

# Revisitant *Umbichnus inopinatus* Martinell et al. 1999, una perforació enigmàtica a la xarnera de bivalves heteroconquis

Jordi Martinell<sup>1</sup> & Rosa Domènech<sup>2</sup>

1. Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio). Dpt. d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines, Facultat de Ciències de la Terra, Universitat de Barcelona. jmartinell@ub.edu

2. Institut de Recerca de la Biodiversitat (IRBio). Universitat de Barcelona. rosa\_neogen@gmail.com

*Umbichnus inopinatus* és una incnoespècie nominada per Martinell et al. (1999). Aquesta perforació en forma de sac apareix en la xarnera de nombroses espècies de bivalves heteroconquis des del Paleocè fins a l'actualitat. Tanmateix, no es coneix el seu productor i s'atribueix a algun grup de cucs comensals. S'han distingit dues morfologies bàsiques que varien entre elles: una de perfil lineal i una altra de perfil arraïmat. S'ha esmenat, per tant, la diagnosi inicial.

En aquest treball es reporta la seva presència en 85 espècies de bivalves a partir de la revisió de diverses col·leccions malacològiques i de la bibliografia publicada. La repartició geogràfica d'*U. inopinatus* i, per tant, del seu productor ha augmentat des del Paleocè (present a 2 espècies de bivalves). La major diversitat d'hostes s'ha observat al Miocè amb 28 espècies, mentre que del Pliocè han estat 21 espècies. Actualment, els hostes detectats pertanyen a 10 espècies diferents.

Es proposen unes rutes de colonització des de les costes paleocenes del nord de França i la expansió per les conques eocenes europees i nord-americanes. Al Miocè arriba a les costes sud-americanes i, al Pliocè, a les de Califòrnia. Al Quaternari estaria limitat a zones de mars freds, però a l'actualitat es troba a gran part dels oceans.

Mots clau: bioerosió, *Bivalvia*, Cenozoic, paleobiogeografia.

## Revisiting *Umbichnus inopinatus*, an unassigned perforation in heteroconchia bivalve hinges

*Umbichnus inopinatus* is an ichnospecies named by Martinell et al. (1999). The sac-shaped perforation appears in the hinge of numerous species of heteroconch bivalves from the Paleocene to the present day. However, what produced it is unknown and is attributed to some group of commensal worms. Two basic morphologies have been distinguished, one with a linear profile and the other with a bunched profile. The initial diagnosis has therefore been amended.

This paper reports its presence in 85 species of bivalves, based on the review of several malacological collections and the published bibliography. The geographical distribution of *U. inopinatus*, and therefore of its producer, has increased since the Paleocene (present in 2 bivalve species). The greatest diversity in host species has been observed in the Miocene with 28 species, while in the Pliocene 21 species have been identified. At present, it is thought that hosts belong to 10 different species.

Colonization routes from the Paleocene coasts of northern France and expansion through the European and North American Eocene basins are proposed. During the Miocene it reached the coasts of South America and, in the Pliocene, those of California. In the Quaternary it would have been limited to areas of cold seas, but nowadays is found in a large part of the oceans.

Keywords: Bioerosion, *Bivalvia*, Cenozoic, Palaeobiogeography.

Martinell, *et al.* (1999) van descriure i nominar com *Umbichnus inopinatus* una estructura de bioerosió amb forma de sac que es troba de manera recurrent en la conquilla de certes espècies de bivalves marins heteroconquis, tant actuals com del registre fòssil. *U. inopinatus* talla de forma simètrica ambdues valves de les conquilles per sota de l'àrea lligamentosa (Fig. 1). Es tracta d'una posició inusual però constant a la xarnera dels hostes. Les espècies reconegudes com a hostes quan es publicà l'article esmentat eren 31, però aquesta xifra ha anat augmentant en posteriors recerques fins a 85, de manera que semblava necessari repassar la icnoespècie, revisar-ne la incidència coneguda i tractar d'extreure'n més informació.

Una bona part de la informació que s'ha pogut afegir en aquest treball prové de la revisió de les publicacions clàssiques en el camp de la paleo-malacologia, que suposen un deversall d'informació molt valuosa, tant pels comentaris que s'hi troben com per tota la detallada iconografia que acompanya els textos o que n'és l'objecte principal. Aquesta constatació fa reflexionar sobre la necessitat de no menystenir mai aquestes publicacions antigues per aprofitar al màxim els coneixements dels autors antics.

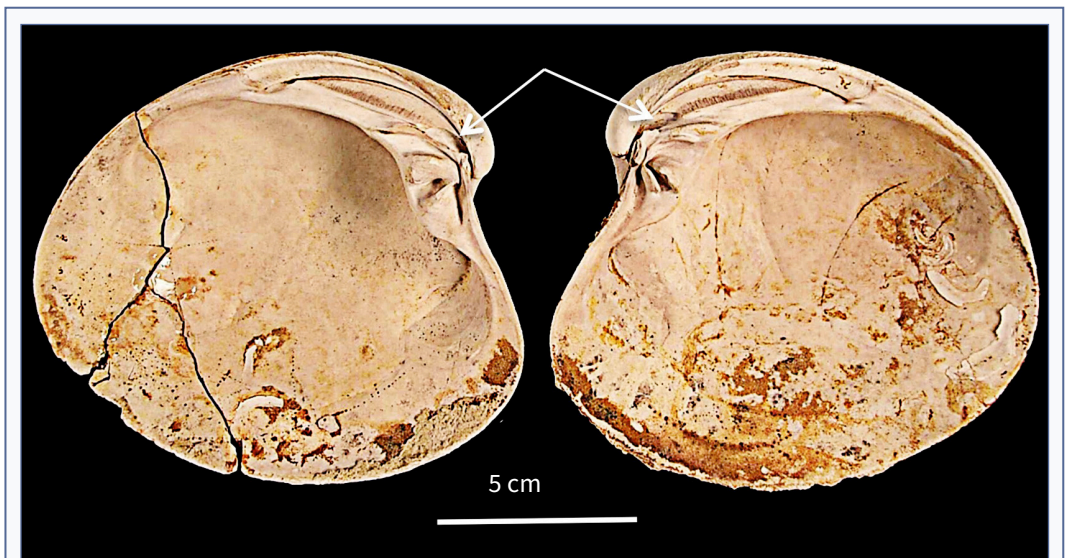
Doncs, en el present article s'actualitza la informació morfològica (incloent-hi un petit estudi biomètric), es modifica la diagnosi prèvia de la icnoespècie, es corregeix un error taxonòmic relatiu a l'hoste de l'holotip, es revisa i s'actualitzen les dades de distribució temporal i geogràfica de la traça i es proposen unes rutes de colonització del productor deduïdes a partir de la seva activitat perforant.

Per a informació general sobre icnologia i bioerosió es remet el lector, per exemple, a Martinell (1989) i Martinell & Domènech (2022).

## Material i mètodes

El material utilitzat en aquest estudi prové de tres fonts diferents:

1. Les mostres recollides directament pels autors a nombrosos jaciments de la conca neògena mediterrània i àrees limítrofes, a jaciments neògens de la costa atlàntica nord i sud-americana, i les mostres procedents dels sediments pleistocens dels canyons submarins de la plataforma marina catalana. Aquests materials actualment formen part, bé de les col·leccions paleontològiques del Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MCNB) (col. Martinell-Domènech), bé de la col·lecció

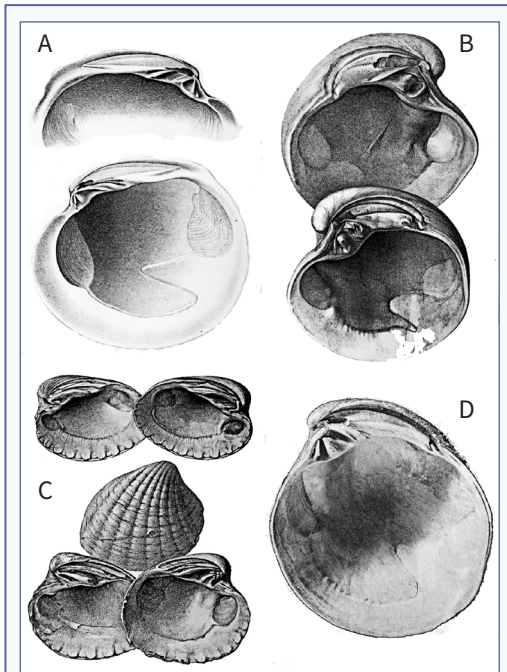


**FIGURA 1.** Locotip d'*Umbichnus inopinatus* en una conquilla de *Pelecya gigas*, Pliocè inferior, Lucena del Puerto (Huelva, Andalusia). Les fletxes indiquen la posició de la perforació.

Locotype of *Umbichnus inopinatus* in a *Pelecya gigas* shell, Lower Pliocene, Lucena del Puerto (Huelva, Andalusia). Arrows indicate the position of the perforation.

icnològica de la Universitat de Barcelona (UB).

2. Les col·leccions de mol·luscs fòssils i actuals dipositades en les següents institucions: Museu Geològic del Seminari Conciliar de Barcelona (MGSCB), Museo Paleontológico de Estepona (MPE) (Andalusia), Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) (Paris), Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB) (Brusel·les) i Florida Museum of Natural History (FMNH) (Gainesville, Florida).



**FIGURA 2.** Exemples d'*Umbichnus inopinatus* figurats en la bibliografia dels segles XIX i XX. **A:** *Dosinia concentrica*, (Làmina 1, Fig. 2-3) a Agassiz (1845) (en la monografia no consta ni la localitat ni l'edat); **B:** *Pelecypora gigas*, a Dollfus et al. (1903-1904) (Làm. X, Figs. 1-2), Tortonià (Miocè), Cacela (Algarve, Portugal). **C:** *Megacardita jovanetti* a Dollfus et al. (1903-1904) (Làm. XX, Figs. 1-2), Tortonià (Miocè), Cacela (Algarve, Portugal); **D:** Valva dreta de *Polytropa (Cordiopsis) polytropa nysti* (d'Orbigny, 1852) (= *Cordiopsis polytropa*) a Janssen (1984) (Làm. 37, Fig. 6b), Langhià (Miocè), Winterswijk-Miste (Països Baixos).

Examples of *Umbichnus inopinatus* featured in the bibliography of the 19th and 20th centuries. **A:** *Dosinia concentrica*, (Plate 1, Fig. 2-3) in Agassiz (1845) (neither the locality nor the age is stated in the monograph); **B:** *Pelecypora gigas*, in Dollfus et al. (1903-1904) (Plate X, Figs. 1-2), Tortonian (Miocene), Cacela (Algarve, Portugal). **C:** *Megacardita jovanetti* in Dollfus et al. (1903-1904) (Plate XX, Figs. 1-2), Tortonian (Miocene), Cacela (Algarve, Portugal); **D:** Right valve of *Polytropa (Cordiopsis) polytropa nysti* (d'Orbigny, 1852) (= *Cordiopsis polytropa*) in Janssen (1984) (Plate 37, Fig. 6b), Langhian (Miocene), Winterswijk-Miste (Netherlands).

3. Exemplars (actuals i fòssils) figurats a la bibliografia malacològica consultada, que comprèn llibres i articles des de mitjan segle XIX ençà.

Totes les conquilles disponibles físicament han estat revisades, i fotografiats els exemplars d'*U. inopinatus*. De cada mostra s'ha registrat el nom de l'espècie-hoste, la localitat de procedència i l'edat geològica. Amb la intenció de dur a terme una senzilla anàlisi biomètrica, s'ha seleccionat un lot de 50 exemplars de l'espècie *Arctica islandica* (Linné, 1758) procedent del Pleistocè submarí de Palamós (el Baix Empordà) i se n'han pres i tractat diverses mesures.

Finalment i a partir de les dades de presència de la perforació a jaciments d'edats diferents s'ha elaborat una proposta d'itinerari de distribució del productor en el temps i l'espai.

### Consideracions generals

#### *Umbichnus inopinatus* a la bibliografia paleontològica

Una part de la informació sobre la presència d'*U. inopinatus* al llarg del temps i de la geografia procedeix de la bibliografia paleontològica. De fet, aquesta estructura havia estat observada per molts científics en el passat, però fins al treball de Martinell *et al.* (1999) gairebé no havia estat comentada, i menys interpretada com deguda a l'acció erosiva d'un altre organisme.

La representació més antiga es troba a Agassiz (1845), qui figura *Arthemis concentrica* Deshayes (Fig. 2A) i *Venus umbonaria* Agassiz amb sengles perforacions. Posteriorment, apareix figurada i esporàdicament mencionada en treballs sobre el Paleocè europeu (Cossmann & Pissarro, 1904-1906; Glibert, 1980; Gómez-Alba, 1988; La Perna *et al.*, 2017), l'Oligocè i el Miocè europeu (Cossmann & Peyrot, 1909-1912; Dollfus *et al.*, 1903-1904; Glibert, 1945, 1957; Steininger, 1963; Janssen, 1984; Studencka, 1986; Gómez-Alba, 1988; La Perna *et al.*, 2017; Santos, 2000; Santos & Mayoral, 2008; Pereira *et al.*, 2009, 2010), el Miocè nord-africà (Stchepinsky, 1938; Erüinal-Erentöz, 1958; Ben Moussa, 1994), el Pliocè mediterrani (Sacco, 1900; Cerulli-Irelli, 1908; Malatesta, 1974; Fekih, 1975; Pavia, 1975; Brambilla, 1976; Domènech, 1983; Gómez-Alba, 1988; Cavallo & Repetto, 1992; Ben Moussa, 1994; Lozano-Francisco, 1997; Benyoucef *et al.*, 2021), el Pliocè atlàntic i nord-europeu (Nyst, 1881; Lauriat-Rage, 1981; Meco, 1982; Marquet, 2005), el Quaternari mediterrani

(Martinell & Domènech, 2022), i el Quaternari i l'Holocè de la costa argentina (Gignoux, 1913; Richiano, et al., 2012).

Entre aquesta bibliografia, cal comentar alguna publicació, la més rellevant de les quals per als objectius del present article és Dollfus et al. (1903-04). Aquests autors descriuen l'estructura en una valva de *Pelecypora gigas*

(Lamarck, 1818) (*Venus gigas* en el seu treball) del Miocè de Portugal, i ja la interpreten com activitat perforant per part d'un organisme: *Pas de lunule, dent ligamentaire couchée, souvent creusée par un animal perforant qui y a mené une gallerie profonde comme dans l'échantillon 1. Nous avons constaté des defats analogues dans les Venus d'Asti, de Salles, etc. et la même détérioration est visible dans le*

Familia	Distribució estratigràfica							Àrea geogràfica				
	PA	E	O	M	Pl	Q	A	1	2	3	4	5
<b>CARDITIDAE (14)</b>												
<i>Cardita crassa</i> G. B. Sowerby I, 1839												
<i>Cardites antiquatus</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Cardites bicolor</i> (Lamarck, 1819)												
<i>Cardites grasyi</i> (Dall, 1903)												
<i>Cardites squamulosa</i> (Nyst, 1843)												
<i>Cardites scaldensis</i> (Glibert, 1957)												
<i>Glans intermedia</i> (Brocchi, 184)												
<i>Megacardita aposmithii</i> (Garner & Bowles, 1939)												
<i>Megacardita jouanneti</i> (Basterot, 1826)												
<i>Megacardita laeviplana</i> (Depéret, 1839)												
<i>Venericardia hornii</i> Gabb, 1864												
<i>Venericardia claiboplata</i> (Garner & Bowles, 1939)												
<i>Venericardia hatcheplata</i> (Garner & Bowles, 1939)												
<i>Venericardia planicosta</i> (Lamarck, 1801)												
<b>ARCTICIDAE (10)</b>												
<i>Arctica girondica</i> (Cossman & Peyrot, 1911)												
<i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Arctica regularis</i> (D'Orbigny, 1844)												
<i>Arctica roffiaeni</i>												
<i>Arctica rotundata</i> (Braun, 1845)												
<i>Arctica scutellaria</i> (Lamarck, 1805)												
<i>Arctica tumida</i>												
<i>Pygocardia cyprinoides</i> (Sandberger 1861)												
<i>Pygocardia rustica</i> (Sowerby, 1818)												
<i>Veniella sarcignanensis</i> (Cossmann, 1921-22)												
<b>VENERIDAE (61)</b>												
<i>Amiantis purpurata</i> (Lamarck, 1818)												
<i>Callista chinensis</i> (Holten, 1802)												
<i>Callista chione</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Callista erycina</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Callista italica</i> (Defrance, 1815)												
<i>Callocardia nitidula</i> (Lamarck, 1806)												
<i>Chamelea mississippiensis</i>												
<i>Circomphalus foliaceolamellus</i> (Dillwyn, 1817)												
<i>Cordiopsis intercalaris</i> (Cossmann & Peyrot, 1911)												
<i>Cordiopsis polytropa</i> (Anderson, 1958)												
<i>Cordiopsis</i> sp.												
<i>Cyclina orientalis</i> (Sowerby, 1852)												
<i>Cyclinella subquadrata</i> (Hamley, 1844)												
<i>Cyclinella kroyeri/subquadrata</i>												
<i>Cytherea</i> sp.												
<i>Dosinia acetabulum</i> Conrad, 1832												
<i>Dosinia concentrica</i> (von Born, 1778)												
<i>Dosinia discus</i> (Reeve, 1850)												

**TAULA 1.** Espècies de bivalves identificades amb *Umbicchnus inopinatus*, amb la distribució estratigràfica i l'àrea geogràfica de procedència dels exemplars analitzats. Clau: P=Paleocè, E=Eocè, O=Oligocè, M=Miocè, P=Pliocè, Q=Quaternari, A=Actualitat, 1=façana atlàntica d'Europa i Àfrica, 2=conca mediterrània, 3=façana atlàntica d'Àfrica (N i S), 4=façana pacífica d'Àfrica (N), 5=oceà Pacífic.

Species of bivalves identified with *Umbicchnus inopinatus*, with the stratigraphic distribution and the geographical area of provenance of the analysed specimens. Key: P=Paleocene, E=Eocene, O=Oligocene, M=Miocene, P=Pliocene, Q=Quaternary, A=Present, 1= Europe and Africa Atlantic façade, 2=Mediterranean basin, 3= America (N and S) Atlantic facade, 4= America (N) Pacific facade, 5=Pacific Ocean.

exemplaires figurés par Mr. Sacco; ces depredations rendent parfois difficile l'interprétation de la charnière. L'exemplar es pot veure a la Lám. X (figs. 1 i 2) de la monografia (Fig. 2B d'aquest treball). Les Figs. 2C-D són exemples d'altres representacions d'*Umbichnus* a la bibliografia clàssica. Si bé Dollfus et al. (1903-04) utilitzen el terme depredació, la seva és una interpretació molt propera

a la de Martinell et al. (1999) i remarcable en el sentit que en cap altre treball entre una i altra publicació s'esmenta la possibilitat d'un origen biogènic, excepte en la tesi doctoral no publicada de Domènech (1983), on també es figura i descriu per a *Callista italica* (Defrance, 1815), *Pelecypora gigas*, *P. islandicoides* (Lamarck, 1818) i *P. brocchi* (Deshayes, 1836) del Pliocè català, comentant

Familia	Distribució estratigràfica							Àrea geogràfica				
	PA	E	O	M	Pl	Q	A	1	2	3	4	5
VENERIDAE (Cont.) 61												
<i>Dosinia dunkeri</i> (Römer, 1864)												
<i>Dosinia elegans</i> (Conrad, 1843)												
<i>Dosinia labiosa</i> (Römer, 1862)												
<i>Dosinia meridionalis</i> (von Thering, 1897)												
<i>Dosinia merriami</i> (Clark 1915)												
<i>Dosinia ponderosa</i> (Gray, 1838)												
<i>Dosinia semiobliata</i> (Deshayes, 1853)												
<i>Gafrarium arabicum</i> (Lamarck, 1818)												
<i>Geloina lunulata</i> (Deshayes, 1857)												
<i>Macrocallista marylandica</i> (Conrad, 1833)												
<i>Megapitaria maculata</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Meretrix intercalaris</i> (Cossman & Peyrot, 1910)												
<i>Meretrix laevigata</i> (Lamarck, 1806)												
<i>Meretrix lamarcki</i> (Agassiz, 1845)												
<i>Meretrix subnitidula</i> (d'Orbigny, 1852)												
<i>Pelecypora brocchii</i> (Deshayes, 1836)												
<i>Pelecypora gigas</i> (Lamarck, 1818)												
<i>Pelecypora islandicoides</i> (Lamarck, 1818)												
<i>Pelecypora polytropa</i> (Anderson, 1958)												
<i>Pelecypora</i> sp.												
<i>Pelecypora westendorpi</i> (Nyst, 1839)												
<i>Periphyta erycinoides</i> (Lamarck, 1806)												
<i>Pitar incassata</i> (Sowerby, 1817)												
<i>Pitar rudis</i> (Poli, 1795)												
<i>Pitar selseiensis</i>												
<i>Pitar tumens</i> (Gmelin, 1791)												
<i>Pitaria bosqueti</i>												
<i>Pitaria rostratus</i> (Philippi, 1844)												
<i>Pitaria</i> sp.												
<i>Retrotapes lenticularis</i> (Broderip & G. B. Sowerby I, 1835)												
<i>Saxidomus gigantea</i> (Deshayes, 1839)												
<i>Saxidomus nutalli</i> (Conrad, 1837)												
<i>Saxidomus purpuratus</i> (Soewreby, 1852)												
<i>Saxidomus</i> sp. 1												
<i>Saxidomus</i> sp. 2												
<i>Venus agassizi</i> (d'Orbigny, 12852)												
<i>Venus casina</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Venus dujardini</i> (Heernes, 1862)												
<i>Venus lentiformis</i> (J. Sowerby, 1818)												
<i>Venus multilamella</i> (Lamarck, 1818)												
<i>Venus splendida</i>												
<i>Venus verrucosa</i> (Linnaeus, 1758)												
<i>Venus</i> sp.												
<b>85</b>	<b>2</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>28</b>	<b>21</b>	<b>7</b>	<b>25</b>	<b>44</b>	<b>19</b>	<b>14</b>	<b>10</b>	<b>10</b>

**TAULA 1 (II).** Espècies de bivalves identificades amb *Umbichnus inopinatus*, amb la distribució estratigràfica i l'àrea geogràfica de procedència dels exemplars analitzats. Clau: P=Paleocè, E=Eocè, O=Oligocè, M=Miocè, P=Pliocè, Q=Quaternari, A=actualitat, 1=façana atlàntica d'Europa i Àfrica, 2=conca mediterrània, 3=façana atlàntica d'Àfrica (N i S), 4=façana pacífica d'Àfrica (N), 5=oceà Pacífic.

Species of bivalves identified with *Umbichnus inopinatus*, with the stratigraphic distribution and the geographical area of provenance of the analysed specimens. Key: P=Paleocene, E=Eocene, O=Oligocene, M=Miocene, P=Pliocene, Q=Quaternary, A=Present, 1= Europe and Africa Atlantic façade, 2=Mediterranean basin, 3= America (N and S) Atlantic facade, 4= America (N) Pacific facade, 5=Pacific Ocean.

la possibilitat que es tracti d'activitat perforant de mol·luscs litòfags. Stchepinsky (1938) figura l'estructura i també la menciona, assumint però que forma part de l'anatomia de la conquilla. Malatesta (1974) arriba a descriure-la amb detall denominant-la *profunda fossa*, però tampoc no en fa cap interpretació alternativa.

Una vegada ja proposada com resultat d'una perforació biogènica, Pereira *et al.* (2009, 2010) estudien la presència d'*U. inopinatus* en diversos lots de conquilles de les espècies *Megacardita jovanetti* (Basterot, 1826) i *Pelecypora gigas* del Miocè de Portugal, essent en tots els casos l'estructura bioerosiva dominant (per recurrent) en les conquilles.

En els darrers anys, *U. inopinatus* ha estat reconegut com a estructura de bioerosió en dues propostes icnoscistèmiques, la qual cosa en representa un reconeixement tàcit per part de la comunitat científica. Buatois *et al.* (2017) el defineixen com estructures inusuals arrodonides, amb forma de bossa (*pouch-shaped*), amb una obertura única allargada. L'inclouen dintre la categoria amb aquest mateix nom (*pouch borings*) dels seus dissenys arquitecturals, juntament amb els icnogèneres *Asthenopodichnium*, *Bascomella*, *Aurimorpha*, *Cuenulites*, *Cubiculum*, *Petroxestes* i *Rogerella*. Per la seva part, Wisshak *et al.* (2019) l'inclouen a la icnofamília Rogerellidae de perforacions amb forma de bossa (*pouch-shaped borings*), dintre la categoria ecològica Domichnia (traces d'habitació), icnofamília a la qual també assignen els icnogèneres *Aurimorpha*, *Cubiculum*, *Cuenulites*, *Cuniculichnus*, *Petroxestes*, *Rogerella* i *Sanctum*.

### Les espècies hoste

Els bivalves hoste d'*U. inopinatus* invariablement presenten xarnera heterodonta, i se n'ha identificat un nombre elevat d'espècies (Taula 1). L'estudi de material recol·lectat per nosaltres mateixos, el de col·leccions dipositades a museus, així com les il·lustracions de treballs publicats des del segle XVIII ençà han posat de manifest la presència de la perforació en més de 80 espècies diferents de bivalves. La Taula 1 recull el llistat de les 85 espècies, amb els noms científics actualitzats quan ha calgut. Alguns tàxons només se citen a nivell genèric ja que així constaven a les col·leccions de procedència. Igualment, s'ha realitzat una tasca d'eliminació de sinònims fins allà on ha estat possible, ja que ha estat impossible contrastar alguns noms específics

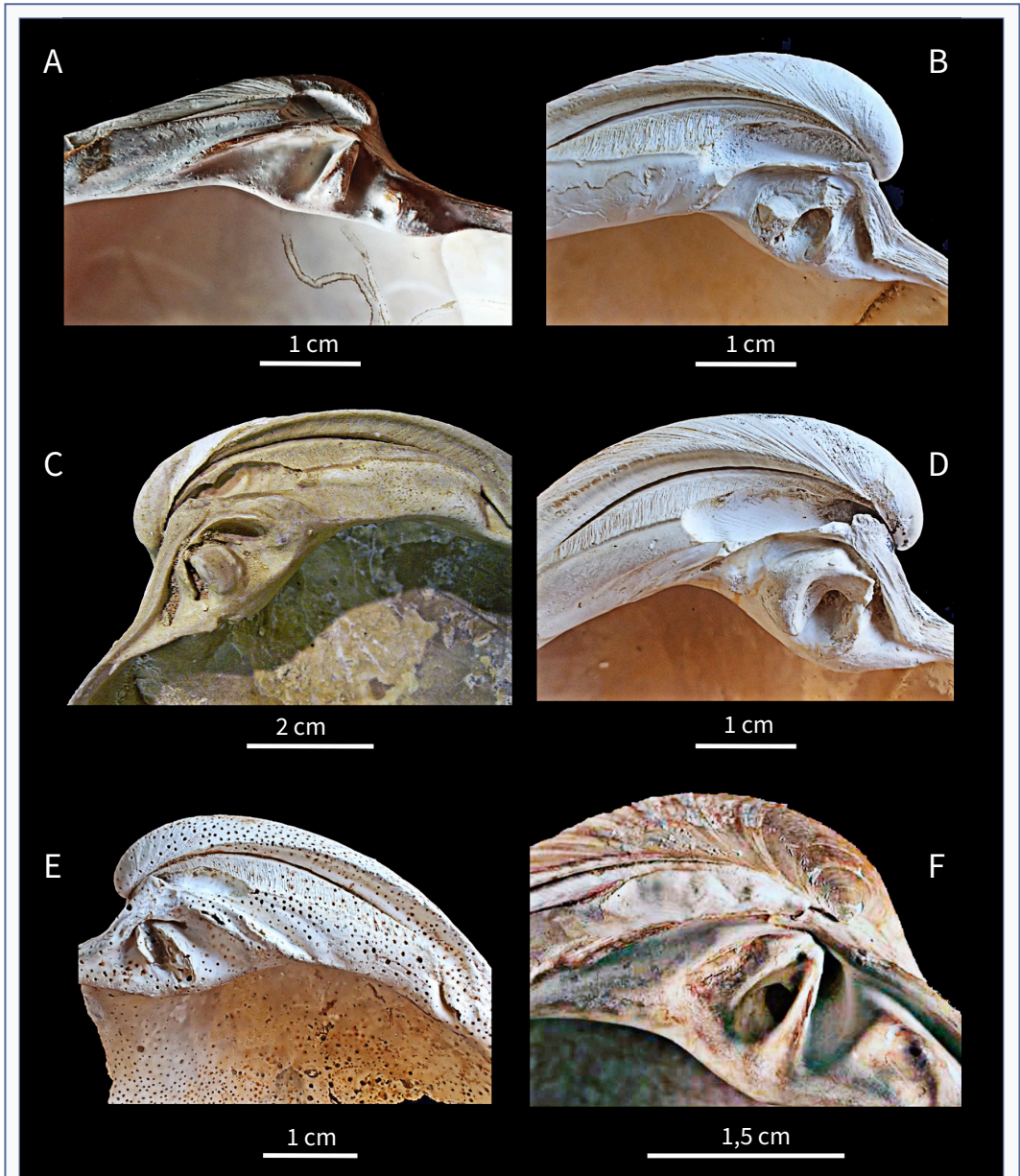
d'etiquetes antigues. En qualsevol cas, les 85 espècies relacionades es distribueixen entre les famílies Carditidae (ordre Carditida) i Arctididae i Veneridae (ordre Venerida), i es reparteixen temporalment des del Paleocè fins a l'actualitat. Entre les més representades sobresurten el cardítid *Megacardita jovanetti*, l'arctícid *Arctica islandica* i el venèrid *Pelecypora gigas* (Figs. 3-4).

La mida de la perforació varia considerablement, tant dintre una mateixa espècie hoste com en relació a les dimensions de les conquilles. En hostes de conquilles i xarneres grans, com ara *P. gigas*, la perforació pot assolir una longitud de fins 2,5 cm. Als exemplars grans, la part dorsal de la perforació envaeix el lligament extern, produint-li una certa erosió. El lligament aleshores passa a constituir el sostre de la cavitat. Ventralment, les perforacions grans també poden envair una mica les dents cardinals de la xarnera, tot i que no és usual. No s'ha observat cap exemple en què la perforació fos tan gran que hagués amenaçat les funcions del lligament o de la xarnera. Per tant, la presència del perforant no sembla haver estat en detriment de l'hoste i es podria parlar d'una relació de comensalisme entre ambdues espècies.

### L'anònim productor d'*Umbicchnus inopinatus*

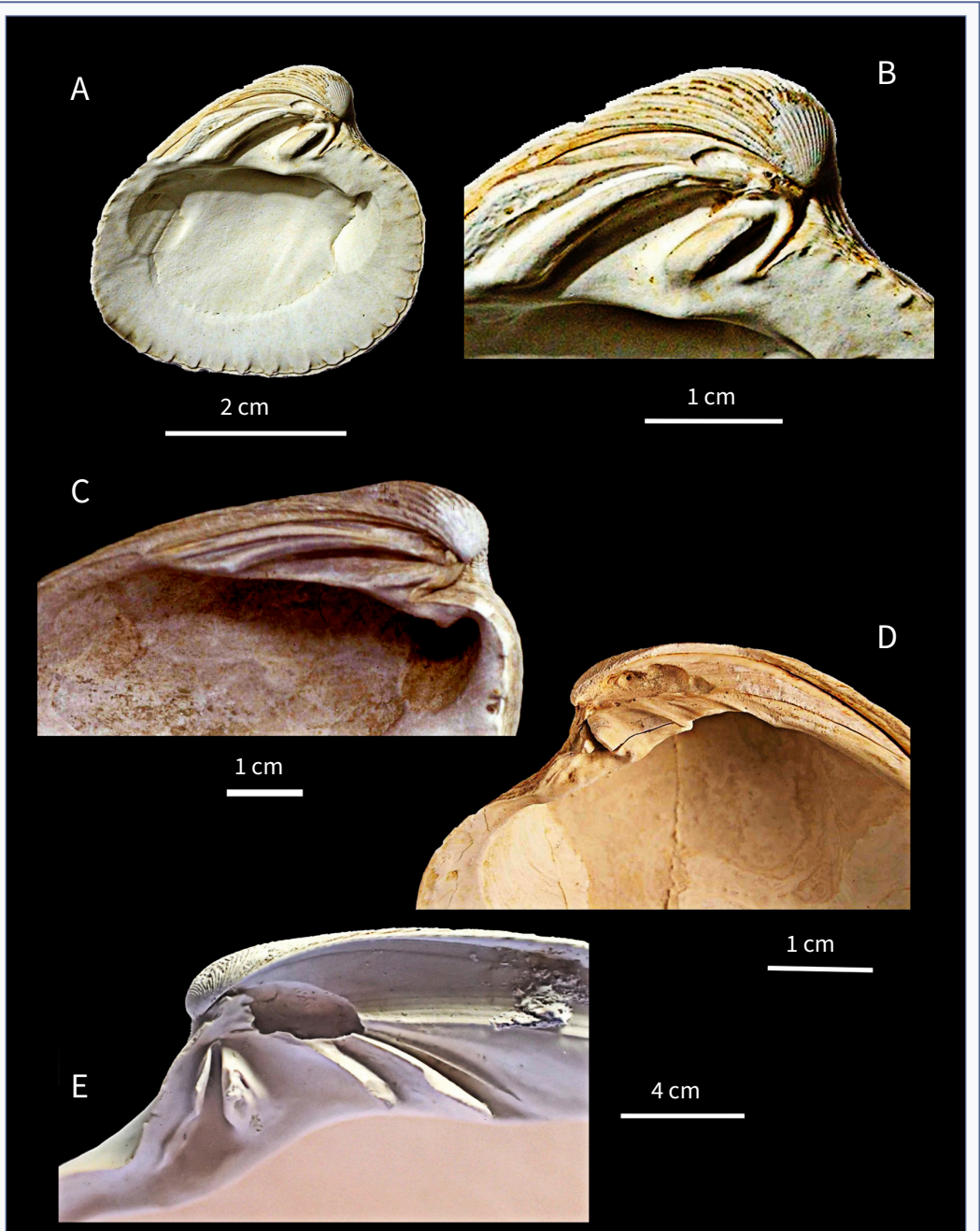
En referència al productor, Martinell *et al.* (1999) ja van manifestar la possibilitat que *U. inopinatus*, de fet, no fos una perforació sinó el resultat d'algun procés de dissolució propiciat pel mateix bivalve. Això fou així degut que no queda clara la funcionalitat de la perforació per la possible espècie comensal, i perquè no s'havia pogut identificar aquest comensal. El productor és encara desconegut, però hi ha arguments fiables per sostenir l'origen bioerosiu. L'evidència que no tots els individus de les espècies afectades presenten la perforació i que aquesta mostra una certa variabilitat morfològica, juntament amb el desconeixement d'una funcionalitat per una tal acció, en serien els principals.

La gran majoria de bivalves heterodonts són excavadors en sediments sorrencs o fangosos. La localització de la perforació dintre la conquilla la situaria a l'extrem distal del cau del bivalve. Potser aquesta zona podria proporcionar la matèria orgànica necessària per alimentar-se el perforant, que allí estaria aïllat, tot i que la disseminació dels productes genitals no sembla gaire fàcil des d'una zona com aquesta.



**FIGURA 3.** *Umbichnus inopinatus* en artcídids i venèrids. **A-B:** *Arctica islandica*, Wurmianà (Pleistocè sup.), Palamós (el Baix Empordà, Catalunya); **C:** *P. gigas*, Pliocè inf., Lucena del Puerto (Huelva, Andalusia) (locotip); **D:** *U. inopinatus* de perfil arraiïmat a *P. gigas*, Pliocè inf., Bonares (Huelva, Andalusia); **E:** *U. inopinatus* de perfil lleugerament arraiïmat a una valva dreta de *P. gigas* també molt afectada per perforacions d'esponja presents a tota la cara interna (*Entobia*), Tortonianà (Miocè), Cacela (Algarve, Portugal); **F:** *U. inopinatus* de perfil ondulat a *Callista italica*, Pliocè inf., Siurana d'Empordà (l'Alt Empordà, Catalunya).

*Umbichnus inopinatus* in artcídids and venerids. **A-B:** *Arctica islandica*, Wurmian (Upper Pleistocene), Palamós (el Baix Empordà, Catalonia); **C:** *P. gigas*, Lower Pliocene, Lucena del Puerto (Huelva, Andalusia) (locotype); **D:** *U. inopinatus* bunched profile in *P. gigas*, Lower Pliocene, Bonares (Huelva, Andalusia); **E:** *U. inopinatus* with a slightly bunched profile on a right valve of *P. gigas* also very affected by sponge borings, presents on the entire internal surface (*Entobia*), Tortonian (Miocene), Cacela (Algarve, Portugal); **F:** *U. inopinatus* with bunched profile in *Callista italica*, Lower Pliocene, Siurana d'Empordà (l'Alt Empordà, Catalonia).



**FIGURA 4.** *Umbichnus inopinatus* en cardítids (A-C) i veneríds (D-E). **A-B:** *Venericardia planicosta*, Eocè, Le Guepelle (França); **C:** *Megacardita jovanetti*, Miocè, Selles (Gironde, França); **D:** *Dosinia lupinus* amb perforació de perfil arrímat, Miocè, l'Alt Penedès (Catalunya); **E:** *Dosinia concentrica*, Plio-Pleistocè, Sarasota (Florida, EUA).

*Umbichnus inopinatus* in carditids (A-C) and venerids (D-E). **A-B:** *Venericardia planicosta*, Eocene, Le Guepelle (France); **C:** *Megacardita jovanetti*, Miocene, Selles (Gironde, France); **D:** *Dosinia lupinus* with bunched profile, Miocene, l'Alt Penedès (Catalonia); **E:** *Dosinia concentrica*, Plio-Pleistocene, Sarasota (Florida, USA).

El productor segueix essent un misteri ja que mai no s'han obtingut restes prou vàlides per a una anàlisi biològica. Solament, en un exemplar actual del bivalve *Saxidomus nuttalli* Dixon, 1788 del Pacífic, ubicat a la col·lecció malacològica del MNHN, de París (Fig. 5), es van poder observar restes orgàniques -molt deteriorades- a l'interior de la perforació.

En tot cas, la cavitat aplanada, excavada entre les dues valves, amb una obertura a l'exterior molt estreta semblant a una esclatxa, suggereix l'activitat d'un animal similar a un cuc. Per exemple, un sipuncúlid podria passar un introvert (trompa) fi a través de l'esclatxa, o un equiür bonèl·lid una probòscide aplanada. Igualment, un poliquet terebèl·lid podria extreure el ventall de tentacles cap a l'exterior per aquesta obertura.

## Resultats i Discussió

### Morfologia general, esmenes a la diagnosi original i correcció de dades

*Umbichnus inopinatus* és una perforació relativament comuna que apareix a l'interior de la xarnera de la

conquilla de nombroses espècies marines de bivalves cardítids i venèrids (ordres Carditida i Venerida, seguint la base de dades taxonòmica World Register of Marine Species, WoRMS). Tal com la van descriure Martinell *et al.* (1999), la perforació té una morfologia irregular en forma de sac i està situada a la part dorsal de les dents cardinals de la xarnera, just per darrere els umbons, i tallant la conquilla a totes dues valves a la zona del lligament. L'observació de nombrosos exemplars a partir de la nominació de la icnoespècie permet parlar de dues morfologies extremes amb graus intermedis. Per una part, tenim les perforacions amb forma de sac amb parets lineals (Fig. 3A-B, Fig. 4A-C, E) i de l'altra, perforacions amb les parets ondulades, de perfil arraïmat (Fig. 3D-F, Fig. 4D, Fig. 6).

Les noves observacions esmentades recomanen una revisió de la diagnosi original per tal d'ajustar-la a tota la variabilitat morfològica real de la perforació. Aquesta variabilitat ja s'havia donat a entendre en la descripció original en parlar de morfologia irregular (Martinell *et al.*, 1999), però no havia quedat explicitada a la diagnosi (vàlida també per l'icnogènere, en ser un icnotàxon monotípic). Per tant, es proposa la següent esmena:

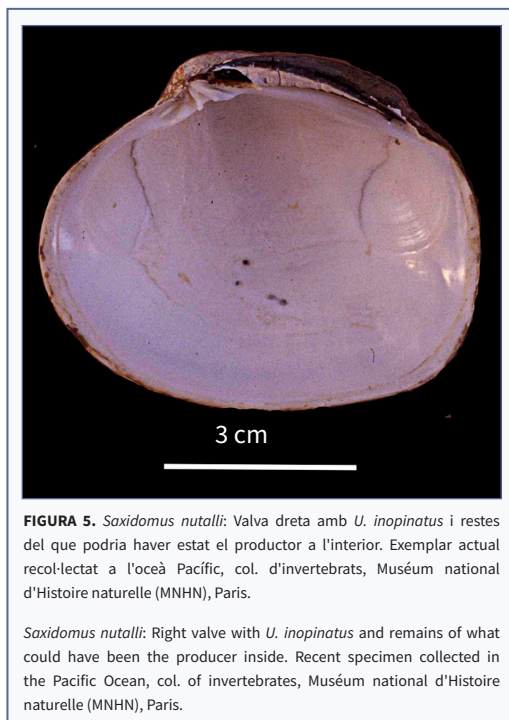
**Diagnosi original:** *Sack-shaped boring having a single aperture, etched into both valves of bivalves in the hinge plates beneath the umbones.*

**Diagnosi esmenada:** *Sack- to bunch-shaped boring having a single aperture, etched into both valves of bivalves in the hinge plates beneath the umbones.*

Per altra banda, l'espècie hoste de l'holotip es va identificar erròniament com *Pelecypora islandicoides* a l'article original. Si bé exemplars d'aquesta espècie també contenen la perforació, en aquest cas es tractava d'un exemplar de *Pelecypora gigas*. L'edat (Zancleà, Pliocè inferior) i la localitat (Lucena del Puerto, Huelva, Andalusia) sí que eren les correctes.

### Estudi biomètric

La metodologia usada en la recopilació d'informació sobre la presència d'*U. inopinatus* no permet estudis biomètrics amb prou validesa ja que es basen en gran part en col·leccions de museus i en bibliografia. Tanmateix, la recol·lecció pròpia de material per als estudis malacològics i icnològics duts a terme en el Pleistocè submarí de la costa catalana (Martinell & Domènech, 2022) ha permès un senzill exercici. S'ha seleccionat un lot de 50 conquilles d'*Arctica islandica* de Palamós (el



Baix Empordà) per a un estudi biomètric bàsic amb la intenció d'esbrinar si existeix alguna relació entre les dimensions de la conquilla hoste i les de la perforació (i per tant, indirectament del perforant) (Fig. 7). Per a cada exemplar s'ha mesurat el diàmetre umbono-paleal de la conquilla (dup); la llargada de la perforació (a); l'amplada màxima de la xarnera (b) i la longitud de la xarnera (c). A la Taula 2 es presenten els valors màxims (M), mínims (m), mitjana aritmètica ( $\mu$ ) i mitjana geomètrica (x) d'aquestes dades i els coeficients de correlació entre les mesures. Com es pot observar, la dispersió de valors és elevada i existeix una correlació molt baixa entre els diferents paràmetres, excepte el que relaciona el diàmetre umbono-paleal (dup) amb l'amplada màxima de la xarnera (b), el qual no implica la perforació en qüestió.

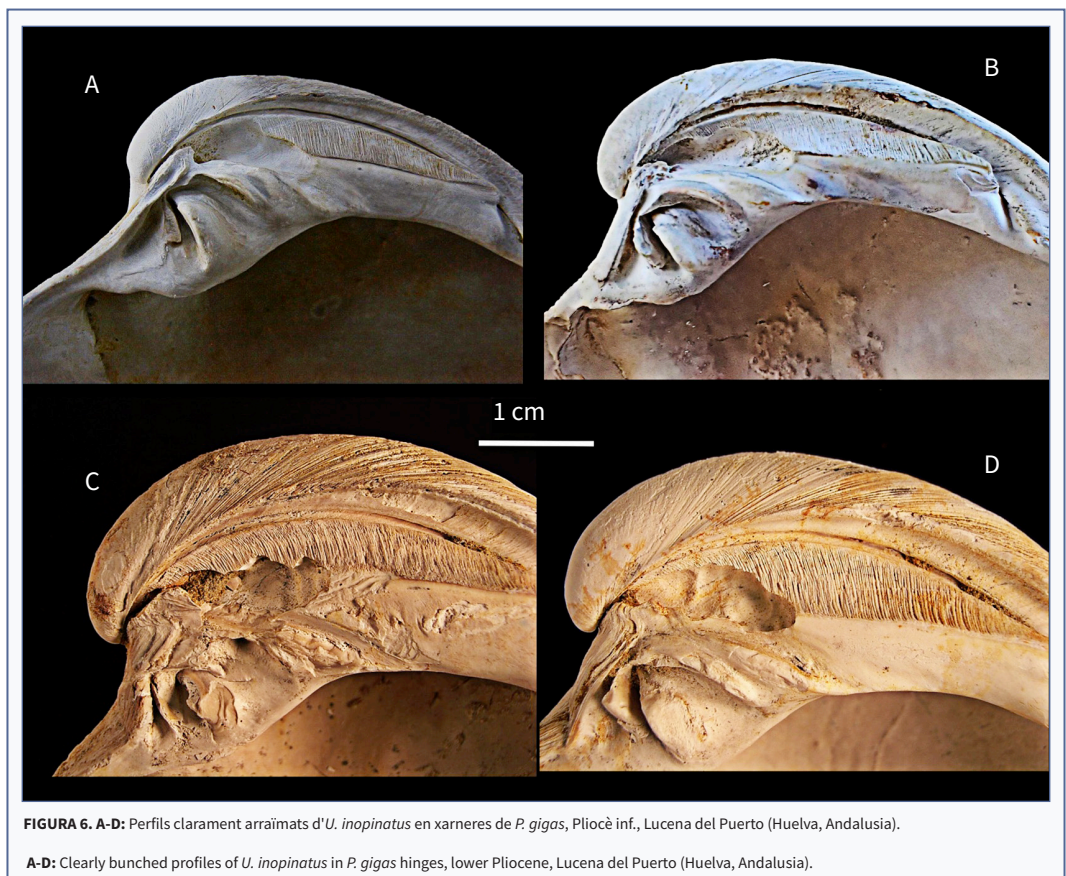
Els exemplars mesurats es troben dipositats a la col·lecció icnològica de la UB.

### Altres observacions

La morfologia còncava d'*U. inopinatus*, situada en un suport sòlid com és la xarnera dels bivalves, ha propiciat que molt esporàdicament hi prosperessin organismes epizous. En efecte, algunes conquilles observades presenten l'interior de la perforació ocupada per individus d'aquests tàxons, la larva dels quals va trobar una ubicació adequada per al desenvolupament adult. L'ocupació tingué lloc temps després de la mort del bivalve quan, per processos tafonòmics, les conquilles van obrir-se i l'interior de les valves quedaren exposades. A dues valves d'*A. islandica* s'ha identificat la presència del cirrípede verruciforme *Verruca stroemia* (Muller, 1776) (Fig. 8A) en una i del briozou queilostatomat *Cellepora pumicosa* (Pallas, 1766) (Fig. 8B), a l'altra.

### *Umbichnus inopinatus* en el registre geològic

A partir del material recol·lectat i consultat s'ha



pogut fer un seguiment exhaustiu de la repartició d'*U. inopinatus* al llarg del temps i l'espai (Fig. 9). En el registre geològic s'ha localitzat la perforació en conquilles de les costes pacífiques d'Amèrica, d'Oceania i

d'Àsia, d'ambdues costes atlàntiques, de la conca mediterrània i del nord d'Europa.

La presència més antiga coneguda correspon al Paleocè de la façana atlàntica francesa), on s'ha identificat en 2 espècies (*Geloinia lunulata*, de l'Oise, i *Arctica scutellaria*, de Nova Aquitània). Durant l'Eocè (11 espècies en total) i l'Oligocè (12 espècies) s'ha detectat a les conques europees (*Venericardia planicosta*, conca de Paris, França; *Arctica rotundata*, Flandes, Bèlgica; *Pitar incrassata*, Baden-Wurtemberg, Alemanya).

La primera presència detectada fora de les conques europees és de l'Eocè d'Alabama, a la costa atlàntica americana, on s'ha identificat en 3 espècies diferents de *Megacardita*. Durant el Miocè (28 espècies en total), *U. inopinatus* estava àmpliament repartit per les costes de l'Atlàntic europeu (23 espècies) (per exemple, *Cardita crassa*, Marroc; *Megacardita jovanetti*, Algarve, Portugal), Atlàntic americà (3 espècies, com per exemple *Dosinia acetabulum*, Virgínia; *D. meridionalis*, Santa Cruz, Argentina) i el Mediterrani (10 espècies; entre elles: *Pelecypora gigas*, Tunísia; *P. islandicoides*, Itàlia). Durant el Pliocè segueix essent molt present, amb 13 espècies a les costes atlàntiques occidentals (*Pelecypora gigas*, Andalusia), 1 a les atlàntiques orientals (*A. islandica*) i 14 a les mediterrànies (per exemple, *Pelecypora gigas*, Marroc; *P. islandicoides*, Catalunya; *Callista italica*, Itàlia). La presència més antiga identificada d'*U. inopinatus* al Pacífic és en l'espècie *Dosinia*

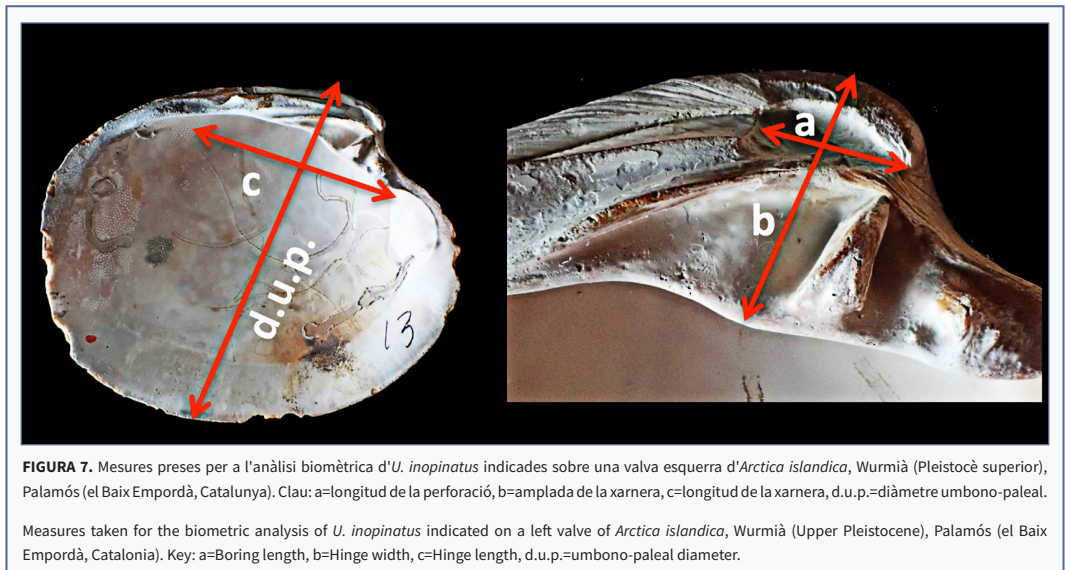
	a	b	c	d.u.p.
N	50	50	49	47
M	9,87	16,16	71,89	82,99
m	4,6	10,92	43,75	57,01
μ	7,48	13,78	56,18	72,87
X	7,27	13,62	56,58	71,45

Coeeficients de correlació			
	b	c	d.u.p.
a	0,54	0,33	0,41
b		0,42	0,73
c			0,50

**TAULA 2.** Resultats de l'estudi biomètric realitzat sobre una mostra d'*Arctica islandica* (Palamós, el Baix Empordà) amb *Umbichnus inopinatus*. Clau: N=nombre d'exemplars mesurats, m=valor mínim, M=valor màxim, μ=mitjana aritmètica, X=mitjana geomètrica, a=longitud de la perforació, b=amplada de la xarnera, c=longitud de la xarnera, dup=diàmetre umbono-paleal.

**TABLE 2.** Results of the biometric study carried out on a sample of *Arctica islandica* shells (Palamós, el Baix Empordà) with *Umbichnus inopinatus*. Key: N=number of measured specimens, m=minimum value, M=maximum value, μ=arithmetic mean, X=geometric mean, a=boring length, b=hinge width, c=hinge length, d.u.p.=umbono-paleal diameter.



*merriani*, del Pliocè de San Diego (Califòrnia). Durant el Quaternari s'ha trobat associat amb molta freqüència a bivalves d'aigües fredes (*Arctica islandica*, Mar del Nord, Mar Mediterrani) però s'ha identificat en fins a 7 espècies diferents. Actualment *U. inopinatus* es troba a conquilles de grans venèrids a la majoria d'oceans del món (*Saxidomus nuttalli*, oceà Pacífic; *Arctica islandica*, oceà Atlàntic nord; *Callista maculata*, mar del Carib; *Pitaria rostrata*, Brasil) i s'ha identificat a 25 espècies diferents.

### Proposta de rutes de colonització del productor d'*U. inopinatus* al llarg del temps

A partir de les dades recollides, una proposta temptativa de les possibles rutes de colonització del productor d'*U. inopinatus* seria la representada en la Fig. 9A. El productor s'hauria originat (o hauria iniciat l'activitat perforant) al Paleocè de les costes atlàntiques de França. D'allà s'hauria expandit durant tot el Cenozoic per les costes europees (Atlàntic, Mediterrani i Mar del Nord) i del nord d'Àfrica per una banda, i cap a les costes atlàntiques americanes, on es troba ja a l'Eocè d'Alabama, i durant la resta del Cenozoic des de les costes dels Estats Units fins la Patagònia argentina. Al Pliocè ja hauria arribat a les costes californianes. Durant el Quaternari està present a les costes dels oceans Atlàntic, Pacífic, mar Mediterrani, Mar del Nord, etc., fins a arribar a la distribució gairebé mundial actual (Fig. 9B), quan té una repartició àmplia però amb

presència aparent en menys espècies (25) que no pas al Miocè (28), que és quan s'hauria assolit el màxim de biodiversitat.

### Conclusions

1. *Umbichnus inopinatus* és una estructura de bioerosió amb forma de sac, de morfologia irregular, que apareix a la xarnera de bivalves marins heteroconquis (famílies Carditidae, Arctidae i Veneridae). S'ha distingit dues morfologies bàsiques que varien entre elles, una de perfil lineal i una altra, de perfil arraïmat.

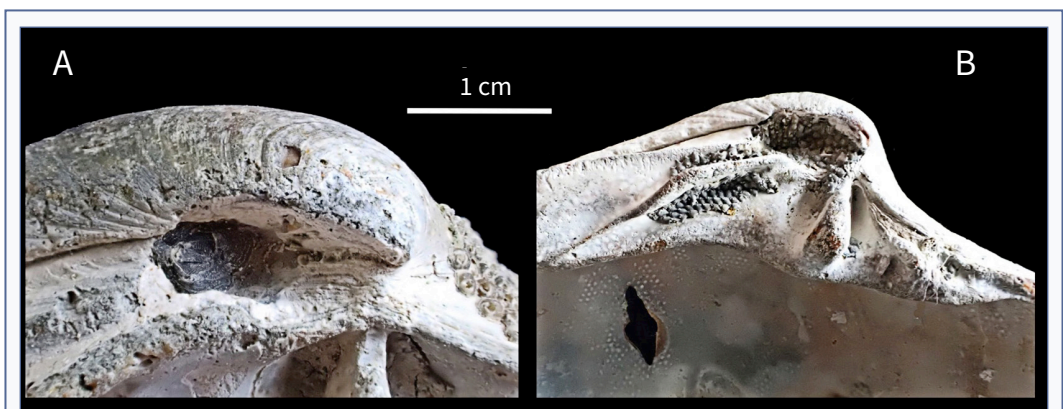
2. El seu productor és encara desconegut, però probablement es tracta d'un cuc de tipus sipuncúlid, equiür o poliuret.

3. *U. inopinatus* s'ha identificat a 85 espècies de bivalves diferents a partir de material recollit, de col·leccions de Museus i de figuracions a la bibliografia paleontològica.

4. La repartició estratigràfica de la traça va des del Paleocè amb 2 espècies a l'actualitat amb 25 espècies

5. La major diversitat d'espècies amb *U. inopinatus* s'ha observat al Miocè amb 28, mentre que del Pliocè han estat 21 espècies.

6. La repartició geogràfica d'*U. inopinatus* i per tant del seu productor ha anat augmentant al llarg del temps. Es proposen unes rutes de colonització que s'iniciarien a les costes paleocenes del nord de França, la subsegüent expansió per les conques eocenes europees i nord-americanes. Al Miocè ja es troba també a les

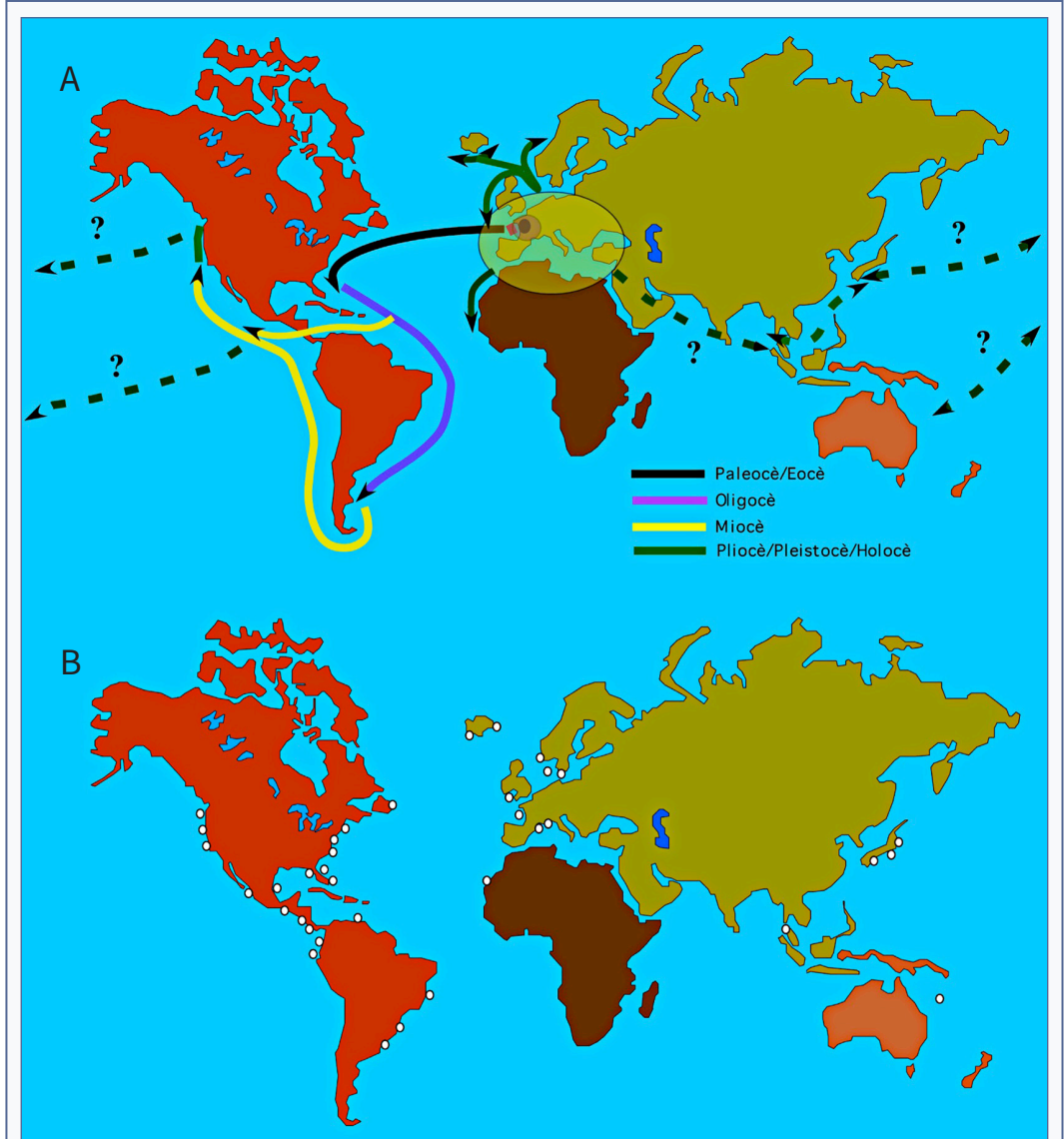


**FIGURA 8.** *Umbichnus inopinatus* com a refugi per a d'altres organismes. **A:** *Verruca stroemia*, un cirripede verruciforme, instal·lat a l'interior de la cavitat; **B:** *Cellepora pumicosa*, un briozou queilostomat, incrustant tota la superfície interna de la perforació.

*Umbichnus inopinatus* as a refuge for other organisms. **A:** *Verruca stroemia*, a verruciform cirripede, installed inside the cavity; **B:** *Cellepora pumicosa*, a cheilostomate bryozoan, encrusting the entire internal surface of the boring.

costes sud-americanes i al Pliocè, a les costes de Califòrnia. Al Quaternari s'hauria pogut limitar a zones de mars freds, però en l'actualitat es troba a gran part dels oceans.

7. La presència de la perforació és sobretot constant a la façana atlàntica europea i a la conca mediterrània, amb 44 i 19 espècies de bivalves afectades, respectivament.



**FIGURA 9. A:** Repartició geogràfica de les espècies fòssils i actuals que s'han identificat amb *Umbichnus inopinatus* i proposta de rutes de distribució al llarg del temps geològic, des del presumible inici de l'activitat durant el Paleocè a les costes del nord d'Europa; **B:** distribució geogràfica dels exemplars actuals identificats amb *U. inopinatus*.

**A:** Geographical distribution of the fossil and Recent species that have been identified with *Umbichnus inopinatus* and proposed distribution routes throughout geological time, from the presumed beginning of activity during the Paleocene on the coasts of northern Europe; **B:** Geographical distribution of Recent specimens identified with *U. inopinatus*.

8. L'estudi posa de relleu la importància dels tractats clàssics per la molt valuosa informació que contenen i que no sempre es té en compte. En aquesta ocasió ha permès constatar que la interpretació sobre l'origen bioerosiu d'*Umbichnus* ja havia estat proposada a principis del segle XX.

## Agraïments

Aquest treball de llarg recorregut no hauria estat possible sense la implicació des del principi del Dr. R.G. Bromley (†) (Copenhaguen), qui va propiciar la descripció i la nominació de la traça. Igualment, ha estat valuosa i imprescindible la col·laboració dels gestors de les col·leccions consultades durant aquests anys. El nostre agraïment també per als senyors Xavier Burger (Confraria de Pescadors de Palamós) i Xavier Domènech (Confraria de Pescadors de Blanes) i als patrons d'embarcació que es van prestar a recol·lectar les conquilles quaternàries de la costa catalana, i al Sr. Joan Brunet (†) (la Ràpita), qui va proporcionar mostres de conquilles quaternàries del delta de l'Ebre. Els comentaris dels revisors (Z. Belaustegui i anònim) han estat útils i contribuït a la millora del text final.

## Bibliografia

- Agassiz, L. (1845).** Iconographie des coquilles tertiaires, réputées identiques avec les espèces vivants ou dans différens terrains de l'époque tertiaire, accompagnée de la description des espèces nouvelles. *Nouveaux mémoires de la Société Helvétique des Sciences Naturelles*, 7.
- Ben Moussa, A. (1994).** Les bivalves néogènes du Maroc septentrional (façades atlantique et méditerranéenne). *Documents du Laboratoire Géologique de Lyon*, 132, 3-281.
- Benyoucef, M., Bendella, M., Brunetti, M., Ferré, B., Koci, T., Bouchemla, I., Slami, R. & Ghenim, A-F. (2021).** Upper Pliocene bivalve shell concentrations from the Lower Chelif basin (NW Algeria): Systematics, sedimentologic and taphonomic framework. *Annales de Paléontologie*, 107, 102509.
- Brambilla, G. (1976).** I molluschi Pliocenic di Villarvernia (Alessandria). *Memorie Società Italiana Scienze Naturali dei Musei Civico Storia Naturale Milano*, vol. XXI, 81-128.
- Buatois, L. A., Wisshak, M., Wilson, M. A. & Mángano, M. G. (2017).** Categories of architectural designs in trace fossils: A measure of ichnodisparity. *Earth-Science Reviews*, 164, 102-181.
- Cavallo, O. & Repetto, G. (1992).** *Conchiglie fossili del Roero, Atlante Iconografico*. Ass. Natur. Piemontese, Mem. II.
- Cerulli-Irelli, S. (1908).** Fauna malacologica Mariana. *Palaeontographia Italica*, XIV
- Cossmann, M. M. & Peyrot, A. (1909-1912).** Conchologie Néogénique de l'Aquitaine. Vol. 1. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, LXIII.
- Cossmann, M. M. & Pissarro, G. (1904-1906).** Iconographie complète des conquilles fossiles de l'Éocène des environs de Paris. Tome 1er – Pélécyopodes. 45 planches.
- Dollfus, G. F., Berkeley Cotter, J. C. & Gomes, J. P. (1903-1904).** *Mollusques Tertiaires du Portugal*. Commission du Service Géologique de Portugal.
- Domènech, R. (1983).** *Els bivalves del Pliocè de l'Empordà. Sistemàtica i paleoecologia*. [Tesi doctoral no publicada]. Universitat de Barcelona.
- Erünal-Erentöz, L. (1958).** *Mollusques du Néogène des bassins de Karaman, Adana et Hatay (Turquie)*. Publications de l'Institut d'Études et Recherche Minière de Turquie, 4.
- Fekih, A. (1975).** Paleocologie du Pliocène marin au Nord de la Tunisie. *Annales de Minéralogie et de Géologie*, 27, 1-195.
- Gignoux, M. (1913).** Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicile. *Annales de l'Université de Lyon*, 1(36).
- Glibert, M. (1945).** Faune malacologique du Miocène de la Belgique. *Mem. Mus. Royal Histoire Naturelle de Belgique*, 103.
- Glibert, M. (1957).** Pélécyopodes et Gastropodes du Rupélien supérieur et du Chattien de la Belgique. *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 137: 97 pp.
- Glibert, M. (1980).** Les Bivalvia du Lédien de la Belgique (Eocène moyen supérieur). II. Heterodonta et Anomalodesmata. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 52(5): 80 pp.
- Gómez-Alba, J. A. S. (1988).** *Guía de campo de los fósiles de España y de Europa*. Editorial Omega.
- Janssen, A.W. (1984).** *Mollusken uit het Mioceen van Winterswijk-Misste: een inventarisatie, met beschrijvingen en afbeeldingen van alle aangetroffen soorten*. Bibliotheek van de Koninklijke Nederlandse Natuurhistorische Vereniging.
- La Perna, R., Mandic, O. & Harzhauser, M. (2017).** Systematics and Palaeobiogeography of *Megacardita* Sacco in the Neogene of Europe (Bivalvia, Carditidae). *Papers in Palaeontology*, 3, 111-150.
- Lauriat-Rage, A. (1981).** Les bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paleogeographique. *Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle*, XLV.
- Lozano-Francisco, M.C. (1997).** *Los bivalvos del Plioceno de la provincia de Málaga*. [Tesi doctoral]. Universidad de Málaga. <https://riuma.uma.es/xmlui/handle/10630/2558>
- Malatesta, A. (1974).** Malacofauna Pliocénica Umbra. *Memorie Carta Geologica d'Italia*, XIII.
- Marquet, R. (2005).** The Neogene Bivalvia (Heterodonta & Anomalodesmata) and Scaphopoda from Kallo and Doel (Oost Vlanderen, Belgium). *Palaeontos*, 6.
- Martinell, J. & Domènech, R. (2022).** Bioerosió en mol·luscs pleistocens de la plataforma marítima catalana. *Nemus*, 12, 237-261.

- Martinell, J. (1989).** Interacción organismos/sustrato duro: La Bioerosión y sus aplicaciones. In E. Aguirre (Ed.) *Paleontología. Nuevas Tendencias, Vol. 10*, 205-222.
- Martinell, J., Domènech, R. & Bromley, R. G. (1999).** Mysterious boring hidden within the hinge plates of heterodont bivalves. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 45, 161-63.
- Meco, J. (1982).** Los bivalvos fósiles de las Canarias orientales. *Anuario de Estudios Atlánticos*, 28, 65-125.
- Nyst, P. H. (1881).** Conchologie des terrains tertiaires de la Belgique. *Annales du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, T. III*.
- Pavia, G. (1975).** I Molluschi del Pliocene inferiore di Monteu Roero (Alba, Italia NW) (I). *Bolletino della Società Paleontologia Italiana*, 14(2).
- Pereira, S., Mocho & P. Lourenço, J. (2009).** Bioerosão sobre *Megacardita jouanetti* (Bivalvia) do Miocénico da Foz do Rego (Costa de Caparica, Portugal). *Paleolusitana*, 1, 327-338.
- Pereira, S., Mocho, P. Lourenço, J. & da Silva, C.M. (2010).** Bioerosão sobre conchas de bivalves miocénicos da jazida da Foz do Rego (Tortoniano, Costa de Caparica, Portugal). En A. Santos, E. Mayoral, G. Meléndez, C. M. da Silva & M. Cachao (eds.). *III Congreso Ibérico de Paleontología y XXVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología (Libro de resúmenes)* (Lisboa, Portugal, 7 a 10 de julio de 2010) (pp, 209-212). Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ).
- Richiano, S., Aguirre, M. & Farinati, E. (2012).** Bioerosion structures in Quaternary marine mollusks from Argentina. En R. Guimaraes Netto, N. B. Carmona & F. M. Wohnrath Tognoli (Eds). *Ichnology of Latin America. Selected Papers. Monografias da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 2, (pp. 159-177).
- Sacco, F. (1900).** *I Molluschi dei terreni terziari del Piemonte e della Liguria. Part XXVIII*.
- Santos, A. G. & Mayoral, E. (2008).** Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: A case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, 41, 43-59.
- Santos, A. G. (2000).** *Bivalves marinhos do Miocénico superior (Tortoniano superior) de Cacela (Algarve, Portugal)*. [Tesi doctoral]. Universitat de Faro. <https://sapientia.ualg.pt/handle/10400.1/8453>.
- Stchepinsky, V. (1938).** Contribution à l'étude du Sahélien de Tunisie. *Mémoires de la Société Géologique de France, N.S. 16*, 1-121.
- Steininger, F. (1963).** Die Molluskenfauna aus dem Burdigal (Unter-Miozän) von Fels am Wagram in Diederösterreich. *Ost. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. Denks*, 110(5).
- Studencka, B. (1986).** Bivalves from the Badenian, Middle Miocene marine sandy facies of Southern Poland. *Palaeontologia Polonica*, 47, 3-128.
- Wisshak, M., Knaust, D. & Bertling, M. (2019).** Bioerosion ichnotaxa: review and annotated list. *Facies*, 65, 24. <https://doi.org/10.1007/s10347-019-0561-8>
- WoRMS Editorial Board (2023, 1 de març).** World Register of Marine Species. <https://www.marinespecies.org>. doi:10.14284/170.