

TAFONOMIA Y PALEOECOLOGIA DE UNA SECUENCIA TUROLIENSE DE TOLOSA (ALBACETE)

J. L. López-Sancho (*), J. D. Acuña (*) y F. Robles (*)

GUILLERMO GUTIERREZ

IN MEMORIAM

RESUMEN

Se realiza una descripción tafonómica general y de algunos aspectos paleoecológicos de una secuencia turolense de la localidad de Tolosa (Albacete). Para la interpretación tafonómica se utiliza, tras un estudio crítico, un modelo metodológico, apoyado en el análisis sedimentológico y en seis criterios relativos a los fósiles: coherencia hábitat-fauna, articulación, fragmentación, alteración superficial, densidad y orientación. Como resultado, los niveles fosilíferos de la secuencia han podido ser distribuidos en dos grupos. El primero estaría constituido por niveles margosos correspondientes a ambientes sedimentarios de baja energía, con fases cortas de exposición de los restos esqueléticos y con asociaciones próximas al concepto teórico de paleobiocenosis. El segundo, por niveles muy biodetríticos correspondientes a ambientes de baja tasa de sedimentación, con fases prolongadas de exposición de las conchas y con asociaciones más alejadas del modelo paleobiocenótico. Desde un punto de vista paleoecológico se hacen algunas observaciones sobre similitud, especies características y diversidad en ambos grupos de niveles, discutiéndose la fiabilidad de los resultados en función de los respectivos caracteres tafonómicos. Se intenta una interpretación de la distribución de algunas especies mediante el estudio de sus curvas de supervivencia.

PALABRAS CLAVE: Tafonomía, Paleoecología, Mollusca, Turolense, Tolosa (Albacete, España).

ABSTRACT

A general taphonomic description and of some paleoecological aspects of a sequence from the Turolien of Tolosa (Albacete) is realized. A methodological model based on the sedimentological analysis and on six fossil related criteria: habitat-faunistic coherence, articulation, breaking degree, surface weathering, density and orientation, has been used, before a critical study, for the taphonomic interpretation. As results of these, the fossiliferous levels of the sequence have been separated in two groups. The former will consist of marly levels corresponding to a low energy sedimentary environment, with short times of exposure of the shells and with assemblages near to the theoretical concept of paleobiocenose. The latter shows highly biodetritic levels corresponding to a low sedimentary rate environment with long periods of shells exposure and with assemblages far away of the paleobiocenotic model. From a paleoecological viewpoint some observations about similitude, characteristic species and diversity in both groups are made, discussing the reliability of the results according with their respective taphonomic features. Finally, an interpretation of some species distribution by means of the study of their survivorship curves is attempted.

KEY WORDS: Thaponomy, Paleocology, Mollusca, Turolien, Tolosa (Albacete, Spain).

Introducción

El presente trabajo pretende la descripción tafonómica general y la observación de algunos aspectos paleoecológicos de una secuencia turolense de la localidad de Tolosa (Albacete). El desarrollo del tema responde a algunos puntos de interés, entre los que podrían destacarse los siguientes: Por una parte, la posibilidad de aportar algunas observaciones críticas sobre los criterios usados con más frecuencia

en la interpretación tafonómica de asociaciones fósiles. Por otra parte, la aplicación poco frecuente de estos criterios a asociaciones correspondientes a un ambiente sedimentario dulceacuícola. Finalmente, la posibilidad de colaborar con nuestros resultados a una mejor comprensión de algunas regularidades en el comportamiento de estos sistemas ecológicos. El estudio, que ha considerado exclusivamente el taxón Moluscos, se encuadra dentro de un amplio programa de investigación sobre la Malacología continental neógena

(*) Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Literaria de Valencia.

de las cuencas de los ríos Júcar y Cabriel, donde existen otros muchos yacimientos de gran interés, como son los de Venta del Moro, Fuente Podrida, Fuente del Viso, Almansa o El Rincón. La revisión taxonómica de los Moluscos de la secuencia será objeto de una próxima publicación.

Descripción general de la secuencia sedimentaria

El yacimiento estudiado se sitúa a orillas del río Júcar (fig. 1), a unos 150 metros de las primeras casas de la localidad de Tolosa y a unos 30 metros, monte arriba, desde la carretera de Alcalá del Júcar a Tolosa. La localización de los materiales resulta sencilla por albergar una serie de cavidades para el cultivo del champiñón, actualmente en desuso. Las coordenadas del punto de muestreo son:

Longitud: 1° 22' 53" W
 Latitud: 39° 12' 05" N

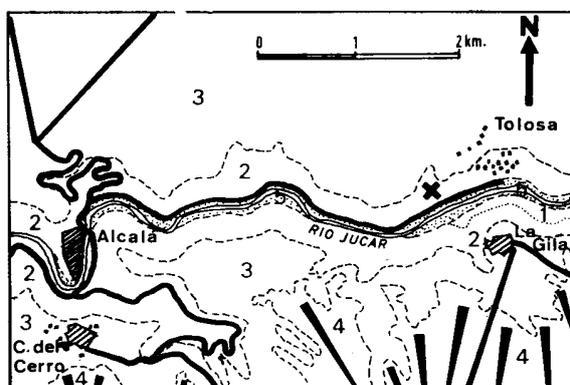


Fig. 1.—Esquema de situación del yacimiento (x). 1: conglomerados y arcillas; 2: margas y calizas; 3: conglomerados y areniscas; 4: glacia; 5: aluvial. 1 y 2: Turolense-Plioceno medio; 3: Plioceno superior-Pleistoceno inferior; 4: Pleistoceno; 5: Holoceno (Cartografía según M.A.G.N.A., 2.ª serie).

Los niveles de la serie de Tolosa han sido datados por Mein *et al.* (1978), gracias al hallazgo de una fauna de micromamíferos que, aunque escasa, resulta bastante significativa. La presencia de *Stephanomys ramblensis* VAN DE WEERD, *Paraethomys miocaenicus* JAEGER *et al.*, *Apodemus primaevus* HUGUENEY *et* MEIN, *Prolagus cf. michauxi* LÓPEZ y *Desmanella crusafonti* RUNKE permite correlacionar el yacimiento con el de Venta del Moro (Aguirre *et al.*, 1973), tipo de la zona MN 13 de la zonación del Neógeno me-

diente mamíferos (Mein, 1976). Esta zona corresponde a la edad paleomastológica Turolense superior, que marca el fin del Mioceno y puede ser considerado equivalente al Mesiniense marino por correlación directa realizada en la localidad de la Alberca (Murcia), de la misma edad paleomastológica que Venta del Moro y Tolosa, y de acuerdo con las conclusiones de la "Round-Table on Mastrostratigraphy of the W Mediterranean Neogene" (Alberdi y Aguirre, 1977).

La secuencia seleccionada para este estudio comprende, de muro a techo, los siguientes nueve niveles:

- Nivel T-1: Caliza margosa con gran contenido en materia orgánica. Azoico. Espesor visible: 23 cms.
- Nivel T-2: Limo arenoso de color gris verdoso con abundante limonita. Azoico. Espesor: 20 cms.
- Nivel T-3: Caliza margosa gris con abundantes Moluscos fósiles en todo su espesor, que es de 70 cms. El nivel se ha considerado dividido en tres partes de igual espesor (T-3A, T-3B y T-3C) a la hora de ser muestreado.
- Nivel T-4: Marga arenosa con gran cantidad de materia orgánica. Azoico. Espesor: 4 cms.
- Nivel T-5: Marga calcárea bastante arenosa y con Moluscos abundantes. Espesor: 10 cms.
- Nivel T-6: Marga arenosa con bastante materia orgánica y Moluscos muy abundantes. Espesor: 4 cms.
- Nivel T-7: Marga calcárea con Moluscos muy abundantes. Espesor: 10 cms.
- Nivel T-8: Marga calcárea gris con abundantes Moluscos. Espesor: 40 cms.
- Nivel T-9: Caliza margosa gris con gran contenido en conchas de pequeño tamaño. Espesor: 150 cms.

La descripción granulométrica de estos niveles (tabla 4 y fig. 6) se presentará y comentará más adelante como criterio de interés tafonómico.

Métodos

La toma de muestras fue doble. Primero se realizó un muestreo preliminar para obtener algunos datos de interés sobre la fauna de los distintos niveles y, a la vez, elegir unos tamaños adecuados de muestra que evitaran la necesidad

Tabla 1.—Tamaño de las muestras paleontológicas estudiadas.

Nivel	Tamaño muestral (gr)
T-1	200
T-2	200
T-3A	170
T-3B	170
T-3C	170
T-4	135
T-5	208
T-6	156
T-7	120
T-8	520
T-9	75

de cuarteos. El material definitivo se obtuvo mediante el uso de unos sacabocados de hierro, de sección rectangular y capacidades ajustadas a los tamaños idóneos previamente establecidos. Para ello se introdujeron en los estratos en posición paralela a los planos de estratificación mediante una maza. Se tomaron siempre pares colaterales de muestras, una para el estudio sedimentológico y otra para el paleontológico (tabla 1). Estos pares se tomaron sobre una única línea vertical situada al azar, uno en cada nivel, excepto en el nivel tercero, en el que se tomaron tres pares equidistantes por ser el de mayor potencia.

Las muestras, unas vez pesadas, fueron introducidas en recipientes que contenían hidróxido sódico para la disgregación de las arcillas y agua oxigenada para eliminar la materia orgánica. Al cabo de cuarenta y ocho horas se procedió al tamizado mediante una malla de 0.2 milímetros de luz. Las muestras correspondientes a los niveles T-3A, T-3B, T-3C y T-9, por contener gran cantidad de carbonato cálcico, tuvieron que tratarse con anhídrico acético durante dos meses, neutralizándose luego con hidróxido sódico.

Una vez separados los Moluscos de cada muestra por especies se procedió a su recuento y medida. La técnica seguida para evaluar el número de individuos fue el recuento de ápices en los Gasterópodos y de umbos en los Bivalvos. Las medidas sólo se pudieron obtener en los primeros, dado que todos los Bivalvos hallados estaban muy fragmentados. Estas medidas se tomaron utilizando un ocular micrométrico en una lupa binocular. En los ejemplares en buen estado de conservación se tomaron medidas de altura total y diámetro máximo, contándose también el número de vueltas de la concha. En otros ejemplares medidos, la conservación más deficiente sólo permitió evaluar el diámetro máximo. Así, pues, ha habido individuos que sólo han podido ser contados por no conservar la última vuelta y otros que sólo han podido ser medidos por carecer de ápice; por esta razón el tamaño de los censos no coincide en ocasiones con el número de medidas. Sobre cada ejemplar se observaron también sistemáticamente algunos detalles de interés tafonómico como la erosión superficial, la fragmentación y la bioerosión.

El análisis sedimentológico consistió en una granulometría sobre una muestra de 50 gramos, utilizando un densímetro y la escala del U.S.D.A.

Tafonomía

En distintos trabajos se ha puesto de manifiesto la necesidad de un estudio tafonómico previo a cualquier interpretación paleoecológica (De Renzi, 1978; Acuña, 1982). La finalidad de este paso previo sería la evaluación de la fidelidad de las asociaciones fósiles como imágenes de las correspondientes biocenosis y, con ello, la decisión sobre la utilidad de estas asociaciones como objetos de investigación paleoecológica. Esta utilidad será tanto mayor cuanto más próxima se encuentre la asociación al modelo teórico de paleobiocenosis o asociación de vida, y tanto menor cuanto más próxima al modelo de tanatocenosis o asociación transportada (Craig y Hallan, 1963; De Renzi *et al.*, 1975). Con frecuencia este estudio tafonómico se desarrolla en dos partes, cuyos objetivos se relacionan con las dos fases principales de la historia de los fósiles, la bioestratigráfica y la fosilización.

En los materiales de la secuencia estudiada en Tolosa no se han detectado efectos diagenéticos importantes sobre los fósiles, por lo que los aspectos tafonómicos tratados con mayor atención son de carácter bioestratigráfico. Estos aspectos son abordados a continuación en puntos particulares.

Coherencia de hábitat-fauna

La coherencia hábitat-fauna como criterio tafonómico ha sido recomendada por algunos autores (Johnson, 1960; Fa-

gerstrom, 1964). Su utilización requiere, sin embargo, algunas matizaciones.

Con frecuencia, en el estudio de una capa fosilífera se indica que alguna o algunas de las especies allí presentes, no guarda relación aparente con el resto de la asociación o con el ambiente sedimentario que puede deducirse de los caracteres sedimentológicos. Esta afirmación puede ser, en muchos casos, inadecuada. Ciertamente, en ocasiones, la incoherencia observada se encuentra apoyada por una verificación científica cuyo resultado se ha obtenido o se ha dado por supuesto, bien por su obviedad o bien por la redundancia de los resultados obtenidos con anterioridad en idénticos planteamientos. Es probable que, a menudo, las denominadas "incoherencias de gran escala" se encuentren asociadas a estas circunstancias (p. e., la presencia de un Equido en un sedimento de origen lacustre). Sin embargo, en la mayor parte de los temas que interesan al paleoecólogo puede ocurrir que esa incoherencia no sea tan aparente y requiera de la aplicación de un método actualístico apoyado en un planteamiento científico propio, que Gould ha denominado actualismo metodológico (De Renzi, 1978, 1980).

El conjunto de la fauna de Moluscos presente en la secuencia de Tolosa (tabla 2), consta básicamente de taxones que pueden considerarse típicos de agua dulce. La participación de especies terrestres resulta muy escasa: un ejemplar de *Carychium* (*Saraphia*) aff. *schlickumi* en el nivel T-3B, otro de Helicido en cada uno de los niveles T-3A y T-8 y un individuo de Succineidae en el nivel T-3C. Ello hace pensar en un ambiente sedimentario dulceacuícola, en el que la inmensa mayoría de la fauna podría suponerse, inicialmente, coherente con el hábitat.

Como se ha dicho, las dificultades para juzgar la coherencia hábitat-fauna aumentarían considerablemente si nos interesáramos por aspectos más concretos, como, por ejemplo, las especies que cabría suponer autóctonas en el sustrato constituido por cada material sedimentario. Esta cuestión, en concreto, será replanteada tras la exposición de los resultados tafonómicos.

Articulación

Es generalmente aceptado que la aparición de estructuras articuladas en un estrato suele indicar unos bajos o moderados niveles de energía en el medio sedimentario y, con ello, una escasa influencia de los fenómenos de transporte (Johnson, 1960; Fagerstrom, 1964).

La mayor parte de la fauna de Moluscos en la secuencia de Tolosa está constituida por Gasterópodos. Únicamente aparecen Bivalvos (*Unio* sp.) en el nivel T-8 y en una proporción muy baja. De los cinco ejemplares estudiados, cuatro son valvas separadas y uno presenta las dos valvas articuladas. Aunque la escasez de este material aconseja ser cautos en su interpretación, el predominio de los ejemplares con las valvas separadas, parece indicar la existencia, al menos, de una etapa relativamente importante de exposición tras la muerte. La posible influencia del hidrodinamismo en la desarticulación deberá ser puesta de manifiesto mediante otros criterios tafonómicos.

Fragmentación y alteración superficial

La fragmentación y la alteración superficial de los restos esqueléticos fósiles han sido utilizados con mucha frecuencia como criterios tafonómicos (Johnson, 1960; Ager, 1963; Chave, 1964; Trewin y Welsh, 1976; Acuña, 1982). La exposición prolongada y el transporte de estas partes esqueléticas son dos de las principales causas de deterioro en la calidad de la información paleoecológica contenida en una asociación fósil, y ambos fenómenos suelen reflejarse en los mencionados aspectos de conservación.

No obstante, a la hora de utilizar estos criterios en el estudio de asociaciones fósiles, han de adoptarse algunas precauciones. Por una parte, deben distinguirse las fragmentaciones de origen bioestratinómico de las de origen posterior, es decir, de las producidas en fase fosildiagenética y/o de obtención y preparación del material. Con esta finalidad suele ser útil la observación de la angulosidad de las roturas. Por otra parte, es importante diferenciar la alteración superficial debida a causas mecánicas de la producida por bioerosión. En este caso, el examen microscópico de las microperforaciones de los esqueletos suele ser de gran utilidad.

Tras una observación detallada de los ejemplares proporcionados por la secuencia de Tolosa, ha sido posible diferenciar, con bastante claridad, dos grupos de niveles, de acuerdo con la importancia y frecuencia de la fragmentación superficial de los fósiles. Por un lado, los niveles T-5, T-6 y T-7, en los que las especies más representadas son *Melanoides curvicosta* y *Melanopsis laevigata* y el grado de alteración generalmente es muy importante. Por otra parte, los niveles T-3A, T-3B, T-3C y T-9, en los que las formas más abundantes son Gasterópodos de menor tamaño, como *Hydrobia deyderi* y *Bithynia* sp., y en los que el deterioro de las conchas resulta muy escaso.

En el primer grupo de niveles, *Melanoides curvicosta* se halla siempre muy fragmentado, correspondiendo la máxima frecuencia de rotura al labro y, a continuación, al ápice. Estas pérdidas de integridad parecen asociadas, al menos en parte, a la fase diagenética, ya que *in situ* las conchas turriculadas de esta especie aparecen a menudo fragmentadas y con las partes en contacto. En ocasiones se observan también fenómenos de disolución en el ápice, fácilmente distinguibles de una auténtica rotura por su perfil alabeado. Esta disolución pudo producirse en fase bioestratinómica o, incluso, en vida del animal, como se ha descrito en *Melanoides tuberculata* actual (Lévêque, 1972).

La especie *Melanopsis laevigata* presenta menor grado de fragmentación, tanto en frecuencia como en importancia, afectando particularmente a la parte inferior del labro. El ápice, en cambio, presenta una mayor frecuencia de integridad. La contribución de la diagénesis a esta fragmentación parece ser algo menor que en la especie anterior.

Theodoxus almetai, que acompaña a las especies anteriores en los tres niveles, presenta un grado de fragmentación mucho menor. La concha robusta y la forma globosa de estos ejemplares podría haber influido en este sentido.

Los ejemplares de *Acroloxus* sp. que aparecen en estos niveles, pese a su fragilidad, no presentan una alta proporción de rotura.

La alteración superficial de las conchas de estas especies en estos tres niveles es bastante importante, sobre todo en el nivel T-5. Es de destacar la gran cantidad de microperforaciones existentes en la mayoría de los ejemplares, en particular los del nivel T-5 y, sobre todo, en la especie *M. laevigata*. Estas trazas son generalmente superficiales y de forma ramificada, delimitando pequeñas porciones de concha que se desprenden con facilidad. En nuestra opinión, este tipo de bioerosión es el factor más importante como condicionante del estado superficial de los fósiles.

En el segundo grupo de niveles, la fracción malacológica está constituida básicamente por ejemplares de pequeño tamaño, sin apenas fragmentación ni alteración superficial. Sólo merece destacarse el hecho de que *Bithynia* sp. muestra con frecuencia la abertura incompleta. Debido a la delgadez de la sección de su concha no es fácil situar estas roturas en una etapa concreta.

El nivel T-8 resulta particular por su carácter intermedio en lo referente a fragmentación y estado superficial de las conchas.

Como resumen de lo expuesto, cabe decir que resulta razonable el hecho de que las asociaciones con mayor alteración superficial por bioerosión y mayor frecuencia de ro-

tura se den en los niveles más biotráficos, ya que cabe pensar que éstos representan etapas de larga exposición por escasez de aporte sedimentario. En este sentido, es muy indicativo el hecho de que las microperforaciones alcancen la última vuelta de las conchas y se concentren más en un hemisferio que en otro. Hemos de tener en cuenta que algunos estudios sobre estas microperforaciones en conchas de

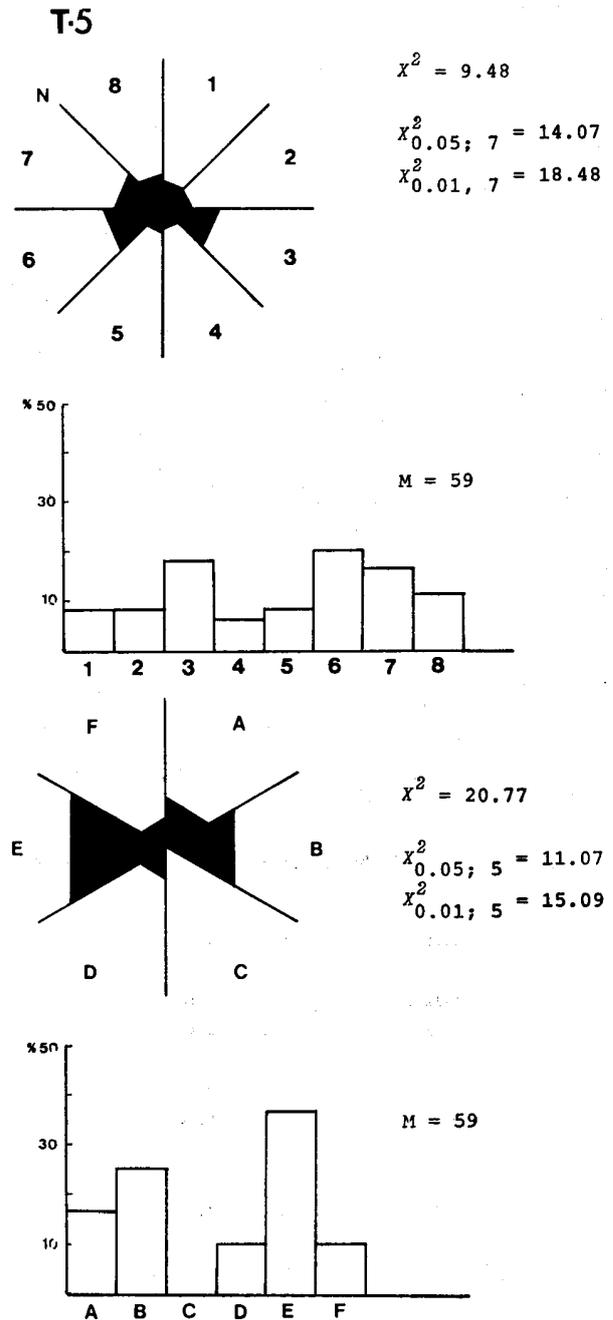


Fig. 2.—Resultados de la orientación del eje mayor de las conchas en el plano horizontal (arriba) y vertical (abajo) en el nivel T-5. El procedimiento seguido es el sugerido por Nagle (1967) y Reymont (1971). M: tamaño muestral.

Gasterópodos han podido comprobar que, aunque las primeras vueltas pueden verse afectadas en vida, en la última sólo suele suceder tras la muerte (Golubic *et al.*, 1975; Acuña, 1982). Por otra parte, el hecho de que a veces la alteración sólo afecte a una mitad longitudinal de la concha parece indicar que los individuos habrían permanecido expuestos largo tiempo semienterrados, sufriendo un ataque diferencial. Ello sugeriría, además, la falta de corrientes de fondo.

Densidad y orientación de los fósiles

La densidad y la posición de los fósiles en el cuerpo sedimentario puede resultar de gran interés en el estudio tafonómico (Johnson, 1960; Ager, 1963; Fagerstrom, 1964; Hanley, 1976). En las asociaciones de vida o paleobiocenosis es frecuente encontrar los fósiles con densidades y posiciones similares a las que se dieron durante la etapa funcional de la comunidad. Por ello suele darse en los sedimentos correspondientes una riqueza más o menos moderada de fósiles y unas distribuciones (heterogeneidad de densidades), y posiciones similares a las que se daban en vida de los organismos, especialmente si éstos eran infaunales. Por el contrario, siempre que se hayan dado fenómenos de transporte o de exposición prolongados, dos problemas importantes para el paleoecólogo, pueden esperarse densidades, distribuciones y posiciones más o menos alejadas de las típicas de vida. En concreto, es frecuente que el producto sedimentario se aproxime al denominado "nivel de acumulación" en el que los fósiles son muy abundantes, predominando netamente, a veces, sobre el sedimento, y la distribución y posiciones ya no recuerdan a las de vida. No obstante, un resultado sedimentario como el descrito puede ser alcanzado mediante una muy distinta participación de los fenómenos de transporte y exposición. Para conseguir una interpretación más precisa será necesario recurrir a otros criterios tafonómicos tales como el estudio de la erosión mecánica de los fósiles (más asociada al transporte), la bioerosión u otros fenómenos de alteración biológica (más asociados a etapas de exposición) y la orientación (coherente con un régimen de elevado hidrodinamismo). Sobre este último criterio resultan muy ilustrativos los trabajos de Nagle (1967) y Reyment (1971).

Tabla 3.—Densidad de Moluscos en las muestras estudiadas.

Nivel	Nº individuos/gr.
T-3A	0.60
T-3B	2.46
T-3C	2.51
T-5	2.48
T-6	2.74
T-7	5.55
T-8	2.20
T-9	14.12

La tabla 3 muestra los valores de densidad de individuos en las muestras estudiadas. Hemos de tener en cuenta al interpretar estas cifras que los niveles T-5, T-6 y T-7 incluyen especies de mayor tamaño que los restantes y muchos fragmentos de conchas. Por ello, aunque el número de ejemplares no sea superior al de otros niveles, el material biodetrítico presenta aquí su máxima importancia, constituyendo verdaderas conchuelas. Por el mismo motivo, el nivel

T-9, pese a tener la máxima densidad de fósiles, no puede ser considerado el nivel más biodetrítico, ya que estos fósiles son en su mayor parte ejemplares de *Hydrobia deyderi*, que es una especie de pequeño tamaño.

Los resultados del estudio de la orientación horizontal y vertical de las conchas en los niveles más biodetríticos (T-5, T-6 y T-7) y en el nivel T-8, aparecen en las figuras 2 a 5. De ellos se desprende que en todos los casos existe una

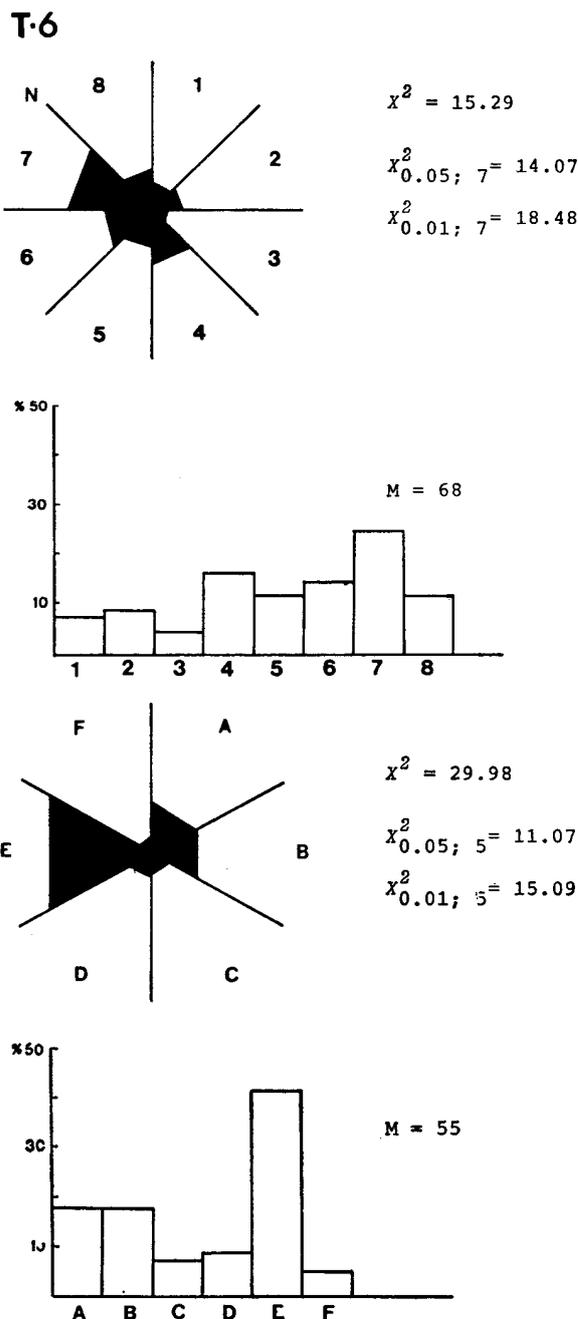


Fig. 3.—Resultados de la orientación del eje mayor de las conchas en el plano horizontal (arriba) y vertical (abajo) en el nivel T-6.

orientación preferente en el plano vertical, estando orientado el eje mayor de los ejemplares paralelamente al plano de estratificación; esta posición sería típica en el depósito de elementos epifaunales. En cuanto a la orientación en el plano horizontal, el resultado señala una ausencia de orientación preferente, lo cual permitiría suponer una falta de flujo hidrodinámico suficiente para orientar el eje mayor de las conchas en su misma dirección.

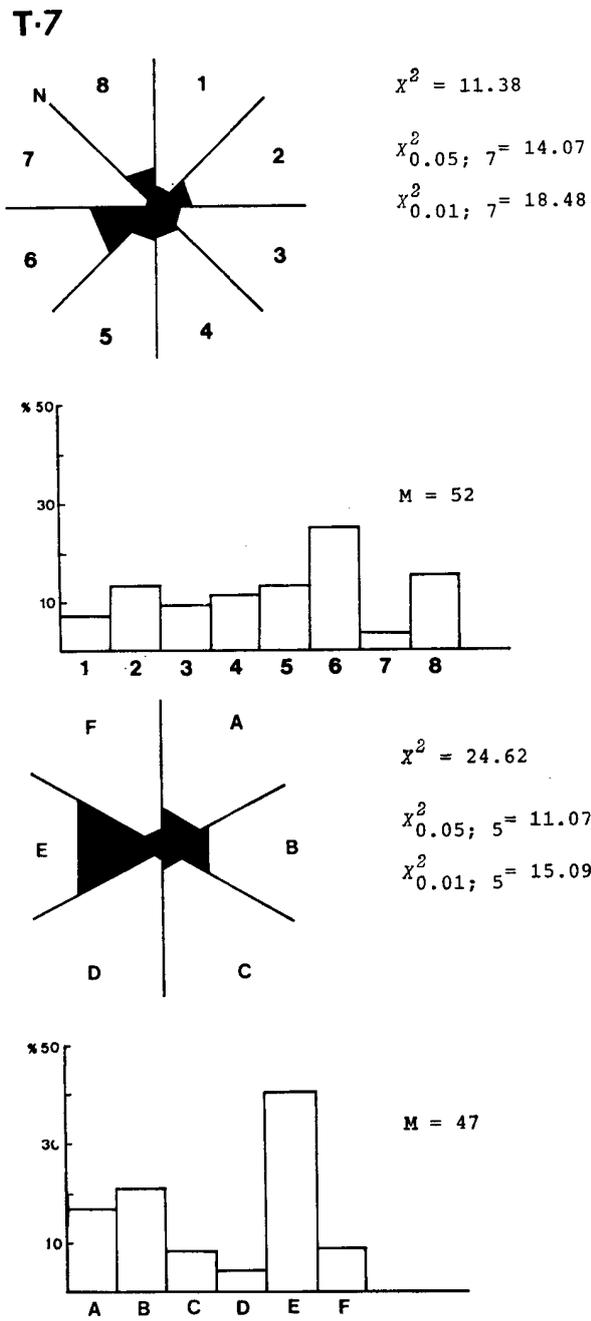


Fig. 4.—Resultados de la orientación del eje mayor de las conchas en el plano horizontal (arriba) y vertical (abajo) en el nivel T-7.

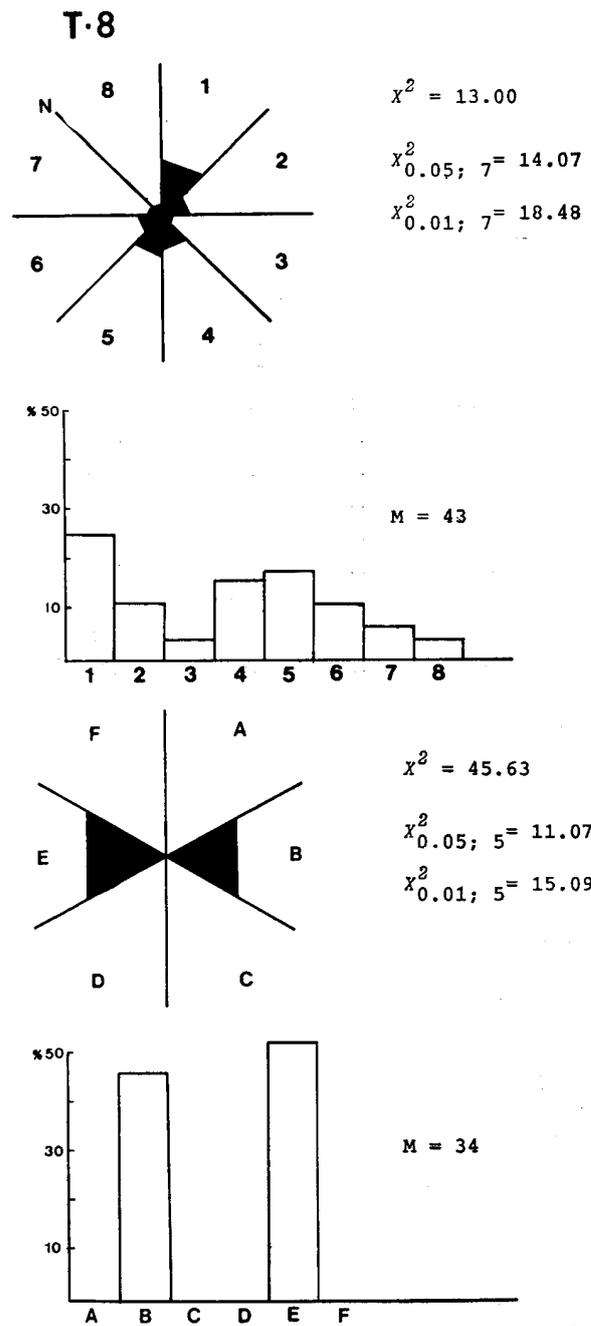


Fig. 5.—Resultados de la orientación del eje mayor de las conchas en el plano horizontal (arriba) y vertical (abajo) en el nivel T-8.

Sedimentología

En los ambientes sedimentarios acuáticos existe, en general, una relación directa entre el tamaño de grano del sedimento y el hidrodinamismo existente (Johnson, 1960; Dussart, 1966). Esta relación solo se cumplirá, sin embargo, cuando exista disponibilidad de todos los tamaños de clasto.

El tamaño de grano es, pues, un dato importante a la hora de enfrentarnos con el estudio de una asociación fósil. En general, cuando los restos fósiles aparecen entre materiales detríticos gruesos, son de esperar importantes efectos bioestratinómicos sobre el registro; por el contrario, las asociaciones mejor interpretadas paleológicamente suelen estar incluidas en sedimentos de grano fino (Craig y Hallam, 1963).

Tabla 4.—Resultados del análisis granulométrico

Nivel	Arenas	% Limos	% Arcillas
T-1	14.68	14.22	71.10
T-2	40.00	55.30	4.74
T-3A	8.36	61.62	30.02
T-3B	16.26	79.00	4.74
T-3C	14.68	47.78	37.54
T-4	32.18	49.72	18.10
T-5	58.20	36.34	5.46
T-6	42.40	48.98	8.62
T-7	12.38	77.42	10.20
T-8	9.22	82.16	8.62
T-9	21.86	69.52	8.62

Los resultados del análisis granulométrico en los niveles que integran la secuencia de Tolosa se representan en la tabla 4 y en la figura 6. Distinguiremos dos grupos de niveles en función de su contenido en arenas. Por una parte, los niveles T-2, T-4, T-5 y T-6, con más de un 25% en peso, y, por otra, los niveles T-1, T-3A, T-3B, T-3C, T-7, T-8 y T-9, con menores cantidades. Estos resultados pueden ser interpretados en coherencia con todos los anteriores desde un punto de vista global, tal como se hace en el punto siguiente.

Síntesis tafonómica

Con el fin de intentar una descripción global del yacimiento bajo un punto de vista tafonómico, puede ser interesante hacer algunas consideraciones generales.

En primer lugar, tendremos que decir que las causas condicionantes de la ausencia de documentación paleontológica en algunos de los niveles son difíciles de encontrar y, desde luego, escapan de la finalidad de un estudio tafonómico como el nuestro. Atendiendo a los materiales con fósiles, podríamos distinguir un grupo de niveles (T-3A, T-3B, T-3C y T-9) en los que no encontramos ninguna característica que aleje excesivamente sus asociaciones del concepto teórico de paleobiocenosis. Se trataría de niveles con baja fragmentación bioestratinómica en las conchas, alteración superficial mecánica y biológica mínimas, y bajas o moderadas densidades de fósiles. Los materiales sedimentarios, en coherencia con lo anteriormente expuesto, presentan mínimos contenidos en material detrítico de tamaño arena. Resumiendo, po-

dría caracterizarse a este conjunto como correspondiente a ambientes sedimentarios de baja energía, con fases cortas de exposición de los restos esqueléticos y, por tanto, con pocas probabilidades de mezcla y

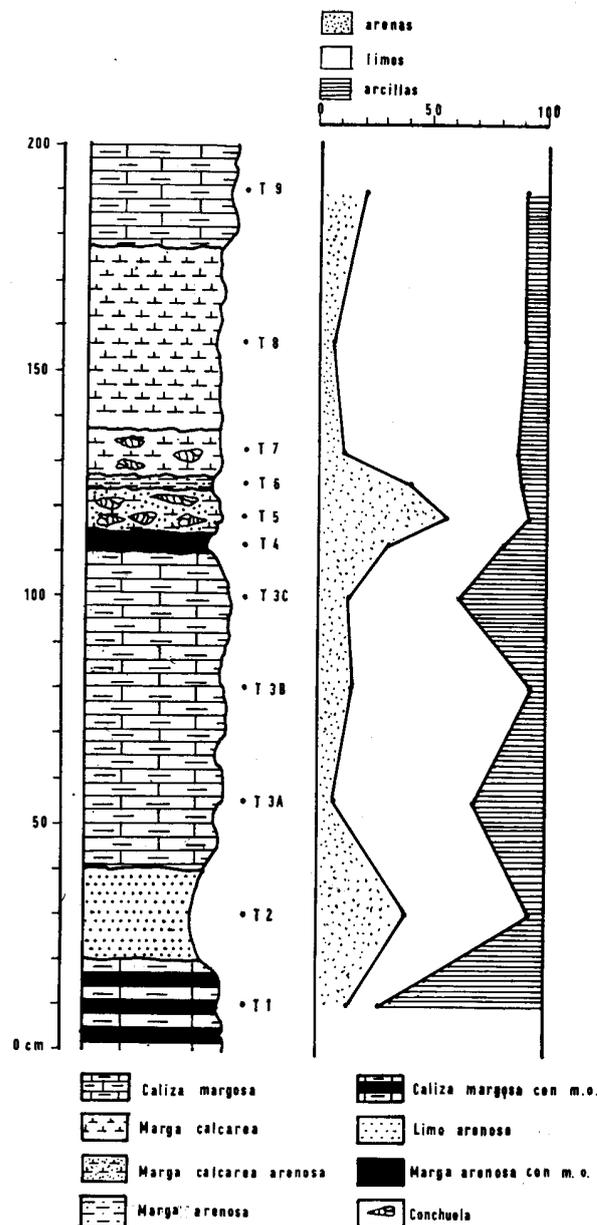


Fig. 6.—Columna estratigráfica, situación de muestras y resultados granulométricos.

de alteración de los valores de participación específica.

Frente a este grupo de niveles, un segundo bloque, constituido por los materiales más fuertemente biodetríticos (T-5, T-6 y T-7) muestra también unos caracteres bastante homogéneos. Se trataría ahora de

materiales con una gran densidad de fósiles, probablemente correspondientes a etapas en las que el depósito de materiales detríticos finos se vio particularmente reducido por falta de disponibilidad o por lavado y las conchas permanecieron durante algún tiempo expuestas en el fondo. Dos razones nos inducen a pensar de este modo: por una parte, la intensa alteración bioerosiva de los fósiles, coherente con estas etapas de exposición; por otra, la existencia e incluso abundancia de materiales detríticos de tamaño arena en estas conchuelas. Admitido un cierto grado de perturbación hidrodinámica en el medio, será necesario decir que la ausencia de orientación en los fósiles nos impide concederle una importancia excesiva, pero nos obliga a admitir una mayor probabilidad de aparición de elementos alóctonos en las asociaciones.

El nivel T-8 resulta peculiar por presentar caracteres de tipo intermedio entre los dos bloques anteriores, por ejemplo, en los grados de alteración de los fósiles.

Paleoecología

La escala estratigráfica con que se plantea el estudio de los materiales de Tolosa, de tipo medio, se encuentra en relación con los objetivos que se pretenden alcanzar en el estudio paleoecológico. Estos objetivos son interpretaciones de acontecimientos ecológicos de escala temporal media, tales como macrosucesión y aparición y desaparición de hábitats. En los apartados siguientes ofrecemos un resumen de los principales resultados obtenidos y trataremos de realizar una síntesis interpretativa de la historia ecológica del ambiente sedimentario estudiado.

Agrupación automática de inventarios

A fin de conseguir una primera aproximación al comportamiento secuencial de las asociaciones malacológicas implicadas, se ha realizado una agrupación automática de inventarios mediante análisis cluster. Ello debe entenderse como un procedimiento descriptivo de las asociaciones y no como una clasificación de las correspondientes comunidades, ya que esto último exigiría unos caracteres tafonómicos generales (paleobiocenosis) que no pueden garantizarse en todos los niveles estudiados.

La figura 7 muestra el dendrograma obtenido mediante la aplicación de la técnica WPGMA de análisis cluster (Sneath y Sokal, 1973) tras haber realizado una transformación logarítmica de los valores de frecuencia [$\log(1+x)$]. A primera vista, puede observarse la formación de dos grupos relacionados a un nivel relativamente bajo. Por una parte, los niveles T-3B, T-3C, T-9, T-8 y T-3A, y, por otra, los niveles T-5, T-6 y T-7. El primer grupo comprende los niveles de menor densidad de fósiles y el segundo los que venimos denominando conchuelas. Es muy interesante destacar los resultados del desglose del nivel tercero (T-3A, T-3B y T-3C). El primero de sus componentes (T-3A) se une a los otros dos a un nivel mucho más bajo que el que relaciona estos últimos con los niveles T-8 y T-9. El hecho alerta sobre los errores que pueden cometerse cuando se acepta como premisa la uniformidad faunística de materiales sedimentarios aparentemente homogéneos. Finalmente, cabe

apuntar el hecho de que los niveles fosilíferos basales y terminales de la secuencia resultan muy similares, pareciendo ello indicar un proceso de tipo cíclico en la evolución del sistema.

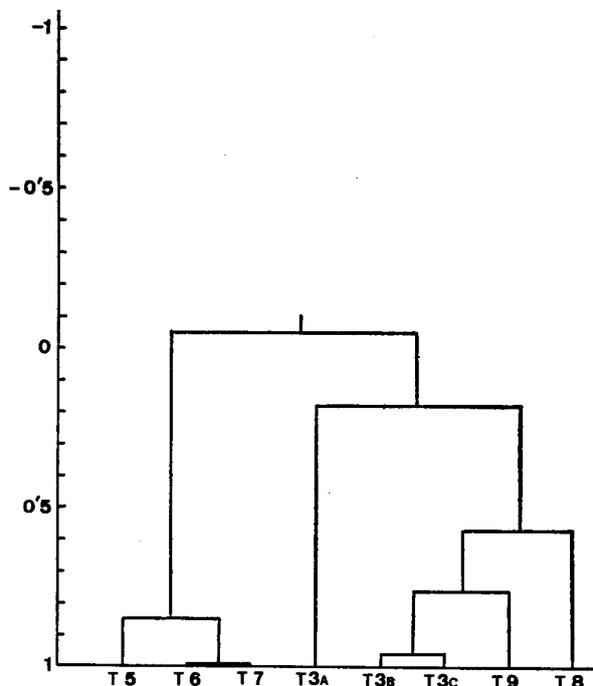


Fig. 7.—Agrupación automática de las asociaciones malacológicas.

Diversidades

La tabla 5 muestra los datos de mayor interés para una evaluación de la diversidad específica en las distintas muestras. Sigue siendo muy interesante observar las diferencias entre las tres unidades producto del desglose del nivel ter-

Tabla 5.—Valores de diversidad específica

Nivel	Individuos	Especies	Diversidad (bits)
T-3A	103	5	1.25
T-3B	419	6	0.96
T-3C	427	7	1.43
T-5	516	6	1.60
T-6	427	5	1.10
T-7	666	5	1.15
T-8	1144	13	0.97
T-9	1059	5	0.27

cer; los valores encontrados son relativamente diferentes y en orden secuencial su variación no es progresiva. Habría que decir, también, que estos valores de diversidad quizá no tengan el mismo significado a lo largo de toda la secuencia muestral. Probablemente la proximidad a las auténticas diversidades de las respectivas comunidades será ma-

yor en los niveles menos densos en fósiles; en el resto, dado su carácter tafonómico, deben considerarse como un aspecto descriptivo más de las asociaciones.

Distribución de las especies

A fin de poner de manifiesto algunas relaciones colaterales entre las especies estudiadas, se han realizado, con la misma técnica que la clasificación automática de inventarios, correlaciones y agrupaciones a partir de los valores de frecuencia de estas especies en los distintos niveles (figura 8).

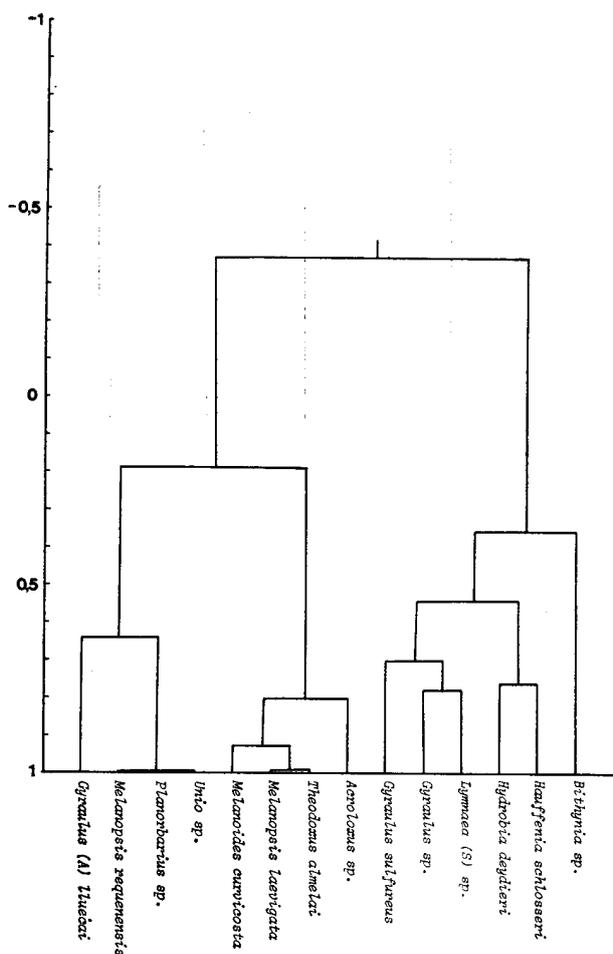


Fig. 8.—Análisis de la distribución de especies.

Los resultados son muy interesantes. En un primer grupo aparecen relacionadas, a niveles de correlación bastante altos, las especies características del grupo de niveles de menor contenido biodetrítico (*H. deydieri*, *H. schlosseri*, *Lymnaea* sp., *Gyraulus sulfureus*, *Gyraulus* sp., y *Bithynia* sp.). Entre estas especies, algunas resultan exclusivas de este grupo de inventarios (*Lymnaea* sp., *Bithynia* sp. y *G. sulfureus*), mientras que otras lo caracterizan sólo por su especial abundancia (*H. deydieri*).

Un segundo grupo, algo más heterogéneo, comprendería las especies más características de los niveles de conchuela (*T. almelai*, *M. laevigata* y *M. curvicauda*). La existencia de

dos subgrupos en este bloque de especies parece estar motivada en gran parte por la aparición de *M. requenensis* sólo en el nivel T-8, que por esta y otras características merece una consideración particular.

Supervivencia

La supervivencia o la mortalidad como respuestas poblacionales al conjunto de factores físicos y biológicos constituyen aspectos de elevado interés en el estudio paleoecológico.

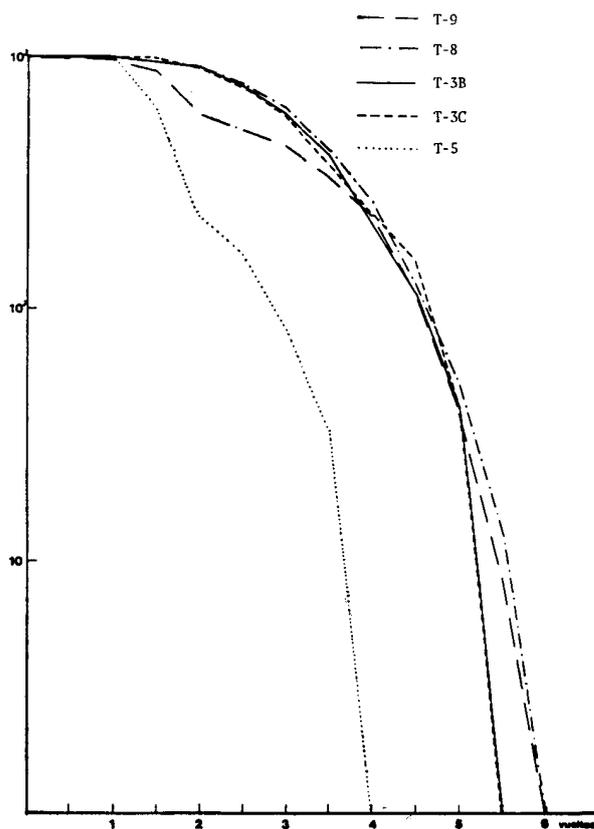


Fig. 9.—Curvas de supervivencia de *Hydrobia deydieri*, atendiendo al número de vueltas de la concha.

En paleontología, el método más usual de aproximación a este aspecto de la dinámica de las poblaciones antiguas consiste en el censo por clases de edad de los ejemplares acumulados en un nivel sedimentario, suponiendo a éstos como un buen reflejo de las tasas de mortalidad a lo largo del tiempo de sedimentación del estrato. Nuestro método ha consistido, como en otros trabajos paleontológicos, en el establecimiento de clases de edad basadas en los distintos estados de desarrollo de las conchas. En este caso, el método ha sido doble y se ha basado en la consideración, por una parte, del número de vueltas y, por otra, de intervalos porcentuales del diámetro máximo de las conchas.

El estudio de las curvas de supervivencia se ha concentrado en todas aquellas especies y niveles en los que el número de ejemplares obtenidos y su conservación se han considerado apropiados. En los niveles de conchuela, y a la vista de sus caracteres tafonómicos, no se ha renunciado a elaborar estas curvas, pero se ha sido cauto a la hora de

interpretarlas. Todos los resultados se representan gráficamente en las figuras 9 a 11.

En la especie *M. laevigata* (fig. 11) sólo ha sido posible el estudio de la distribución de frecuencias para los intervalos porcentuales de diámetro, por presentarse una alta proporción de fracturas en el labro y en el ápice. Teniendo en cuenta que esta forma ha resultado característica de los niveles más biodetríticos y que los resultados tafonómicos hacían admitir en ellos la máxima probabilidad de alteración bioestratinómica, la interpretación de estos resultados habrá de ser especialmente cautelosa. Las curvas de supervivencia encontradas son bastante regulares en sus pendientes y las tasas de mortalidad en todos los niveles en que apareció han sido similares. Sólo merece la pena destacar una mayor supervivencia juvenil en T-7 y una mayor mortalidad en fases adultas en T-6.

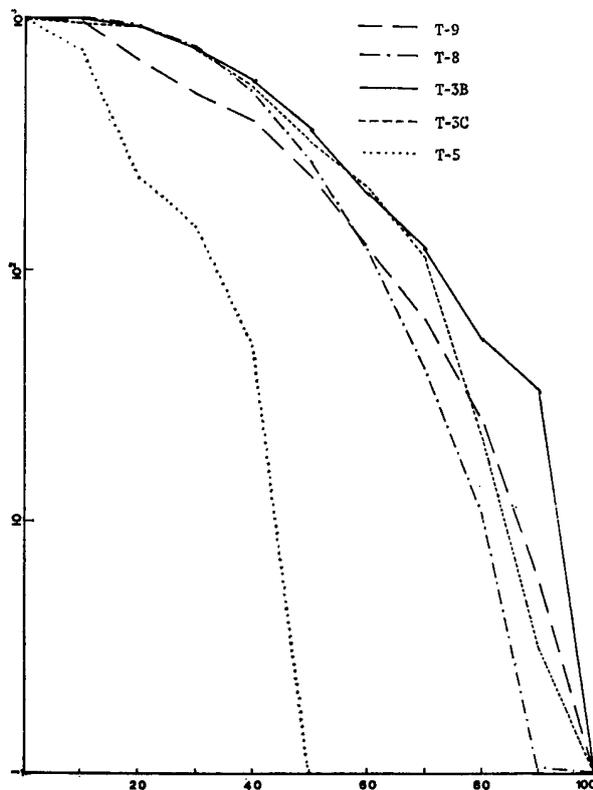


Fig. 10.—Curvas de supervivencia de *Hydrobia deyderi*, atendiendo al tamaño porcentual respecto del máximo.

La especie mejor estudiada ha sido *H. deyderi*. En ella ha sido posible la utilización de los dos criterios de establecimiento de clases de edad y, además, en un elevado número de niveles. Los resultados obtenidos utilizando estas dos metodologías son muy coherentes y se pueden resumir a grandes rasgos diciendo que las tasas de mortalidad en los niveles T-3B, T-3C, T-8 y T-9 son muy similares, y que sólo en T-5 se encuentran claramente elevadas. Estos resultados serían mucho más fiables que los anteriores por los elevados tamaños muestrales utilizados y por el carácter tafonómico de los correspondientes niveles sedimentarios.

Síntesis paleoecológica

Resulta obvio que la consideración de un sistema restringido como es el de un ambiente palustre o lacustre, dentro del conjunto de sistemas de una región determinada, nos proporciona una imagen parcial del paisaje global del área en que aquella está enclavada. Además, la mayor parte de las especies acuáticas de Moluscos son consideradas, por lo menos en lo que se refiere a la fauna actual, como escasamente representativas desde el punto de vista ambiental, dado su carácter marcadamente eurécico. Por el contrario, se considera mucho más significativo, desde el punto de vista de la reconstrucción paleoambiental, el estudio de la flora y, en particular, de la microfiora (polen y esporas) contenida en un sedimento palustre, que es un reflejo del conjunto de asociaciones florísticas que rodeaban la charca en un momento determinado.

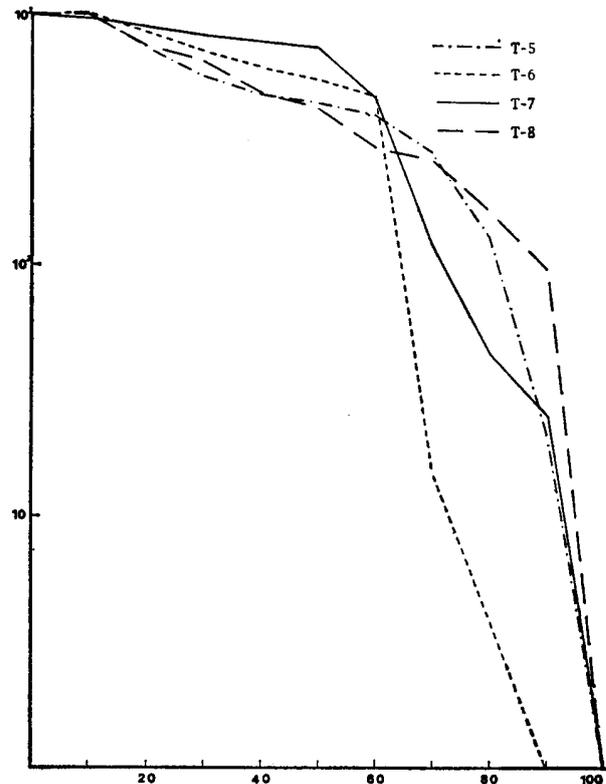


Fig. 11.—Curvas de supervivencia de *Melanopsis laevigata*.

Si bien carecemos de un estudio palinológico de la secuencia estudiada, disponemos de una excelente reconstrucción del entorno de Venta del Moro (Van Campo, 1976). La casi sincronía del depósito de Tolosa con el de la localidad citada, unido a la escasa distancia que separa ambos lugares (30 kms.) permite extrapolar las conclusiones obtenidas por

aquel autor a la reconstrucción del paisaje en el entorno de la localidad estudiada por nosotros y, más aún, dado que los resultados obtenidos por él son de índole muy general. Según este estudio, la vegetación del Mioceno terminal sobre la región oriental de España se desarrolló bajo un clima cálido y relativamente seco, pues comprende numerosos taxones heliófilos, tropicales y mediterráneos, apareciendo también algunos característicos de los bosques ártico-terciarios.

Estos datos climáticos estarían de acuerdo con la aparición en algunos niveles del yacimiento de Tolosa de especies de los géneros *Melanopsis* y *Melanoides*, que se han considerado a menudo característicos de climas cálidos.

En conjunto, y en otro orden de cosas, la secuencia de Tolosa muestra un comportamiento cíclico, tanto por caracteres litológicos como paleontológicos. Como se ha comentado anteriormente, las etapas iniciales y terminales parecen corresponderse con momentos de sedimentación regular de materiales lutíticos en ambientes de baja energía. Por el contrario, los niveles intermedios, muy biodetríticos, parecen indicar acumulaciones de organismos en condiciones de baja tasa de sedimentación o quizá de lavado de materiales finos. Malacológicamente, estas etapas se corresponderían con las asociaciones de *Hydrobia-Bithynia* y de *Melanopsis-Melanoides-Theodoxus*, respectivamente.

Aunque no es fácil justificar estas distribuciones, es bastante razonable pensar en el sustrato como condicionante importante. Hemos de tener en cuenta en este sentido, la preferencia en la actualidad de muchas especies de *Theodoxus* y de *Melanopsis* por fondos relativamente consistentes, tales como los muy biodetríticos. Probablemente, los cambios en otros factores físicos debieron jugar también un papel importante en el proceso, pero su control en paleontología es difícil y ha escapado de nuestro alcance.

La relación colateral entre algunos de los elementos de ambas asociaciones ha podido ser estudiada no sólo a partir de los valores de importancia, sino también sobre las curvas de supervivencia. Tal sería el caso de *H. deyderi* frente a *M. laevigata*, cuyos cambios en las tasas de mortalidad resultan inversos cuando se estudian en los niveles en que coexisten.

En el contexto de la ecología limnológica, los fenómenos descritos resultan bastante coherente con el comportamiento usual de estos ambientes cuando se adopta una escala temporal de observación relativamente amplia. Respuestas biológicas como las descritas acompañan con frecuencia a determinados momentos de crisis producidos por la actuación de algunos factores físicos de escala elevada. En efecto, los ambientes palustres suelen caracterizarse por una rápida velocidad de evolución y resultan típicos de paisajes jóvenes donde las entradas de energía en el sistema son frecuentes e importantes. Dichas entradas

de energía se usan para cambios evolutivos que no suelen dejar señal en el registro paleontológico por su rapidez, pero que provocan involuciones en la sucesión, a la vez que permiten, al desaparecer el agente perturbador, su reanudación (Margalef, 1981). Si el registro de este comportamiento recurrente no es suficientemente completo, puede llegar a aparecer como sustituciones en la fauna de ritmo más o menos cíclico.

Agradecimientos

Los autores agradecen al doctor M. de Renzi la revisión crítica del manuscrito, y al Laboratorio de Edafología del Departamento de Botánica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Literaria de Valencia su colaboración en el estudio sedimentológico de las muestras. También a don G. Gutiérrez y a don J. García Flor su colaboración a lo largo de la realización de este trabajo.

Bibliografía

- ACUÑA, J. D.
1982. Algunas regularidades tafonómicas y paleoecológicas en una secuencia tortoniense de Torreblanca (Castellón). *Estudios geol.*, 38, 61-73.
- AGER, D. V.
1963. *Principles of Paleocology*. McGraw-Hill, Book Company Ed., 371 págs.
- AGUIRRE, E.; ROBLES, F.; THALER, L.; LÓPEZ, N.; ALBERDI, M. T. y FUENTES, C.
1973. Venta del Moro, nueva fauna finimiocena de Molluscos y Vertebrados. *Estudios geol.*, 29, 569-578.
- ALBERDI, M. T. y AGUIRRE, E.
1977. Round-Table on Mastrostratigraphy of the W Mediterranean Neogene. *Trabajos N/Q.*, 7, 1-47.
- CHAVE, K. E.
1964. Skeletal Durability and Preservation. In: *Approaches to Paleocology* (J. IMBRIE y N. D. NEWELL, edit.), Wiley and Sons, 377-387.
- CRAIG, G. V. y HALLAM, A.
1963. Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their paleoecological significance. *Paleontology*, 6, 731-750.
- DE RENZI, M.
1978. La problemática de la fundamentación de la Paleocología. *Estudios geol.*, 34, 559-570.
1981. Some philosophical questions about Paleontology and their practical consequences. In: *Acta Geol. Hisp. Concept and Method in Paleontology* (J. MARTINELL, edit.), 16, 7-23.
- DE RENZI, M.; MARTINELL, J. y REGUANT, S.
1975. Bioestratigrafía, Tafonomía y Paleocología. *Acta Geol. Hisp.*, 10, 80-86.
- DUSSART, B.
1966. *Limnologie, l'étude des eaux continentales*. Gauthier-Villars. Ed., 674 págs.
- FAGERSTROM, J. A.
1964. Fossil communities in Paleontology: their recognition and significance. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 75, 1197-1216.

- GOLUBIC, S.; PERKINS, R. D. y LUKAS, K. J.
1975. Borings microorganism and microboring in carbonates substrates. In: *The study of trace fossils* (R. W. FREY, edit.). Springer-Verlag, 229-259.
- HANLEY, J. H.
1976. Paleosynecology of nonmarine Mollusca from the Green River and Wasatch Formations (Eocene), Southwestern Wyoming and Northwestern Colorado. In: *Structure and classification of paleo-communities* (R. W. SCOTT y R. R. WEST, edit.). Dauden, Hutchinson and Ross, 235-261.
- JOHNSON, R. G.
1960. Models and methods for analyses of the mode of formation of fossil assemblages. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 71, 1075-1086.
- LÉVÈQUE, CH.
1972. Mollusques benthiques du lac Tchad: écologie, étude des peuplements et stimation des biomases. *Cah. O. R. S. T. O. M. sér. Hydrobiol.*, 6, 3-45.
- MARGALEF, R.
1981. Asimetrías introducidas por la operación de la energía externa en secuencias de sedimentos y de poblaciones. In: *Acta Geol. Hisp. Concept and Method in Paleontology* (J. MARTINELL, edit.), 16, 35-38.
- MEIN, P.
1976. Biozonation du Néogène Méditerranéen à partir des Mammifères. *Proceeding of the VI th. Congress, R. C. M. N. S.*, 2, 1-18.
- MEIN, P.; MOISSENET, E. y TRUC, G.
1978. Les formations continentales du Néogène supérieur des vallées du Júcar et du Cabriel au NE d'Albacete (Espagne). *Biostratigraphie et Environnement. Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon.*, 72, 99-147.
- NAGLE, J. S.
1967. Wave and current orientation of shells. *Journal of Sedimentary Petrology*, 37, 1124-1138.
- REYMENT, R. A.
1971. *Introduction to Quantitative Paleocology*. Elsevier Publishing Company, 226 págs.
- SNEATH, P. H. y SOKAL, R. R.
1973. *Numerical taxonomy*. Freeman and Co., 573 págs.
- TREWIN, N. H. y WELSH, W.
1976. Formation and composition of a graded stuarine shell bed. *Paleoeco. - Paleoclim. - Paleoecol.*, 19, 219-230.
- VAN CAMPO, E.
1976. *La flore sporopollinique du gisement Miocène terminal de Venta del Moro (Espagne)*. D.E.S. Sciences Naturelles. Univ. des. Sci. et Techniques du Languedoc., 56 págs.

Recibida el 3 de enero de 1984.
Aceptado el 5 de abril de 1984.