phragmatopoma*, y otros géneros afines) saben trabajar la arena y hacer construcciones en masas voluminosas; los tubos de cientos y miles de estos anélidos se reúnen y terminan por constituir masas que se asemejan a panales o a rocas extrañamente agujereadas; a veces construyen arrecifes donde cada orificio es la entrada de una vivienda individual que forma parte del edificio colonial.

Existen, sin embargo, gran cantidad de poliquetos predadores o macrófagos, que se alimentan de presas de gran tamaño en relación a su cuerpo. Muchos engullen algas, otros hacen presas en gusanos, moluscos, crustáceos, etc. Con frecuencia tienen mandíbulas duras y, a veces, muy complicados elementos quitinosos situados en la parte anterior de su aparato digestivo, que les sirven para triturar o desgarrar tejidos, como en *Nereis*. Algunos *Glicera* poseen glándulas de veneno en la base de sus mandíbulas o en ganchos mandibulares. La mayoría de Neréidos, Eunícidos, Glicéridos y Néftidos son carnívoros.

Otro aspecto importante a considerar en la biología de organismos en su relación a las trazas de Paramoudras es su modo de reproducción. Sin ser exhaustivos presentamos a continuación un breve resumen de los principales grupos: nemertinos, poliquetos, equiuroideos, braquiópodos, y pogonóforos.

La reproducción en nemertinos está asociada a su capacidad de regeneración. En caso de una excitación drástica, mecánica o química, los nemertinos tienen la capacidad de fragmentarse espontáneamente en trozos. Cuando se los molesta con manipulaciones de captura, desde su parte posterior comienzan a desprender fragmentos hasta que el gusano queda desecho en trozos sueltos. Este fenómeno está con frecuencia acompañado del lanzamiento de la trompa, pero con tal violencia que se rompen sus conexiones con el resto del cuerpo. Pero tal desmembramiento no implica la muerte del gusano. Este fenómeno es llamado autotomía y su resultado es la multiplicación del animal, ya que cada uno de los trozos regenera los órganos perdidos, internos y externos, y constituye un nuevo individuo completo. En algunos casos la mitad posterior del animal puede originar 20 ó más trozos. En caso de ayuno, sus células se entredoran y el animal disminuye de talla hasta sólo unas micras, para un adulto de *Lineus* de 1 m. En algunas especies la autotomía se produce por causas exteriores desfavorables, en otras se produce de un modo normal, en ciertas épocas del año o en relación con determinadas condiciones ambientales. Este procedimiento de reproducción asexual alterna con la sexual. A este respecto se puede decir que la mayoría de los nemertinos son unisexuales, aunque no faltan las formas hermafroditas. Algunos nemertinos son ovovivíparos y otros depositan sus huevos protegidos por masas gelatinosas irregulares. Unas veces el desarrollo es directo pero en otros se producen larvas ciliadas, los pilidios, en forma de casco, que sufren metamorfosis antes de dar origen a nuevos jóvenes.

Los poliquetos en las primeras fases de su desarrollo pasan por fases larvárias pelágicas y nadadoras (larvas trocóforas, con forma de peonza rodeadas por dos anillos de cilios), las cuales se alimentan de microorganismos. Para su transformación en adultos, la parte posterior se alarga y va formando segmentos o metámeros, mientras la parte anterior origina la cabeza del futuro anélido. Entonces, deja de nadar, pierde sus coronas de cilios y alcanza mediante ondulaciones el fondo. La fecundación tiene lugar en superficie y está bajo control de factores hormonales. La periodicidad y el ritmo de los fenómenos sexuales en poliquetos son de una gran precisión, frecuentemente relacionados con los ciclos lunares (caso de las enjambrazones de los pololos *Eunice*, *Laodice*, y *Platynereis*). Casos de regeneración natural también se presentan en muchos géneros. Pero, a diferencia de los restantes grupos citados, además de reproducción sexual son muy comunes diversos tipos de reproducción asexual que generan individuos (y colonias) ramificados, por procesos de gemmiparidad, escisoparidad y esquizogamia.

Por gemmiparidad se generan gemaciones, yemas o brotes laterales, en un punto de la cara ventral del organismo; a partir de él se diferencian otros individuos y las células genitales emigran a ellos, interviniendo en el proceso las tres capas embrionarias. En la escisoparidad (también frecuente en oligoquetos) se produce una disociación metamérica, donde cada segmento o metámero da forma a un individuo completo (*Ctenodrilus*, etc.). El caso de *Dodecaria* es particular. Los metámeros se hinchan y luego se desgranán; con su celoma relleno de células guarnecidas de reservas; de cada uno de ellos brotan dos individuos, uno adelante y otro atrás, dos veces seguidas. De cada metámero provienen así cuatro individuos completos (metamerización tetragemada).

En la esquizogamia se producen procesos de estolonización, donde los gonocitos sólo se encuentran en un cierto número de segmentos posteriores que forman el estolón; los segmentos anteriores desprovistos de productos genitales constituyen las cepas o estóridos (= souches). En la madurez el estolón se desprende para formar a partir de una misma cepa una cadena de individuos estoloníferos; cada cadena es unisexuada (pudiendo ser morfológicamente iguales o distintos para cada sexo); los diferentes individuos de la cadena se liberan con la madurez genital (muy común en *Syllis* y *Trypanosyllis*). La estolonización

se puede hacer por simple escisiparidad; pero ella puede ser arquitómica o paratómica. En la arquitomia, el conjunto de fenómenos de regeneración se desarrolla después de la división, tal como en una amputación accidental o experimental, donde cada metámero se regenera y da lugar a un individuo completo. En la paratomia, la separación de los esquizozoides va al contrario precedida de una regeneración más o menos acentuada. De la esquizogamia se puede pasar insensiblemente a la epitoquia, donde los segmentos genitales metamorfoseados no se individualizan (ver p.ej. GRASSE et al., 1961).

Los equiuroideos son próximos a los poliquetos y poseen una típica larva trocófora, planctónica y nadadora, que lleva vida libre durante varias semanas. Los sexos son separados y en algunos casos existe un marcado dimorfismo sexual. El caso extremo lo presenta el género *Bonellia*, en el cual la hembra tiene un cuerpo globoso, de 7-8 cm, con una trompa que puede alcanzar más de 1 m; los machos son enanos (1,5-2 mm), carecen de tubo digestivo, viven sobre la hembra y se alimentan de sus secreciones). En los equiuroideos no existe cópula y la unión de los elementos sexuales tiene lugar en el agua.

Los braquiópodos tienen sexos separados. Después de fecundado el óvulo, lo que se produce en el agua, se desarrolla y origina una larva libre y nadadora, provista de cilios. Después de una vida en las aguas, se deja caer al fondo, donde se fija por su extremidad caudal (futuro pedúnculo) y se metamorfosea en adulto. Su tipo de desarrollo sugiere afinidades con los equinodermos y los cordados.

En los pogonóforos la reproducción es únicamente sexual; los sexos están separados, pero no presentan dimorfismo, distinguiéndose únicamente unos de otros por la posición de los poros genitales. Durante el desarrollo, los huevos, ricos en vitelo, son puestos en el tubo, donde tienen lugar las divisiones reduccionales y la fecundación. Estos dan origen a larvas que experimentan fuerte crecimiento y diferenciación al dejar el tubo materno por sus propios medios, para llevar entonces una vida libre y secretar su propio tubo.

## ECOLOGIA DE TURBIDITAS ARENOSAS

La mayoría de los datos disponibles sobre el bentos en fondos arenosos corresponde a zonas litorales (playas marinas) y sublitorales (fondos de arena hasta 200 m), pero es escasa la información sobre las comunidades de fondos abisales. En gran parte de las profundidades abisales los sedimentos son preponderantemente finos (lodos oceánicos, limos y fangos). Las observaciones y filmaciones desde ingenios sumergibles muestran grandes extensiones desiertas. Por ello se han centrado en localizar (con ecosonda y otros métodos) y observar preferentemente los sustratos sólidos, de mayor biodiversidad: rocas y corales en el talud continental (en zona batial y no propiamente abisal), afloramientos de rocas en montes submarinos o áreas con nódulos de manganeso en plataformas pelágicas (con epifauna abisal), y muy especialmente en las últimas décadas los "hot vents" (chimeneas hidrotermales submarinas con emisiones de sulfuro de hidrógeno), llamativos por contener una diversa fauna abisal de extraños seres, entre ellos grandes tubos de pogonóforos (NELSON et al, 2004).

No obstante, han sido dragados y colectados muy diversos organismos abisales, generalmente en la superficie y los primeros centímetros de sedimentos finos (limos y fangos) y mucho menos en fondos arenosos. La mayoría de los datos de capturas por sistemas de arrastre y dragado son así limitados a la capa superficial y no alcanzan la profundidad del biotopo de los Paramoudras, del que prácticamente nada se sabe. La mayoría de los datos corresponden a epifauna o en todo caso a infauna de la capa más superficial.

En nuestro caso, además, los Paramoudras de Jaizkibel se formaron en arenas de grano medio a grueso, transportadas desde la plataforma por corrientes de turbidez y emplazadas en profundidades abisales. Las corrientes de turbidez ocurren cuando las masas de sedimentos, que descansan inestablemente sobre la plataforma y el borde del talud, sobrepasan un límite de estabilidad y, debido a la gravedad, comienzan a deslizarse hacia abajo. Consisten en suspensiones de material sedimentario que constituyen un fluido de densidad substancialmente mayor que la del agua y que posee unos parámetros mecánicos muy diferentes a los del agua de mar; por lo que se mueven en su interior conservando su individualidad, a la vez que arrastran partículas mucho más voluminosas y pesadas de las que normalmente pueden mantenerse en el agua. Estas nubes de sedimento submarinas, una vez formadas por algún movimiento turbulento de la masa de agua (o por deslizamientos o terremotos), adquieren velocidades considerables (70 km/h), con gran capacidad de transporte; en su seno se producen choques entre las partículas transportadas y entre éstas con otras que ya estaban sedimentadas (HOLMES, 1965; PETZALL, 1967; KEMPE, 1981). Otros trabajos han reconocido la existencia de corrientes profundas que barren la superficie del talud a velocidades considerables, de 10 a 25 cm/s, originando rizaduras o ripple marks cuya forma sugieren la existencia de corrientes de velocidades incluso superiores (PETZALL, 1967).

En la sedimentación de los materiales transportados por las corrientes de turbidez hasta las zonas oceánicas profundas, denominados turbiditas, el depósito generalmente adopta una disposición en abanico (KEMPE, 1981; COCKS & PARKER, 1981). Las turbiditas muestran una gran variedad de facies sedimentarias, según las partes del abanico submarino en que son depositadas. Los abanicos submarinos a menudo se encuentran asociados a la cabecera de un cañón o canal submarino, que esparce las masas de sedimentos hacia el fondo abisal. En las turbiditas es frecuente la formación de muy diversas estructuras de corriente. Detalles sobre éstas en las areniscas de Jaizkibel son dados en GALAN et al. (2008). En las cuencas profundas, las turbiditas pueden cubrir muchos kilómetros cuadrados y ser depositadas a 100 km o más del margen de la cuenca. Las turbiditas están compuestas por sedimentos de grano relativamente grueso, aunque a medida que se aleja de la fuente, el



Grupos de Paramoudras, en la localidad 2 de Jaizkibel, con diversidad de diseños de sus concreciones silíceas, varios de ellos con ramificaciones o gemaciones.

tamaño disminuye (índice de distalidad). Estos depósitos suelen estar interestratificados con limos y arcillas de aguas profundas (hemipelágicos y pelágicos) así como por sedimentos retrabajados por las corrientes de fondo (contornitas). Las partes proximal y media de abanicos submarinos pueden recibir y emplazar capas turbidíticas aproximadamente una vez cada 10 años, mientras que las partes distales del abanico reciben y emplazan una corriente turbidítica una vez cada 20.000 años como promedio (BOGSS, 1995).

Una de las más variables secuencias sedimentarias ocurre a lo largo de los márgenes continentales activos, cuando el talud se extiende hacia abajo hasta una fosa en el margen continental, como es el caso en la cuenca Eocénica Vasca. Sobre las arcillas que rellenan el fondo se encuentra una espesa secuencia de turbiditas arenosas y arcillosas. A lo largo de la base del talud corre el canal axial, de varios kilómetros de ancho, penetrado por los abanicos de cañones submarinos y acumulaciones de deslizamientos producidos por cicatrices (slumps) al dislocarse o desplomarse los sedimentos que sobrepasaron los límites de estabilidad. Estos depósitos relativamente gruesos y heterogéneos son redistribuidos a lo largo de la fosa por corrientes que fluyen en una dirección axial. La tasa de sedimentación en estos casos es mucho mayor que en las cuencas oceánicas, alcanzando 2.000 mm cada mil años como promedio (KEMPE, 1981). Los abanicos submarinos muestran una variedad de facies sedimentarias en sus diferentes partes, con canales distribuidores (dispuestos en formas entrelazadas), lóbulos (con formas linguoides, festoneadas y con volutas), y zonas distales con sedimentos de granulometría más fina. Numerosas laminaciones son disturbadas por los remolinos que ocurren en el interior de las corrientes, sobre todo en las zonas de más alta energía (KEMPE, 1981; COCKS & PARKER, 1981).

Los Paramoudras de Jaizkibel han sido hallados en estratos de arenisca de varios metros de espesor, de grano medio a grueso, con intercalaciones delgadas de lutitas, en muy pocas localidades. Estas zonas corresponden a la parte media de abanicos de deyección submarinos, emplazados a profundidades de 2.000 á 4.000 m. A diferencia de otras zonas del flysch Eoceno de Jaizkibel, con alternancia de estratos más delgados de arenisca, la secuencia con Paramoudras corresponde a una zona con estratos gruesos, de 5-10 m de potencia, superpuestos en relieves que han resistido a la erosión, presentando a menudo escarpes abruptos (GALAN & MOLIA, 2008). Las arenas estuvieron emplazadas en un medio de muy alta energía, sometido a progresivas descargas de arena gruesa, probablemente en la parte media-superior de la secuencia estratigráfica.

El límite entre la zona batial y la abisal, en realidad variable, puede ser colocado en torno a la isóbata de los 2.000 m. Define mejor este límite la posición de la isoterma de los 4°C, ya que esta es la más alta temperatura a la cual se localizan los elementos endémicos de la fauna abisal. La zona extrema inferior de las profundidades abisales es actualmente considerada una zona algo distinta (región hadal o ultra-abisal), cuyo límite superior es situado en torno a los 6.700 m, principalmente debido a que su edad es más reciente y su fauna ha colonizado estas fosas en fechas más recientes (probablemente a partir de iniciarse su enfriamiento en el Oligoceno, cuando las temperaturas abisales eran 8°C más altas que hoy); mientras que la fauna abisal, en general, comprende grupos ampliamente distribuidos durante el Paleozoico y Mesozoico temprano, que se presume extendieron su distribución hacia abajo a partir de una zona de borde de la plataforma continental e inicio del talud. Aunque la fauna abisal comprende diversos taxa de antiguo origen, éstos también existen sobre la plataforma, y, en general, puede decirse que cuanto mayor es la profundidad abisal, más jóvenes son los taxa. Así, no existe ninguna diferencia fundamental entre la edad de la fauna abisal y la de las aguas someras, dado que en último término la primera es derivada de esta última. Aparte de la adaptación a las altas presiones, los caracteres que muestran muchos animales abisales están primariamente correlacionados con su vida en un medio de baja temperatura, oscuro, calmo y sobre un fondo suave. Esta afinidad de la fauna abisal con fondos suaves es señalada desde fechas tempranas por MURRAY (1896), tras la expedición del Challenger, quien introduce el término de "mud-line" (línea de arcilla) para profundidades (en torno a 50-500 m) donde las partículas de materia orgánica derivadas de tierra y de la muerte y descomposición de organismos pelágicos, comienzan a cubrir por completo el suelo oceánico, que él considera como las grandes áreas alimentadoras del bentos en los océanos. Ulteriormente asume que esta región de arcilla fina es para muchas especies su lugar de origen y sugiere que con toda probabilidad las profundidades abisales son pobladas por continuas migraciones hacia abajo y mar afuera desde esta mud-line.

Este modo de ver ha sido confirmado por progresivas investigaciones. Sirva de ejemplo un grupo representativo de fauna abisal, constituido por las estrellas de mar de la familia Porcellanasteridae (MADSEN, 1961). Seis géneros de la familia, *Hyphalaster*, *Abyssaster*, *Thoracaster*, *Styracaster*, *Eremicaster*, *Porcellanaster* (que comprenden 20 especies) viven en profundidades abisales (7.200 á 2.500 m), y sólo dos de ellos, *Porcellanaster* y *Eremicaster*, ocurren también entre 2.500 y 1.600-1.200 m, respectivamente. (Algunas especies de *Eremicaster* alcanzan también la región hadal). Los tres géneros restantes, *Sidonaster*, *Benthogenia*, y *Lysaster*, los cuales son monotípicos, parecen ser exclusivamente batiales, siendo conocidos sólo de profundidades de entre 900 y 2.300 m. El rango extremo de temperaturas va de 1,8°C á 11°C, viviendo la mayoría bajo la isoterma de los 4°C. El grupo se originó en la región de la mud-line. A partir de un Porcellanasteridae ancestral de tipo astropectínido se estableció en la parte superior abisal para el Mesozoico tardío. Después, en el curso de su evolución, se adaptó a vivir como un excavador en sustratos sueltos; dejando el modo de alimentación de su habitat original, predador o carroñero, se adaptó a un modo sedimentívoro, que es ahora una de sus características distintivas. Después de tener éxito en este nuevo modo de vida, los Porcellanasteridae se propagaron hacia abajo y mar afuera en las profundidades oceánicas simplemente porque sus nuevas condiciones de vida, a las cuales se ajustaron, las hallaron allí. Morfológicamente la familia se distingue por sus complicados órganos cribiformes, y los órganos cribiformes más simples (considerados un carácter ancestral) son hallados entre los Gonioplectinidae de la zona sublitoral-batial. En conjunto, las peculiaridades de los Porcellanasteridae

son meramente el resultado de la adaptación a vivir en fondos blandos y alimentarse de los materiales orgánicos contenidos en este sustrato. Los órganos cribiformes ciliados producen una circulación de agua fresca alrededor del animal en su madriguera, y al mismo tiempo proveen un flujo desde el sustrato de superficie hacia abajo, hasta donde el animal se alimenta. Este tipo de hábito de alimentación es típico de muchos otros animales móviles del bentos abisal, y es hallado en otros grupos de equinodermos, tales como Elasiópoda y Spatangoida, y en diversos poliquetos y crustáceos. Incluso algunas especies de peces, de la familia *Macrouridae*, se alimentan de modo similar.

En crustáceos decápodos, p.ej., ocurre algo similar. Los decápodos abisales poseen ojos que detectan la bioluminiscencia. A menudo tienen como camuflaje colores rojos (carácter muy frecuente en animales abisales), que a esas profundidades es equivalente al negro. Dado que el alimento es escaso, en comparación con ambientes someros, tienden a ser de hábitos carroñeros, dependiendo de las caídas esporádicas de alimentos tales como carcazas (de crustáceos, peces, ballenas) y fitodetritos. De su ciclo de vida es conocido muy poco, pero se presume que sus fases larvarias como zoea y megalopa se desarrollan entre el zooplancton, a profundidades mucho menores en la columna de agua.

Un carácter generalizado en muchos organismos sésiles abisales (p.ej. esponjas, plumas de mar, diversos poliquetos) es que están provistos de un pedúnculo, tallo o tubo basal. Ha sido señalado que esto es una adaptación necesaria para anclarse en sustratos blandos y elevarse por encima del mismo, cuya capa superior está en un estado muy fluido. Las fotografías de fondos abisales actualmente disponibles indican que la superficie puede ser también débilmente firme. El pedúnculo de los organismos sésiles puede también ser una adaptación para elevarlos por encima de la capa de agua pobre en oxígeno más cercana al fondo y mantenerlos por encima de las nubes de limo que levantan otros animales que se muevan sobre el fondo. No obstante, debe tenerse en mente que tales partículas suspendidas son frecuentemente una fuente de alimento.

En los fondos abisales, en general, la composición de la epifauna es muy variable, dependiendo de la localidad y el sustrato. Mientras que la infauna es ampliamente dominada por nemátodos entre la microfauna, y por muy diversos poliquetos entre la macrofauna (PATERSON et al, 1998). De hecho, los poliquetos a menudo representan más del 50% de la biodiversidad y biomasa (35 á 77% de las especies halladas), siendo dominantes las familias *Sabellidae*, *Serpulidae*, *Scaelbrigmatidae*, *Chrysopetalidae*, *Dorvilleidae*, *Paraonidae*, *Cirratulidae*, *Ampharetidae*, *Spionidae*. En fondos arenosos y arenas de foraminíferos dominan las seis primeras familias, mientras las cuatro últimas predominan en fangos, lodos calcáreos y arcillas rojas.

Los datos sobre infauna de fondos arenosos proceden sobre todo de una veintena de montes submarinos estudiados entre 788 m á 3.533 m de profundidad (LEVIN et al, 1991). La estructura de las comunidades es muy variable y depende de factores tales como: régimen hidrodinámico, tipo y grado de movilidad del sedimento, profundidad, latitud, y aporte de carbono orgánico en forma de lluvia de detritos. La abundancia de poliquetos no muestra relación con la profundidad y el contenido de arena del sedimento. En adición, la representación de familias de poliquetos es similar entre montes submarinos y otras comunidades abisales en sustratos blandos, y los niveles de diversidad de especies son comparables.

No obstante, los filtradores, especialmente sabélidos, son más abundantes en arenas de foraminíferos con ripples. En dos localidades del Pacífico central (Horizon Guyot y Magellan Rise), a profundidades de 1.480 á 3.150 m, se han hallado sustanciales diferencias en el macrobentos entre arenas de grano grueso con ripples (sujetas a fuertes corrientes de fondo) y conjuntos de arenas sin ripples de grano fino. El macrobentos era menos abundante en los sitios de alta energía (255 ind/m<sup>2</sup> versus 400 á 829 ind/m<sup>2</sup>), y era dominado por formas sésiles que se alimentan en superficie. En contraste, los ambientes más quietos, con sedimentos de grano fino, eran dominados por formas móviles, que se alimentan en la sub-superficie, viviendo más cerca de la interfase agua-sedimento (LEVIN & THOMAS, 1989).

En otro set de estudios sobre regímenes contrastantes de movilidad del sedimento, a profundidades de 585-635 m, la movilidad del sedimento era asociada con una más alta densidad de macrofauna (1.870 versus 1.489 ind/m<sup>2</sup>), y la diversidad era más baja en los ambientes más calmos (LEVIN et al, 1994). Los constructores de tubos, que se alimentan de depósitos de superficie, y los filtradores, eran más comunes en sustratos estables, mientras que los excavadores de sub-superficie eran más comunes en arenas más móviles. Las tasas de colonización eran también más rápidas en arenas móviles, aparentemente debido a que el transporte en el sustrato de adultos y juveniles era el modo preferente de recolonización espacial a pequeña escala en cada localidad. De hecho, la comunidad de macrofauna en arenas móviles retiene caracteres de etapas sucesionales tempranas, sugiriendo que la migración de los ripples constituye un significativo disturbio para la macrofauna (LEVIN & DiBACCO, 1995). Estos estudios sugieren que la movilidad del sustrato ejercer un control sustancial sobre la estructura de las comunidades y las tasas de colonización en sustratos móviles. La estructura de las comunidades bentónicas es así controlada por una compleja trama de variables (p.ej., régimen hidrodinámico, movilidad del sedimento, tamaño de grano, presencia o ausencia de xenophyophoros) la cual varía dramáticamente en espacio y tiempo entre localidades (ROGERS, 1994).

Las turbiditas de Jaizkibel y en particular los estratos de arena gruesa con Paramoudras constituyen en este sentido un medio extremo en cuanto a la movilidad del sedimento. Probablemente debamos imaginarlo con una escasa epifauna (comprendiendo, presumiblemente: algunos raros xenophyophoros y esponjas de vidrio o de Venus filtradoras, tales como *Hyalonema* o *Euplectella*; algunos equinodermos móviles sedimentívoros, como erizos de mar, holoturias, ophiuroideos y asteroideos, alimentándose selectivamente en la superficie o sub-superficie) y una infauna dominada por formas excavadoras y tubícolas de grandes poliquetos y equiuroideos; y eventualmente algunos lamelibranquios y pequeños crustáceos intersticiales. Las formas dominantes de la infauna comprenden sedimentívoros selectivos que obtienen su alimento de agregados orgánicos

en superficie. Dado el tamaño grueso de la arena es poco probable que ingieran cantidades apreciables de ésta (como sí lo hacen los sedimentívoros estrictos).

El medio donde se hallan los Paramoudras de Jaizkibel, altamente dinámico, excluiría a formas tubícolas fijas tal como pogonóforos (frecuentes tanto en hot vents como en fondos de lodo de zonas calmas abisales); la escasez de biomasa hace también altamente improbable la presencia de nemertinos predadores. Los equiúridos excavadores, aparte de su morfología, son más propios del fango y arenas fangosas, mientras que los braquiópodos son preferentemente parte de la epifauna o penetran débilmente en el sustrato. Sin excluir la posibilidad de su presencia, resulta menos factible su relación con trazas de Paramoudras en arenas móviles. Por el contrario, los poliquetos presentan una amplia diversidad de formas tubícolas, filtradores y sedimentívoros selectivos, tanto de la epifauna como de la infauna, y muchas familias de este grupo podrían habitar en un medio como el descrito. En adición, sus modos de reproducción, asexuales y sexuales, permiten mayores posibilidades de colonización, recolonización y supervivencia en medios móviles de alta energía y escasez de recursos tróficos. Pero antes de avanzar en este tema es oportuno pasar a revista a los principales rasgos hallados en Paramoudras.

## MORFOLOGIA DE ORGANISMOS EN PARAMOUDRAS Y SU INTERPRETACION BIOLÓGICA

Los Paramoudras hallados en arenisca de la Formación Jaizkibel adoptan diversas formas. En realidad, lo que mejor conocemos es la forma de las concreciones silíceas que envuelven a las trazas fósiles y mucho menos las trazas fósiles en sí (GALAN & MOLIA, 2008; GALAN et al, 2008). De hecho, en muchos casos, en ausencia de la concreción, la traza fósil pasaría desapercibida. Los tubos o madrigueras de los organismos que originaron los Paramoudras son no obstante variados y han generado concreciones variadas (en dimensiones, naturaleza petrográfica, morfología).

Los intentos de clasificar los Paramoudras de Jaizkibel no escapan a un problema paleoicnológico que es general. Como bien señala BRETON (2006), la concreción no es la traza fósil, y el modo de obrar correcto en icnología consiste en describir y denominar la traza fósil y no el conjunto traza-concreción; esta última no es tomada en cuenta, salvo para precisar el contexto sedimentológico y diagenético que ha permitido preservar la traza fósil (= ichnofósil). Pero esto nos dice poco o nada de la posición zoológica de los organismos que formaron los tubos o dejaron sus trazas fósiles. En Jaizkibel hemos hallado ejemplos que presentan grandes similitudes con las descripciones de las siguientes ichnoespecies: *Bathichnus paramoudrae*, *Bathichnus* isp., *Felderichnus multiturbatae*, *Megagyrolithes ardescensis*, *Caletichnus complicatus*, *ParatISOA contorta*; pero no hay una correspondencia total. Además de otros que no guardan relación con ichnotaxa conocidos. Por lo que suponemos que en la mayoría de los casos podrán ser descritos como nuevos ichnotaxa. Refuerza esta idea el hecho de que la mayoría de los ichnotaxa descritos ocurren en creta y tufa (algunos menos en ambientes calci-siliciclásticos) y en su inmensa mayoría son de edades Cretácico hasta base del Paleoceno (Daniense). En Jaizkibel ocurren en arenisca de edad Eoceno temprano a medio. La diferencia temporal (de una o más decenas de millones de años) es presumiblemente significativa para esperar diferencias biológicas específicas. Por el contrario, las diferencias litológicas, no ofrecen razones consistentes para respaldar esto.

Los caracteres diagnósticos de los ichnotaxa, según la bibliografía revisada, se circunscriben básicamente al diámetro y longitud observada de los tubos o madrigueras, su disposición espacial (si comporta tramos verticales, horizontales, inclinados, sinuosos, en U, y sus dimensiones respectivas), si son ramificados o no y cómo (en Y, con ramificaciones laterales, verticales, etc.), y no siempre una breve referencia a la litología de la concreción y de la formación geológica en que fue hallada la muestra que se toma como holotipo, aunque estos últimos no son caracteres diagnósticos.

Preliminarmente teníamos la impresión de que nuestros datos sobre las trazas fósiles eran muy incompletos y resultaba extraordinariamente difícil, dada la dureza y dimensiones de las concreciones silíceas y de la roca-caja adyacente, obtener una idea más ajustada del desarrollo espacial de los tubos (GALAN & MOLIA, 2008). No obstante obtuvimos datos mediante cortes experimentales (secciones transversales y algunas longitudinales) sobre 19 muestras (GALAN et al, 2008). Unido esto a la posición de los orificios en la superficie, y a las relaciones comprobadas entre la forma externa de las concreciones y las trazas fósiles internas en los cortes, permitía inferir desarrollos espaciales, al menos parcialmente. Al tratar de comparar estos datos con los ichnotaxa descritos comenzamos a descubrir que en la mayoría de los casos las descripciones partían de escasos cortes, similares a los nuestros, muchos desarrollos eran inferidos y no contenían observaciones conclusivas; las evidencias se circunscribían a muy cortos desarrollos observados que, adicionalmente, soportaban otras interpretaciones.

Las trazas fósiles de los Paramoudras de Jaizkibel se caracterizan, como en otros Paramoudras, por contener tubos y cordones de escaso diámetro (3 a 8 mm) pero de una considerable longitud (1,5 a 2 m observados; 4 a 8 m interpretados). Los desarrollos observados (verticales y horizontales) alcanzan 1,5 a 2 m. Los interpretados (subhorizontales y oblicuos), 4 a 8 m. No obstante, algunos de los mayores desarrollos pueden ser interpretados como gemaciones o concrecionamientos sucesivos, o como anastomosis de formas contiguas, y no sólo como tubos únicos de gran desarrollo (GALAN et al, 2008).

En la naturaleza actual las madrigueras conocidas de organismos minadores tubícolas marinos son en general de poca profundidad (unos pocos decímetros); en tubos de organismos del epibentos hay desarrollos sobre el sustrato oceánico de hasta 1,5 m. Entre la infauna, los excavadores evolucionan en el primer metro de sedimento. Las mayores trazas actuales de galerías verticales abiertas en sedimentos marinos profundizan 2 m de longitud bajo la superficie del sedimento, con 0,5 a 1,2 mm de diámetro (*Trichichnus* isp.), en turbiditas pelágicas profundas (WEAVER & SCHULTHEISS, 1983).

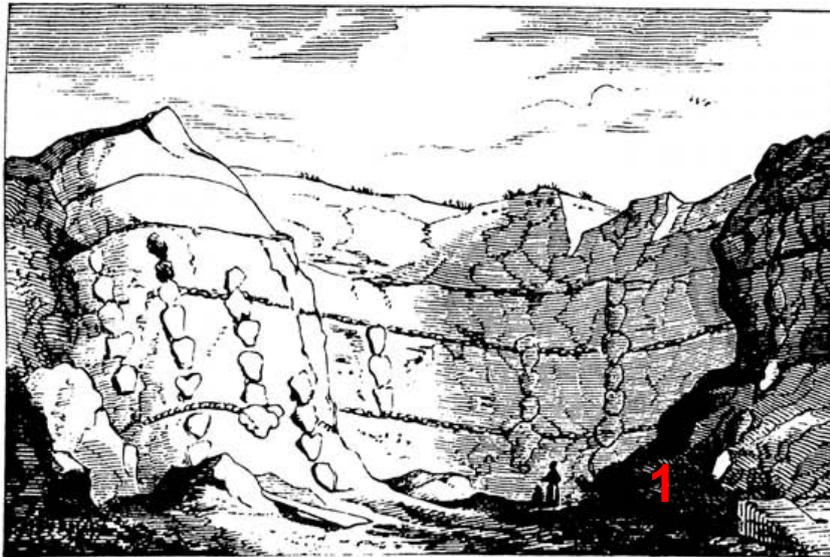


Fig. 3. Reproduction of Mrs. GUNN's drawing of paramoudra columns in Upper Campanian chalk in the quarries on the River Bure near Horstead, Norfolk (LYELL, 1865, fig. 286). The uppermost stratum is Pleistocene gravel resting on an erosion surface which truncates the columns. Lyell interpreted these structures as giant siliceous sponges which rejuvenated periodically as they became buried and thereby kept pace with sedimentation.

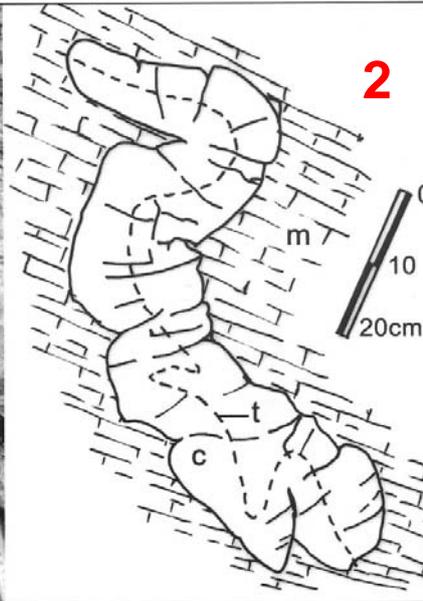
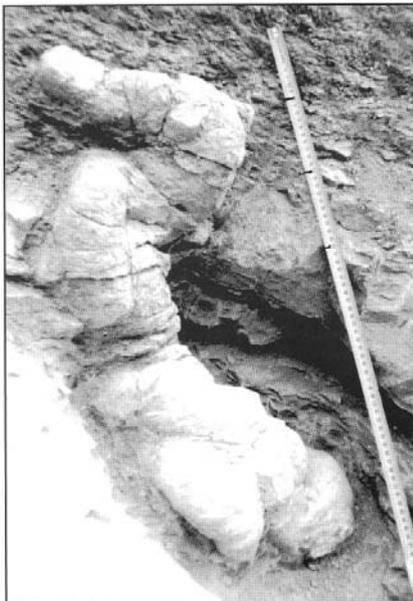
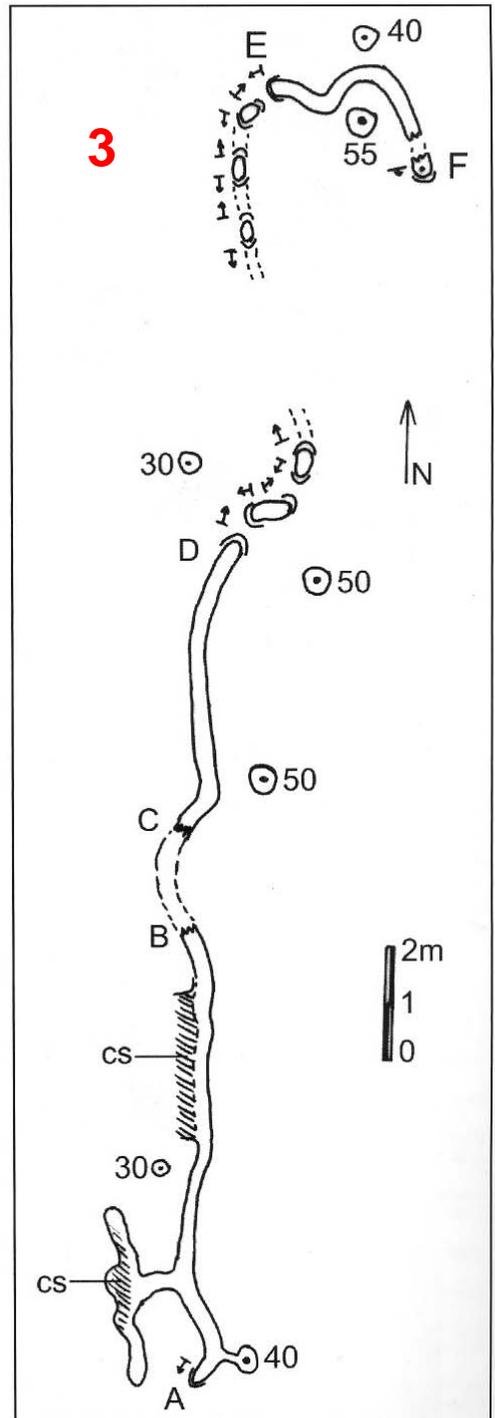


Fig. 3 : Concrétion calcifiée autour d'un *Megagyrolithe ardescensis* Gaillard, 1980. Flavin du Pont de Carajuan, environs de Castellane (Alpes-de-Haute-Provence). Marnes hémipélagiques, Valanginien supérieur, biozone à Verrucosum. Cliché Eric François et schéma interprétatif.  
 c : concrétion carbonatée, riche en glauconio ; m : marnes du Valanginien supérieur ; t : trajet supposé du terrier (tirété) de *Megagyrolithes ardescensis* Gaillard, 1980. Échelle : 20 cm.  
 Calcitized concretion around a *Megagyrolithe ardescensis* Gaillard, 1980. Pont de Carajuan, near Castellane (Alpes-de-Haute-Provence) Hemipélagic marls, Upper Valanginien, Verrucosum biozone. Picture by Eric François and interprétative sketch.  
 c: carbonated concretion; m: marls of the Upper Valanginian; t: inferred location of the burrow of *Megagyrolithes ardescensis* Gaillard, 1980. Scale bar : 20 c



Datos inferidos sobre Paramoudras. (1) Una de las primeras referencias sobre Paramoudras, de Norfolk, Inglaterra (LYELL, 1865). Nótese que se trata de formas columnares superpuestas. (2) Concreción de *Megagyrolithe ardescensis* (GAILLARD, 1980) y traza fósil interpretada, al lado (in: BROMLEY, 1975). Nótese que la traza es inferida y puede interpretarse menos sinuosa y con una ramificación en C. (3) El ejemplo de mayor desarrollo horizontal conocido de *Bathichnus paramoudrae*, de 29 m (in: BRETON, 2006). Las flechas indican el hundimiento de la concreción en el sustrato; CS = coalescencia con una tabla de sílex adyacente; los círculos centrados por un punto simbolizan trazados verticales y el número a su lado su diámetro en cm (el diámetro de los tramos horizontales es de unos 30 cm, aproximadamente). Nótese que los tramos más largos son de 6 m (A-B) y 4,5 m (C-D), y puede también ser interpretado como un conjunto de varios Paramoudras. En adición, la traza fósil no es observada, sino inferida, y puede contener tramos sucesivos.

Las dimensiones inferidas sobre Paramoudras de otras localidades europeas alcanzan máximos de extensión vertical de 9 m y horizontal de 29 m, para *Bathichnus paramoudrae*. Habitualmente han sido reportados valores de desarrollo vertical de 5 m y horizontal del orden de 10-15 m. En su mayoría estos datos han sido inferidos de las formas de las concreciones, pero no observados a lo largo de las trazas, y soportan otras interpretaciones. Veamos a continuación algunos ejemplos.

Las descripciones de Paramoudras abarcan dos grandes tipos morfológicos: (1) masas anulares y (2) formas columnares (cilíndricas, esféricas, espongiiformes); nosotros nos referiremos exclusivamente a las del segundo tipo, ya que en Jaizkibel no han sido halladas masas anulares. Desde las primeras descripciones, varios autores reportaron formas columnares superpuestas. Por ejemplo, ROSE (1862) y LYELL (1865) reportaron de Norfolk, Inglaterra, columnas de seis Paramoudras superimpuestas, que alcanzan 9 m; pero como puede apreciarse en las ilustraciones, cada concreción individual es del orden de 1-1,5 m. Para Maastricht, Holanda, FELDER (1971) describe formas masivas subcilíndricas verticales de 4 m (pero fragmentadas en varios nódulos separados). La recopilación y síntesis de BROMLEY (1975) indica que los tubos individuales no han sido trazados verticalmente más allá de 3 m y horizontalmente 4,5 m; las mayores longitudes, de 6,5 a 8 m, corresponderían a columnas agregadas; su diagnóstico de *Bathichnus paramoudrae* describe una traza vertical de 2-6 mm de diámetro y 5-9 m de largo, con ramas laterales raramente trazables más allá de 10 cm. La más reciente síntesis, de BRETON (2006), describe cilindros de 70 cm de longitud para *Megagyrolithes ardescensis*; de 25-30 cm de largo para *Paratisoa contorta*; Proparamoudras de hasta 1-2 m; y los mayores de un máximo de 19 m y 29,5 m para *Bathichnus paramoudrae*, aunque la traza fósil en realidad no está bien expresada y lo que se distingue es la concreción, fragmentada en tramos; su ilustración (dibujo en Figura 9) muestra tramos máximos de 4 y 7 m, el mayor de ello anastomosado a otras concreciones. Señala que la morfología de un Paramoudra medio es de un diámetro de 30-60 cm y una longitud observada de 40-60 cm; a veces algo más para las formas cilíndricas verticales; y han sido inferidos (por la forma externa de la concreción, no por haber observado la traza fósil) longitudes de hasta 20 m en Paramoudras horizontales. Los tubos axiales tienen típicamente de 0,5 a 1 cm de diámetro y están desprovistos de bioglifos o de textura interna particular.

Los ejemplos de Jaizkibel corresponden a este tipo de descripciones, aunque el diámetro predominante de los tubos es de 3-8 mm. Hay unos pocos ejemplos de tubos de gran diámetro (15 mm) en el techo del estrato superior de la secuencia. También son por demás frecuentes las bifurcaciones o gemaciones, con formas en Y, en T, en U, invertidas, en ramas paralelas o en espiral muy próximas entre sí, en T's horizontales, además de trazas simples, rectilíneas o sinuosas. Diversos ejemplos son presentados, con ilustraciones detalladas, en trabajos anteriores (GALAN et al, 2008; GALAN & MOLIA, 2008), a los que remitimos al lector para su consulta. Adicionalmente es de destacar que si bien muchas veces la concreción contiene la traza fósil (terminada en orificios, a menudo con espículas, en su superficie), encontramos ejemplos en que pudimos seguir la traza fósil de los tubos (sin concrecionamiento envolvente) por encima y debajo de los Paramoudras (generalmente esféricos). Como bien señala BROMLEY et al. (1975), las terminaciones superiores convincentemente nunca han sido observadas, ya que es difícil esperar que las bocas de las madrigueras sobre el suelo oceánico puedan ser preservadas; los tramos superiores de las madrigueras probablemente están en zona oxigenada, sobre la interfase redox, y no es de esperar que la diagénesis de la glauconita pueda continuar bajo tales condiciones hasta el piso oceánico; tampoco han sido registradas terminaciones distales, lo que puede ser debido al debilitamiento progresivo de la mineralización tanto en las ramas laterales como en profundidad.

Esto sugiere que en muchas ocasiones las trazas de los ichnofósiles deben alcanzar longitudes incluso mayores que las reportadas para las concreciones. Sin descartar que pueda tratarse de sucesivos desarrollos, no es menos cierto que, en general, se trata de tubos o madrigueras extraordinariamente largas en comparación con sus débiles diámetros (en una proporción diámetro-longitud de 1:400 a 1:800 en Jaizkibel y de un máximo de 1:2.000 en las inferidas por BROMLEY et al, 1975). Por lo tanto, desde un punto de vista biológico, se trata de tubos de organismos muy elongados. En la interpretación icnológica se ha tratado de hallar una correspondencia entre estas proporciones y las del animal que las originó. Nuestras observaciones para Jaizkibel y su interpretación biológica sugieren por el contrario que los animales pueden ser mucho menores que los tubos y, en los grupos zoológicos antes considerados, tubos de 1-2 m de longitud pueden ser construidos y habitados por animales de unas decenas de cm de largo, que se refugian en el interior de los tubos. Esto equivale a decir que si bien las trazas fósiles de los tubos, o las concreciones silíceas de los Paramoudras, puede tener extensos desarrollos, los animales que las originan no tienen porqué ser extraordinariamente largos, dado que organismos de menores longitudes pueden desplazarse a lo largo de tubos considerablemente más largos que ellos, lo que es muy frecuente en poliquetos que se alimentan en superficie y se refugian de las perturbaciones en la parte baja de los tubos, o incluso de aquellos que generan corrientes de agua hacia el interior y se alimentan dentro de los tubos.

En Jaizkibel, las paredes glauconitizadas de los tubos alcanzan espesores de 0,2-0,5 mm. La glauconita es el mineral verde predominante en la composición de los tubos de Paramoudras; su espesor representa sólo aproximadamente las paredes de los tubos; exámenes atentos permitieron definir que comprende sus límites internos, mientras que la capa externa es de la propia roca de la concreción (BROMLEY et al., 1975). El diámetro del relleno del cordón parece corresponder a la madriguera en sí de los organismos y alcanza 2-6 mm (hay casos de hasta 8 mm), y puede adelgazarse en forma de filamento de menor diámetro. La glauconitización de las ramas laterales se debilita a medida que aumenta la distancia al tubo axial. El diámetro de estas ramas raramente excede 3,8 mm y comúnmente se aplanan lateralmente por compactación o colapso. Ello sugiere que los tubos en sí son de cierta consistencia y espesor (no se trata de excavaciones o huellas como en los burrows o trails correspondientes a bioturbaciones, sino de auténticas construcciones orgánicas). Ello es por demás consistente con la

movilidad y características de las turbiditas arenosas de Jaizkibel, medio de alta energía y dinamismo, que requiere cierta solidez y consistencia de los tubos, para no ser destruidos y poder dejar trazas fósiles.

Entre los Paramoudras de Jaizkibel hay conclusiva evidencia para soportar que lo que se conserva y mineraliza son fundamentalmente los tubos (no organismos), constituidos de materiales orgánicos, y con disímiles rellenos o contenidos de materia orgánica, que puede corresponder a los restos orgánicos de individuos y de sus producciones. Adicionalmente, fuera de los tubos, puede haber también restos orgánicos diversos, como lo prueba las inclusiones dispersas de glauconita y otros minerales. El concrecionamiento que genera los Paramoudras ocurre en zona reductora, a débil profundidad de enterramiento (inferior a 10 m de espesor de sedimentos) y en momentos tempranos de su diagénesis (relativamente poco después de la deposición de los sedimentos), cuando el resto del sustrato no estaba aún consolidado.

Esto permite postular para los Paramoudras de Jaizkibel la siguiente interpretación. Dada la granulometría de las arenas y su profundidad abisal, la frontera redox estaría situada próxima a la superficie del fondo oceánico, probablemente a unos 0,5 á 1 m de profundidad, comenzando aquí la zona anóxica. A esta sigue en profundidad una zona de sulfato reducción y otra más profunda de metanogénesis. Los tubos de los organismos vivos se extenderían entre la superficie y 2-3 m de profundidad. Las sucesivas descargas de arenas y su movilidad lateral, producirían en el tiempo sucesivos desarrollos, verticales y horizontales. Las bifurcaciones halladas pueden corresponder tanto a galerías y tubos excavados y construidos sucesivamente por los mismos individuos, o a estolones y gemaciones producto de reproducción asexual. Con un espesor algo mayor de sedimentos, quedarían enterrados tubos y restos orgánicos en la zona de sulfato-reducción. En todo caso, los tubos (activos y abandonados) oxigenan la zona reductora. La materia orgánica mineralizada progresivamente como glauconita, difunde a partir de los tubos u otros agregados orgánicos, produciendo el concrecionamiento silíceo, a expensas de los gradientes redox generados en el medio. A medida que aumenta el espesor de sedimentos con sucesivas descargas de turbiditas, los organismos se desplazan, generando nuevos tubos, vertical y lateralmente, que darán lugar a progresivos niveles con Paramoudras. Las trazas que hoy observamos, desigualmente, sostienen esta interpretación. Las concreciones silíceas generadas al mismo tiempo permiten la aglutinación y coalescencia de formas, por demás frecuentes en Jaizkibel, las cuales han dado lugar a complejos diseños, con figuras articuladas y conjugadas en formas que recuerdan a gusanitos, tortugas, focas tendidas, ristras de salchichas, ánforas y un largo etcétera (ver: GALAN & MOLIA, 2008; GALAN et al, 2008).

En muchos ejemplos de Jaizkibel se encuentran trazas de tubos de similar diámetro, envueltas por concreciones silíceas cuyo diámetro y forma son por demás variables, alcanzando diferentes dimensiones. Es altamente probable que esta diversidad corresponda a variables químicas (y mineralógicas) involucradas en el concrecionamiento, para distintas situaciones de equilibrio, y no a diferencias taxonómicas entre organismos.

Desde un punto de vista biológico, de los grupos zoológicos citados (tanto por su morfología, características de sus tubos, y modos de reproducción), concluimos que los que mejor llenan los requisitos para generar las trazas observadas son poliquetos tubícolas. Eventualmente, algunos ejemplos de trazas simples, sin bifurcaciones ni ramificaciones, podrían corresponder morfológicamente a pogonóforos, nemertinos, y equiuroideos, pero biológicamente esto es menos probable.

## INTERPRETACION ECOLOGICA E IMPLICACIONES TAXONOMICAS

Los Paramoudras son obviamente el resultado de procesos geoquímicos de concrecionamiento, ocurridos en momentos tempranos de la diagénesis de las areniscas. Pero el entero proceso está comandado por la existencia de macroorganismos en el sedimento, es decir, es un proceso que tiene una raíz biológica, a diferencia de los procesos inorgánicos, o asociados sólo a actividad bacteriana, ampliamente predominantes en la formación de otras concreciones y nódulos.

La razón de mayor peso para descartar a los pogonóforos residiría en que a menudo construyen sus tubos no enfeudados en el sedimento sino sobre él, o con sólo su parte basal enterrada; los animales no están libres dentro de los tubos sino fijos por sus bases; su disposición en el bentos es relativamente estática, lo que contrastaría con el dinamismo de las turbiditas arenosas; y por último, no se conocen bifurcaciones en los tubos de este grupo (sí anastomosis o superposiciones, como en percebes) y no poseen reproducción asexual (uno de los principales mecanismos para generar estolones y gemaciones).

En equiuroideos y braquiópodos, su morfología más común es mucho menos elongada que lo requerido para las trazas observadas. En adición, las formas de la infauna suelen habitar en los centímetros más superficiales del sedimento, carecen de reproducción asexual y sus tubos no poseen ramificaciones.

Los nemertinos sí tienen reproducción asexual, llegan a ser extraordinariamente elongados, y disponen de mecanismos de regeneración y resistencia al ayuno sorprendentes. Probablemente estén representados en estratos lutíticos de la serie flysch y tal vez muchas trazas de *Fucoides* se deban a ellos. Pero como argumentos en su contra están los siguientes: poseen cuerpos muy blandos y son más excavadores que constructores de tubos, o al menos de tubos consistentes, y es poco probable que pudieran habitar en arenas gruesas y móviles, donde fácilmente podrían resultar triturados; además son básicamente carnívoros y, como ha sido dicho, la baja biomasa de las turbiditas abisales es muy poco probable que pueda mantener un nivel trófico de predadores. De todos modos, tal argumento no es concluyente.

El conjunto de evidencias y posibilidades, biológicas y ecológicas, inclina la balanza a que se trata mayoritariamente de poliquetos; sin descartar en forma absoluta la ocurrencia minoritaria de representantes de otros grupos zoológicos.



Detalles de orificios, cavidades y cordones, centrados sobre el polo superior de Paramoudras verticales que afloran del piso. Nótese la cavidad (o funda envolvente) en torno al cordón en las geoformas seccionadas por cortes naturales.



Grandes Paramoudras cilíndricos, con desarrollos serpentiformes subhorizontales, de hasta 6-8 m de largo. Nótese las bifurcaciones y estrangulamientos, que sugieren gemaciones sucesivas (arriba). Paramoudras predominantemente esféricos, conjugados o anastomosados en figuras complejas, que recuerdan tortugas y animales diversos. El ancho aproximado de las imágenes es de 8 m.

Los datos expuestos en apartados previos permiten inferir ciertas condiciones paleo-ecológicas. El ambiente en que vivían los macroorganismos que están en el origen de los Paramoudras de Jaizkibel reúne una serie de peculiaridades. Es un ambiente abisal, de alta energía, con descargas de turbiditas. Los sedimentos eran arenas de grano medio a grueso, muy móviles, depositadas a considerable profundidad, en una región tectónicamente muy activa, y probablemente también barrida por corrientes de fondo.

Es además probable la ocurrencia durante el Eoceno de convección hidrotermal, bajo el relleno de turbiditas, lo que podría dar lugar a emisiones hidrotermales o incluso a chimeneas submarinas con emisiones de sulfuro de hidrógeno. En torno a ellas, como ocurre en torno a los hot vents, puede exacerbarse la proliferación de raros organismos y bacterias capaces de utilizar directa o indirectamente las emisiones de sulfuros. En zonas más alejadas de estas fuentes, cualquier resto orgánico o partícula mineral distinta podría también servir de núcleo catalizador de las reacciones que producen cannonballs, concreciones esféricas muy frecuentes en las areniscas de Jaizkibel (GALAN & MOLIA, 2008; GALAN & RIVAS, 2009). Esta hipótesis resulta atractiva porque encaja con la complejidad tectónica que presenta la cuenca Eocénica del País Vasco. La región de estudio ocupa actualmente una posición compleja entre la cordillera de subducción del margen noribérico y la cadena de colisión de los Pirineos. La zona de rifting en que se produjo la apertura del Golfo de Vizcaya fue luego seguida de fases compresivas, durante la orogénesis pirenaica, que dejan abierto un amplio margen para la ocurrencia de fenómenos geotérmicos e hidrotermales bajo el relleno de turbiditas Eocenas.

El clima entonces era tropical, con aguas más cálidas que hoy. Se estima que la temperatura de las aguas de superficie era 12°C más alta y la de las aguas abisales del orden de 8°C más altas que hoy (HAMBREY & HARLAND, 1981). La comunidad de organismos capaz de poblar un medio semejante y mantenerse en él, con bajos recursos tróficos, probablemente incluye a grupos expansivos, que estaban entonces en pleno proceso de colonizar los ambientes abisales a partir de la mud-line o del talud.

Las arenas Eocenas, litificadas como arenisca, emergieron pocos millones de años después, para el Eoceno final, hace 40 millones de años. La secuencia sedimentaria suprayacente a lo que es hoy la Formación Jaizkibel, probablemente de varios miles de metros de espesor, ha desaparecido por erosión y denudación superficial tras la emersión del territorio al levantarse la cadena Pirenaica. Así que las condiciones de existencia de los organismos que originaron los Paramoudras se extienden también sobre un lapso temporal global del orden de 10 millones de años, entre 54 y 45 millones de años antes del presente.

En el interior de la secuencia de turbiditas, los estratos gruesos de arenisca están separados unos de otros por intercalaciones delgadas de lutitas. Lo que implica cambiantes condiciones ecológicas sobre períodos más breves, ya que la fauna bentónica de los fondos arcillosos incluía comunidades de organismos diferentes, como lo sugiere tanto su ecología como las trazas encontradas de bioturbaciones. Es probable que en ambos casos, las distintas y sucesivas capas hayan podido ser recolonizadas a partir de formas larvarias de áreas contiguas y zonas del talud. También sugiere un predominio de especies estrategas de la r o generalistas, más que de especies conservadoras especializadas o estrategas de la K, o en todo caso, de seres con una estrategia de vida de adversidad (estrategia de la A) pero con mecanismos de supervivencia y recolonización adecuados para el dinamismo de los sedimentos, sujetos a condiciones hidrodinámicas muy activas, con descargas sucesivas de arenas, de gran turbulencia, producto de los continuos deslizamientos y las corrientes de turbidez.

Taxonómicamente, los datos presentados implican que los géneros y especies de poliquetos entonces vivientes en las arenas de Jaizkibel difieren de los de las especies biológicas que generaron los ichnotaxa descritos para Paramoudras de otras localidades europeas, y difieren así mismo de las especies actuales que viven en zonas abisales. Sin embargo, a nivel de familia y taxa superiores, pueden corresponder y lo más probable es que correspondan a familias y grupos taxonómicos superiores hoy existentes, bajo similares condiciones ecológicas, en otras regiones del globo.

Las familias de poliquetos más probables pueden corresponder o serían muy afines a *Scalebrigmatidae*, *Chrysopetalidae*, *Dorvilleidae*, *Paraonidae*, *Sabellidae*, y *Serpulidae*. Discriminar su mayor o menor proximidad taxonómica a algunos de estos taxa no resulta posible. Ya que ni tan siquiera contamos con sus tubos, sino sólo con las trazas mineralizadas que han quedado de ellos, tras sufrir una serie de transformaciones, que estamos lejos de poder entender en sus detalles.

Creemos, no obstante, que el enfoque dado constituye una buena aproximación ecológica, desigualmente fundada, sobre la naturaleza y posición sistemática de los organismos involucrados en la génesis de las inusuales concreciones silíceas que constituyen los Paramoudras de Jaizkibel.

## CONCLUSIONES

En la arenisca de Jaizkibel se encuentran algunos de los ejemplos mejor preservados de Paramoudras a nivel mundial. Su diversidad de formas resulta elevada y estéticamente notable. La dureza de las concreciones y de la roca caja adyacente es sin embargo un obstáculo para poder apreciar en toda su amplitud el desarrollo espacial de las trazas fósiles de los tubos de los organismos, la cual debe ser en gran parte inferida o interpretada a partir de tramos fragmentarios, realmente observados. Pero las condiciones ecológicas del medio y la biología de los organismos de la infauna del bentos abisal que están en el origen de los Paramoudras, ofrece múltiples indicios y pistas para una aproximación biológica a la naturaleza de estos, aspectos que han sido desarrollados a lo largo de este trabajo.

Por medio de una labor de comparación y descarte progresivo, llegamos a concluir que los organismos más probables para generar los Paramoudras de Jaizkibel han sido poliquetos tubícolas. Muy probablemente pertenecientes o afines a las familias *Scalebrigmatidae*, *Chrysopetalidae*, *Dorvilleidae*, *Paraonidae*, *Sabellidae*, o *Serpulidae*. No se descarta que, minoritariamente, algunas trazas simples correspondan a individuos de otros grupos taxonómicos. A lo largo del texto es discutida la biología, paleoecología, y morfología de los grupos zoológicos involucrados. El trabajo ofrece una amplia visión sobre el conjunto de aspectos y factores involucrados en la génesis de los Paramoudras recientemente descubiertos en Jaizkibel e Igueldo.

## AGRADECIMIENTOS

A Luis Viera, por sus útiles comentarios y aportes bibliográficos. De modo especial a Marian Nieto, José Rivas y Marider Balerdi por su continuada ayuda en las exploraciones del pseudokarst de la Formación Jaizkibel y en los trabajos de campo. A Michel Molia, descubridor de las primeras muestras en Jaizkibel e infatigable prospector. A todos los colaboradores y amigos que en distintas ocasiones nos acompañaron en las prospecciones de los litorales de Jaizkibel, Ulía e Igueldo, contribuyendo con su aporte.

## BIBLIOGRAFIA

- BOGGS, S. 1995. Principles of Sedimentology and Stratigraphy. Ed. Prentice Halls Inc., London, 2ª Ed.
- BRETON, G. 2006. Paramoudras et autres concrétions autour d'un terrier. Bull. Inf. Géol. Bass. Paris, 43 (3): 18-43.
- BROMLEY, R.G.; SCHULZ, M. & N. B. PEAKE. 1975. Paramoudras: giant flints, long burrows and the early diagenesis of chalks. Mus. Min. et Geol. Univ. Copenhagen, Comm. Paleontol., 224: 1-31 + 5 plates.
- CAMPOS, J. 1979. Estudio geológico del Pirineo vasco al W del río Bidasoa. Munibe, Soc. Cienc. Aranzadi, 31(1-2): 3-139.
- CENDRERO, O; BÜCHERL, W.; RIOJA, E. & G. N. WOLCOTT. 1971. Zoología Hispanoamericana: Invertebrados. Ed. Porrúa, México, 1151 pp.
- COCKS, L. R. M. & A. PARKER. 1981. The evolution of sedimentary environments. In: Cocks, L.R.M. The Evolving Earth. British Museum (Natural History), Cambridge Univ. Press, II (4): 47-62.
- DFO - Department of Fisheries and Oceans. 2008. Resumen en la web del proyecto del sumergible Ropos efectuado en 2007 en el Atlántico Norte. DFO & Besfort Institute of Oceanography, DFO Newfoundland & Memorial University, Canadá. Report 2007, 8 pp & photographs.
- ERWIN, D. H.; VALENTINE, J. W. & J. J. SEPKOSKI. 1987. A comparative study of diversifications events: the early Palaeozoic versus the Mesozoic. Evolution, 41 (6): 8-52.
- FELDER, W.M. 1971. Een bijzondere vuursteenknol. Grondboor en Hamer, 2: 30-37.
- GALAN, C. 1993. Fauna Hipógea de Gipuzcoa: su ecología, biogeografía y evolución. Munibe (Ciencias Naturales), Soc. Cienc. Aranzadi, 45 (número monográfico): 1-163.
- GALAN, C. & M. MOLIA. 2008. ¿Geología o Paleontología? Las concreciones esféricas con perforaciones tubulares: Nuevos ichnotaxa de Paramoudras (Pseudokarst en arenisca del flysch Eoceno, Jaizkibel, Gipuzkoa). Pag. web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 43 pp.
- GALAN, C. & J. RIVAS. 2009. Hallazgo de Proparamoudras en un acantilado del litoral central del monte Ulía (Punta Atalaya, flysch Eoceno de San Sebastián, País Vasco). Pag. web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 25 pp.
- GALAN, C.; J. RIVAS & M. NIETO. 2007. Pseudokarst en arenisca del flysch costero Eoceno, Gipuzkoa. Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 44 pp. + Pag web Cota0.com, Art. Cienc. en PDF, 44 pp.
- GALAN, C.; J. RIVAS & M. NIETO. 2008. Estructuras de corriente en turbiditas del flysch Eoceno. Pseudokarst en arenisca, Gipuzkoa (País Vasco). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 32 pp.
- GALAN, C.; M. MOLIA; M. NIETO & J. RIVAS. 2008. Nuevos datos sobre Paramoudras y concreciones relacionadas en Jaizkibel e Igueldo (Pseudokarst en arenisca del flysch Eoceno, Gipuzkoa). Pag web aranzadi-sciences.org, Archivo PDF, 44 pp.
- GRASSÉ, P. P.; POISSON, R. A. & O. TUZET. 1961. Zoologie I: Invertébrés. Précis de Sciences Biologiques sous la direction du P.P. Grassé. Masson et Cie Editeurs, Paris VI, 920 pp.
- HAMBREY, M. & W. HARLAND. 1981. The evolution of climates. In: Cocks, L.R.M. The Evolving Earth, British Museum (Natural History), Cambridge Univ. Press, III (9): 137-152.
- HESSE, R.; W. C. ALLEE & K. P. SCHMIDT. 1951. Ecological animal geography. Wiley Ed., New York, 689 p.
- HOLMES, A. 1965. Principles of physical geology. Nelson Ed., London & Edinburgh, 1288 pp.
- JEREZ MIR, L.; ESNAOLA, J. & V. RUBIO. 1971. Estudio Geológico de la Provincia de Guipúzcoa. Mem. IGME (Inst. Geol. y Min. España), Tomo 79, Madrid, 130 pp + Fotograf.
- JOERGESEN, C. B. 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, 559 p.
- KEMPE, D. R. C. 1981. Deep ocean sediments. In: Cocks, L.R.M. The Evolving Earth. British Museum (Natural History), Cambridge Univ. Press, III (7): 103-120.
- KRUIT, C.; BROUWER, J. & P. EALEY. 1972. A Deep-Water Sand Fan in the Eocene Bay of Biscay. Nature Physical Science, 240: 59-61.
- LEVIN, L. A. & C. DIBACCO. 1995. Influence of sediment transport on short-term recolonization by seamount infauna. Mar. Ecol. Prog. Ser., 123: 163-175.
- LEVIN, L. A. & A. J. GOODAY. 1992. Possible roles for xenophyophores in deep-sea carbon cycling. In: G.T. Rowe & V. Pariente (Editors). Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle. Kluwer, Dordrecht, pp: 93-104.
- LEVIN, L. A. & C. L. THOMAS. 1988. The ecology of xenophyophores (Protista) of eastern Pacific seamounts. Deep-Sea Res., 35: 2003-2027.
- LEVIN, L. A. & C. L. THOMAS. 1989. The influence of hydrodynamic regime on infaunal assemblages inhabiting carbonate sediments on central Pacific seamounts. Deep-Sea Res., 36: 1897-1915.
- LEVIN, L. A.; L. D. MCCAINN & C. L. THOMAS. 1991. The ecology of polychaetes on deep seamounts in the eastern Pacific Ocean. Ophelia, 5: 467-476.

- LEVIN, L. A.; G. R. PLAIA & C. L. HUGGETT. 1994. The influence of natural organic enhancement on life histories and community structure of bathyal polychaetes. In: C. Young & K. Eckelbarger (Editors). *Reproduction, Larval Biology, and Recruitment of the Deep-Sea Benthos*. Columbia Univ. Press, New York, pp: 261-282.
- LYELL, C. 1865. *Elements of geology*. London: Murray, 6<sup>th</sup> edition, 794 p.
- MADSEN, F. JENSENIUS. 1961. On the zoogeography and origin of the abyssal fauna in view of the knowledge of the Porcellanasteridae. *Zool. Mus., Copenhagen*, 15. 6. 61. 600. 550. Report. 42 pp. *Galathea*, vol 4: 177-218.
- MARGALEF, R. 1967. El ecosistema. In: Margalef et al. (Editores). *Ecología Marina*. Fundación La Salle Cienc. Nat., Caracas, 377-453.
- MARGALEF, R. 1967. Ritmos, fluctuaciones y sucesión. In: Margalef et al. (Editores). *Ecología Marina*. Fundación La Salle Cienc. Nat., Caracas, 454-492.
- MARGALEF, R. 1976. Paralelismo entre la vida de las cavernas y la de las grandes profundidades marinas. *Bol. Soc. Hist. Nat. Baleares*, 21: 10-20.
- MARSHAL, N.B. 1954. Aspects of Deep-Sea Biology. In: Madsen & Jensenius. *On the zoogeography and origin of the abyssal fauna in view of the knowledge of the Porcellanasteridae*. *Galathea*, vol 4: 177-218.
- MUTTI, E. 1985. Turbidite systems and their relations to depositional sequences. In: *Provenance from arenitas*. Proceeding Nato-Asi meeting, Cetraro-Cosenza, Italy. Reidel Publ. Co., Dordrecht, Netherlands, 65-93.
- MURRAY, J. 1896. The general conditions of existence and distribution of marine organisms. - C. R. Troisième Congr. Int. Zool., Abstracts.
- NELSON, C.; F. SCHELLENBERG; P. KING; B. RICKETTS; P. KAMP; G. BROWNE & K. CAMPBELL. 2004. Note on paramoudra-like carbonate concretions in the Urenui Formation, North Taranaki: possible plumbing system for a Late Miocene methane seep field. 2004 New Zealand Conference Proceedings, 7-10 March 2004, pp: 1-5.
- PATERSON, G.; WILSON, G.; COSSON, N. & LAMOUNT, P. 1998. Hessler and Jumars (1974) revisited: abyssal polychaete assemblages from the Atlantic and Pacific. *Deep-Sea Res.*, 45: 225-251.
- PETZALL, W. 1967. Sedimentación marina. In: *Ecología Marina*. Margalef et al. (Editores), Fundación La Salle Cienc. Nat., Caracas, 35-66.
- RODRIGUEZ, G. Las comunidades bentónicas. In: *Ecología Marina*. Margalef et al. (Editores). Fundación La Salle Cienc. Nat., Caracas, 563-600.
- ROGERS, A. D. 1994. The biology of seamounts. *Adv. Mar. Biol.*, 30: 305-350.
- ROSE, C. B. 1862. On the Cretaceous Group in Norfolk. *Proc. Geologists' Assoc.*, London, 1: 226-237.
- ROSELL, J. 1988. Ensayo de síntesis del Eoceno sudpirenaico: El fenómeno turbidítico. *Rev. Soc. Geol. España, Márgenes continentales de la Península Ibérica*, Vol. 1 (3-4): 357-364.
- THORSON, G. 1960. *Perspectives in Marine Biology*. Ed. Buzzati-Traverso, Univ. California Press, Berkeley & Los Angeles, pp: 67-86.
- VAN VLIET, A. 1982. Submarine fans and associated deposits in the Lower Tertiary of Guipúzcoa (Northern Spain). Thesis Doct., Univ. Utrecht, Netherlands, 180 pp.
- WEAVER, P. & P. SCHULTHEISS. 1983. Vertical open burrows in deep-sea sediments 2 m length. *Nature*, 301: 329-331.