

MICROPERFORACIONES (TALLOPHYTA) SOBRE BIVALVIA DEL PLIOCENO DEL BAJO GUADALQUIVIR. IMPORTANCIA PALEOECOLÓGICA

E. Mayoral*

RESUMEN

Se estudian los principales tipos de microperforaciones atribuidas a la acción de organismos vegetales (Tallophyta) sobre las comunidades características de bivalvos del Plioceno en el Bajo Guadalquivir. En base a su tamaño y modelo de perforación se han distinguido dos morfotipos básicos de origen algal y uno de origen fungoide. Se expone la ubicación preferencial y el grado de intensidad de estas microperforaciones y se analiza su significado paleoecológico.

Palabras clave: *Microperforaciones, Tallophyta, Plioceno, Cuenca del Guadalquivir.*

ABSTRACT

The vegetal microborings in the characteristic communities of bivalves of the Pliocene (Bajo Guadalquivir Basin) are studied. Two basic morphotypes of algal origin and one fungoid are recognized from their size and boring system. The preferential siting and the degree of intensity are exposed together with their paleoecologic significance.

Key words: *Microborings, Tallophyta, Pliocene, Guadalquivir Basin.*

Introducción

Uno de los grupos de señales más característicos e identificativos de los procesos bioerosivos registrados sobre las faunas de moluscos bivalvos durante el Plioceno en la Cuenca del Bajo Guadalquivir (sector Huelva-Bonares) es el que hace alusión a las microperforaciones de origen vegetal (algas, hongos y posiblemente líquenes marinos). Estos microorganismos son perforadores activos de sustratos de naturaleza carbonatada, por lo que reciben el nombre de endolíticos, ya sea para referirse a ellos en sentido amplio (Gary *et al.*, 1972) o de forma especial para el caso de los de origen algal (Hessland, 1949; Golubic, 1969).

En la literatura paleontológica los representantes endolíticos más característicos son las algas cianofíceas (verdi-azules), clorofíceas (verdes), rodofíceas (rojas), esponjas, hongos, y posiblemente bacterias.

El tamaño del diámetro de las perforaciones producidas por algas y hongos (Tallophyta *s.l.*) varía entre 1-100 μ y pueden ser confundibles muy fácilmente

con las de otros organismos (briozoos, esponjas, etc.), cuando su rango de tamaño está próximo al máximo establecido. De cualquier forma, no todos estos organismos tienen un hábito endolítico, pues muchos de ellos a lo largo de su desarrollo ontogénico pueden mostrar tendencias ubiquestas diferentes (posiciones epilíticas, al vivir sobre la superficie del sustrato o casmolíticas, al adherirse a las superficies de las fisuras y/o cavidades).

Las actividades perforadoras de estos organismos ya fueron observadas a mediados del siglo XIX por Carpenter (1845). Más recientemente, Golubic *et al.* (1975) enumeraron una lista muy completa de todos los trabajos previos hasta esos momentos, cuya relación no expuesta aquí por razones de espacio, es recomendada consultar para una introducción detallada sobre el tema. No obstante, un conocimiento básico del mismo junto con una puesta al día puede obtenerse de los trabajos de Robba y Ostinelli (1976); Schneider (1976); Kobluk y Kahle (1978) y Budd y Perkins (1980).

El estudio se ha llevado a cabo a partir de las observaciones realizadas *in situ* sobre las conchas de

* Departamento de Geología y Minería. Universidad de Sevilla. Avda. Reina Mercedes, s/n. 41071 Sevilla.

los bivalvos aprovechando su transparencia por la orientación óptica favorable de los grandes cristalitos de calcita que los constituyen.

El aspecto externo de las microperforaciones se ha estudiado utilizando luz incidente sobre su superficie, observadas y fotografiadas con microscopio binocular de 80-120 aumentos.

La sistematización que se expondrá a continuación se basa en argumentos morfológicos y en los diferentes modelos de perforación exhibidos, de ahí que su clasificación sea morfotípica y no taxonómica. La elección de este criterio no es arbitraria, ya que aún en las mejores condiciones de observación es difícil asignar un taxón concreto a una microperforación determinada (Roger y Fatton, 1968; Bromley, 1970 y Robba y Ostinelli, 1976).

El empleo de las técnicas de obtención de moldes internos a partir de resinas polimerizadas propuesto por Golubic *et al.* (1970), tampoco permite siempre precisiones taxonómicas determinantes cuando el material que se estudia pertenece al registro fósil.

Materiales y métodos

La gran riqueza taxonómica de los niveles fosilíferos del Plioceno inferior en el sector estudiado, ha permitido abordar con facilidad el análisis de las microperforaciones, que se presentan en gran número y bajo una amplia gama de posibilidades asociadas a sustratos muy ricos y diversos.

Como uno de los objetivos del trabajo es deducir las consecuencias paleoecológicas de esta interacción, conviene primeramente exponer de forma muy breve cuales son las características tafonómicas que definen las diferentes asociaciones de bivalvos. El presente trabajo parte de la consideración de una serie de comunidades, previamente establecidas por el autor (Mayoral, 1986), que hacen alusión a dos tipos de vida muy bien diferenciados, uno epifaunal, representado por las comunidades de *Ostrea* y *Neopycnodonte*, y otro infaunal, constituido por las de *Glycymeris*, *Acanthocardia*, *Venus*, *Lucina*, *Spisula* y *Corbula*. Por supuesto, las que mayores evidencias han aportado han sido las epifaunales, aunque en determinadas ocasiones los datos presentados por la infauna pueden llegar a ser igual o incluso más significativos que los de la epifauna. Las características tafonómicas son:

- Comunidad de *Ostrea*:
 - Distribución regular de los elementos, con una densidad de concentración mediana, localmente alta. Lateralmente puede ser irregular.
 - Grado de articulación bajo, inferior al 20%.
 - Las valvas desarticuladas se presentan indistintamente con su convexidad hacia arriba o hacia abajo. (Hay una ligera tendencia hacia arriba).
 - Grado de conservación bueno (se conservan estructuras internas finas).
 - Fracturación escasa o incluso nula.
- Comunidad de *Neopycnodonte*:
 - Distribución irregular de los elementos, con concentraciones locales de gran importancia. Lateralmente ganan cierta regularidad.
 - Grado de articulación mediano. Valor promedio de un 20-30%.
 - Valvas desarticuladas con la convexidad hacia abajo. Imbricación usual.

- Conservación buena. Fenómenos de descorticación recientes.
- Fracturación baja, localmente puede ser importante.
- Comunidades de *Lucina*, *Acanthocardia*, *Glycymeris* y *Corbula*:
 - Distribución regular de los elementos, con una densidad de concentración alta. Lateralmente pueden perder esta regularidad, pero mantienen puntos con una densidad inalterable.
 - Grado de articulación bajo en general: menor del 20%. Localmente pueden llegar, no obstante, a más del 60%.
 - Plano comisural de las valvas articuladas subhorizontales o subvertical.
 - Valvas desarticuladas con la convexidad dispuesta indistintamente hacia arriba o hacia abajo. Tendencia ligera a presentarla hacia arriba, así como a la imbricación.
 - Conservación de los elementos ornamentales y estructuras internas de gran calidad, a veces en grado excepcional.
 - Fracturación baja. Sólo muy localmente puede ser de cierta entidad.
- Comunidad de *Venus*:
 - Distribución variable de los elementos. Densidad de concentración baja, ocasionalmente alta.
 - Grado de articulación mediano, desde menos del 20% hasta el 50%.
 - Plano comisural de las valvas articuladas subhorizontales. Secundariamente es subvertical.
 - Valvas desarticuladas con la convexidad hacia abajo, en menor proporción pueden presentarse de forma indistinta.
 - Conservación buena, afectada por procesos de disolución recientes.
 - Fracturación escasa.
- Comunidad de *Spisula*:
 - Distribución espacial bastante regular. Alta densidad de concentración. Lateralmente se pierde.
 - Grado de articulación bajo, menos del 10%. A veces llega a un 50% ó más.
 - Las valvas articuladas presentan un plano comisural subhorizontal y frecuentemente se hallan abiertas conteniendo a otras igualmente abiertas o cerradas.
 - Las desarticuladas, que son la mayoría, se muestran con la convexidad indistintamente hacia arriba o hacia abajo.
 - La conservación es excelente.
 - La fracturación es mediana, a veces puede ser alta.

A la vista de estas características puede decirse que los aspectos tafonómicos han estado regidos principalmente por procesos de tipo casi exclusivamente bioestratigráficos. De este modo, los bivalvos, ya sean de la epi o infauna, quedaban un lapso de tiempo relativamente largo en su posición vital tras la muerte (momento aprovechado por los organismos perforadores, incrustantes, etc. para asentarse sobre ellos. Las evidencias bioerosivas, que son abundantísimas, así lo muestran). Tras este intervalo de tiempo, eran desenterrados o exhumados de forma más o menos brusca y tras sufrir un ligero transporte (por lo general, de poca importancia) fueron rápidamente enterrados (esto explica el bajo grado de fracturación general y, sobre todo, el excelente estado de conservación de la mayoría de los ejemplares).

Criterios empleados en el establecimiento de los grados de densidad de las microperforaciones

La estimación objetiva del grado de perforación que afecta a un sustrato es siempre muy difícil de establecer, ya que factores como la propia forma y tamaño de éste, o el tipo de perforación, pueden llegar a distorsionar subjetivamente las apreciaciones. Por ello, una metodología adecuada será aquella que sea capaz de aplicar de forma sistemática y rigurosa un criterio determinado

independientemente de la mayor o menor facilidad o rapidez de trabajo. El criterio seguido en nuestro trabajo ha sido:

- 1) Reconocer de visu todas las valvas por sus dos caras y seleccionar aquellas áreas que presentan evidencias de microperforación.
- 2) Observación microscópica detallada con la utilización de una escala micrométrica para proceder al barrido de las áreas anteriores a través de mallas previamente establecidas (normalmente de 5-10 mm² de área).
- 3) Estimación cuantitativa en función del número y extensión de las microperforaciones. El baremo de densidad se establece de forma arbitraria según:
 - 0-30% de ocupación del área: grado de densidad 1.
 - 30-60% de ocupación del área: grado de densidad 2.
 - 60% de ocupación del área: grado de densidad 3.

Descripción de las perforaciones

Morfotipo A

Fig. 1.1.; lám. I, fig. 1.

Localidad tipo: Moguer, a unos 400 m. al Este del km. 4,600 de la carretera local de S. Juan del Puerto a La Rábida.

Estrato tipo: Formación *Arenas de Huelva*, Plioceno inferior.

Material: Muy abundante. Aparece bien desarrollado en Gryphaeidae, Ostreidae y Pectinidae. Ejemplares depositados en la Colección Paleontológica del Departamento de Geología, Universidad de Sevilla.

Descripción: Cavidades diminutas en forma de bolsas con un diámetro que oscila entre las 20-30 μ que están conectadas a la superficie de las conchas a través de un cuello finísimo (a veces es más de uno) muy corto.

La intersección de la parte superior de este cuello con la superficie externa origina en ella una serie de microperforaciones extremadamente pequeñas (diámetro 2-25 μ , promedio 10-15 μ) que le confieren un aspecto punteado como si hubieran sido pinchadas con la punta de una aguja. Por regla general, el punteado presenta una densidad de concentración alta y suele encontrarse en zonas determinadas de las conchas.

La profundidad que alcanza la perforación oscila entre 50-70 μ . El receptáculo en forma de bolsa se puede considerar como una cavidad esporangial, de la cual pueden salir una serie de finos filamentos que se introducen exploratoriamente en la matriz calcárea y que en ningún caso llega a conectar con la superficie.

El cuello o cuellos que unen la cavidad esporangial con el exterior, pueden considerarse apéndices rizoides de forma análoga a como ocurre con muchos representantes algales actuales.

Morfotipo B

Definición: Microperforaciones que presentan en superficie un modelo estrellado o arborescente.

Morfotipo B₁

Fig. 1.2.; lám. I, figs. 2 y 3

Localidad tipo: Lucena del Puerto, en el camino que lleva al cementerio de S. Francisco.

Estrato tipo: Formación *Arenas de Huelva*, Plioceno inferior.

Material: Bastante abundante. Se localiza especialmente en Ostreidae.

Descripción: Serie encadenada (tricoma) de cavidades subcirculares, subcilíndricas, globulosas, cuyo diámetro varía entre 7,5-25 μ (aproximadamente 20 μ de promedio) que cuelgan de un filamento finísimo (2 μ de diámetro) que recorre la superficie de las conchas. A partir de este filamento principal se bifurcan otros secundarios en ángulos casi ortogonales que vuelven a bifurcarse a su vez en otros más cortos y de menor desarrollo, pero en ángulos cada vez menores (20-40°). Esta disposición crea un modelo irregularmente arborescente muy característico y de fácil identificación.

Morfotipo B₂

Fig. 1.3. (a y b); lám. I, figs. 2 y 4

Localidad tipo: Lucena del Puerto, en el Arroyo de Pasadera, a unos 300 m. al Sur de la población.

Estrato tipo: Formación *Arenas de Huelva*, Plioceno inferior.

Material: Frecuente. Aparece sobre los mismos sustratos que el anterior.

Descripción: Sistema de microperforaciones que originan un modelo estrellado fuertemente arborescente. La disposición consiste en la aparición de un talo central casi epilítico situado justo por debajo de la superficie, con un diámetro que varía entre las 8-15 μ , a partir del cual irradian un conjunto de filamentos muy finos de corto desarrollo, endolíticos, que penetran suavemente en la matriz calcárea. Sus extremos se bifurcan en ángulos inferiores a 45° y de ellos cuelgan una serie de bolsas análogas a las que aparecían en el morfotipo anterior (su diámetro es de 20-25 μ). Coexisten libremente con el morfotipo B₁.

Morfotipo B₃

Fig. 1.4.; lám. I; fig. 5

Localidad tipo: Bonares, a la altura del km. 7 de la carretera que une esta población con Lucena del Puerto, en el paraje conocido como «La Cruz».

Estrato tipo: Formación *Arenas de Huelva*, Plioceno inferior.

Material: Frecuente. Especialmente sobre Ostreidae y Pectinidae.

Descripción: Modelo de perforación estrellada poco o nada arborescente. Consiste en la presencia de un talo central endolítico, muy somero (cuando la super-

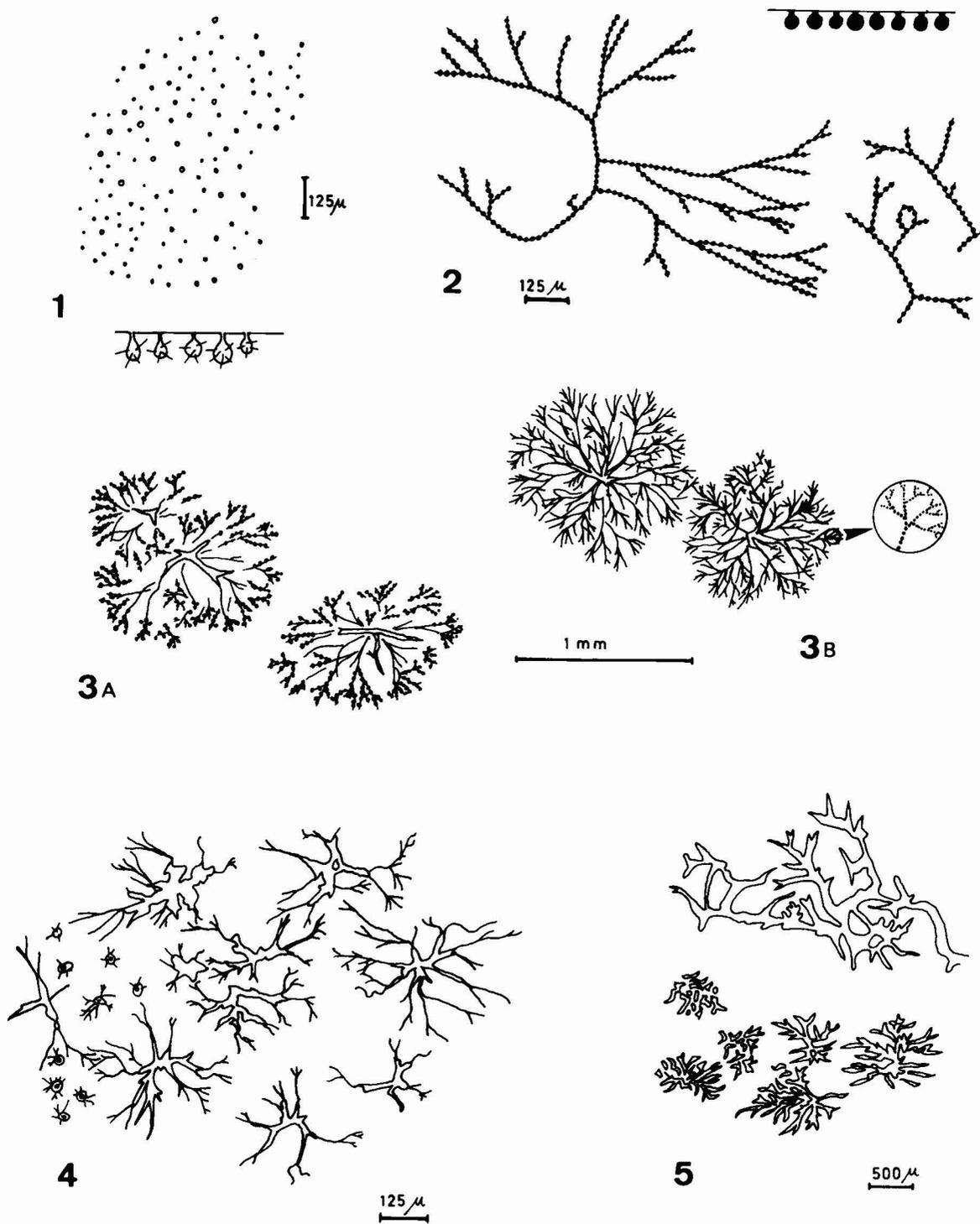


Fig. 1.1. Modelo de perforación de talofitas morfotipo A. Vista en planta y en sección transversal.—1.2. Idem para el morfotipo B₁.—1.3. Modelos diferentes de perforación atribuidos al morfotipo B₂.—1.4. Modelo (en planta) de perforación de talofitas morfotipo B₃.—1.5. Idem morfotipo B₄.

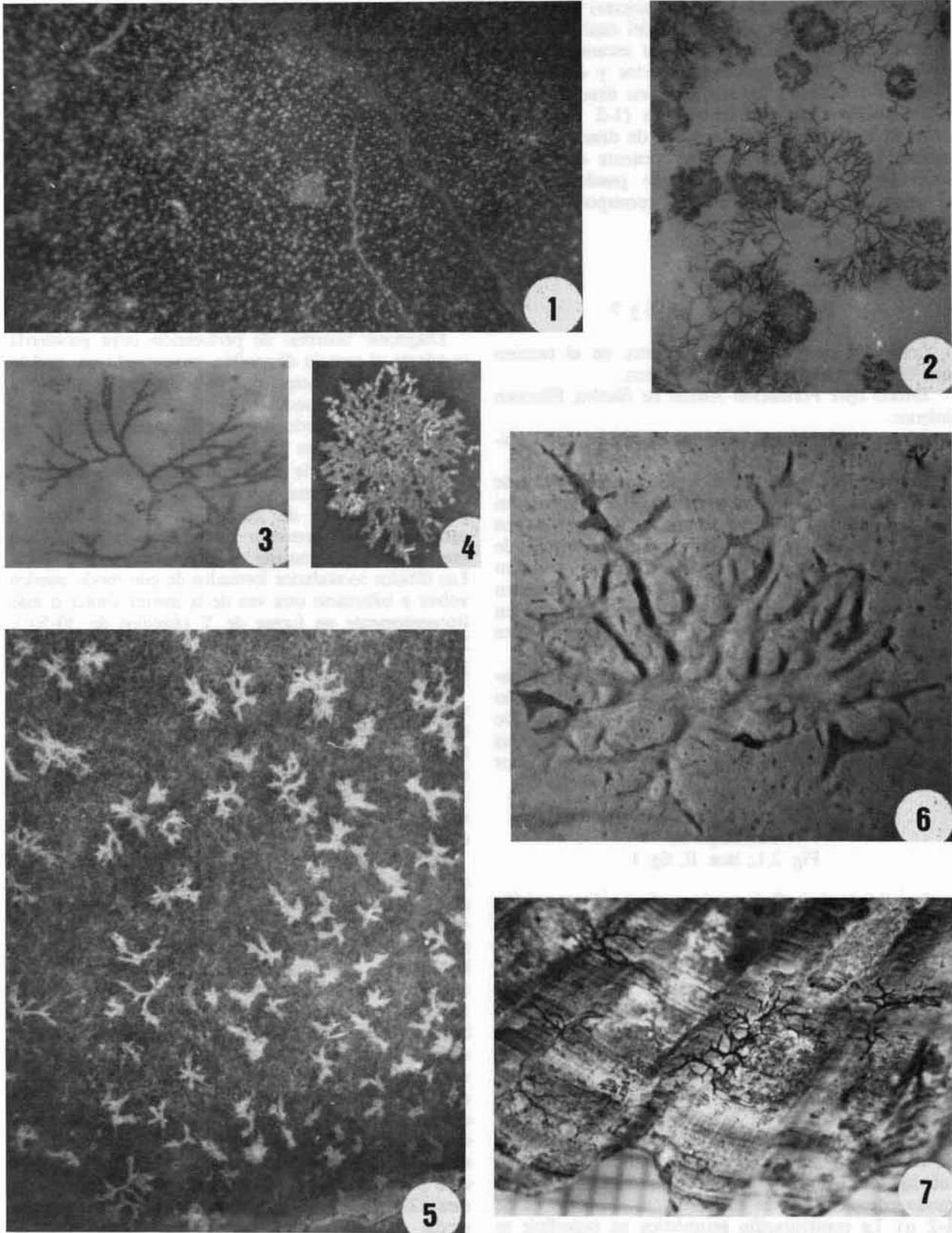


Lámina I.—1. Perforación de talofitas morfotipo A ($MO_1/1$). Aprox. x 15.—2. Idem morfotipos B₁ y B₂ ($LU_2/2$). Aprox. x 10.—3. Idem morfotipo B₁ ($LU_1/1$). Aprox. x 20.—4. Idem morfotipo B₂ ($BO_1/2$). Aprox. x 30.—5. Idem morfotipo B₂ ($BO_2/1$). Aprox. x 30.—6. Idem morfotipo B₁ ($LO_3/3$). Aprox. x 20.—7. Morfotipo B, sobre una valva de pectínido ($MO_1/1$). Aprox. x 5.

ficie está erosionada queda al descubierto) muy corto y relativamente ancho (12-25 μ), del cual parten de forma inmediata una serie de talos secundarios más estrechos (<10 μ) igualmente cortos y de aspecto fusiforme o bulboso. De sus extremos irradian uno o dos filamentos delicadamente finos (1-2 μ) que se bifurcan en otros de igual rango y de desarrollo muy escaso. Este morfotipo es muy frecuente encontrarlo asociado al morfotipo A, aunque puede aparecer también con los restantes. Pudiera corresponder a una forma juvenil del morfotipo B₂.

Morfotipo B₁
Fig. 1.5.; lám. I, figs. 6 y 7

Localidad tipo: Lucena del Puerto, en el camino que lleva al cementerio de S. Francisco.

Estrato tipo: Formación Arenas de Huelva, Plioceno inferior.

Material: Abundante sobre los elementos de la epifauna.

Descripción: Modelo de microperforación toscamente arborescente y de trazado muy irregular. Consiste en una serie de surcos más o menos radiales que parten de una cavidad central redondeada o alargada de forma poco definida. Estos surcos, cuyo diámetro varía entre 20-70 μ , se bifurcan dicotómicamente en forma de Y. La cavidad central es muy variable en cuanto a su anchura y oscila, por lo general, entre 100-250 μ .

Este morfotipo que puede llegar a ser muy abundante, parece corresponder a un estado erosionado más o menos avanzado del morfotipo B₃ o B₂. De hecho siempre se encuentra en la superficie de las conchas que están afectadas por un mayor o menor grado de erosión.

Morfotipo B₃
Fig. 2.1.; lám. II, fig. 1

Localidad tipo: Bonares, en el paraje conocido como «Casa del Pino».

Estrato tipo: Formación Arenas de Huelva, Plioceno inferior.

Material: Muy frecuente. Aparece muy bien representado sobre las superficies de Ostreidae, Pectinidae y Gryphaeidae.

Descripción: Modelo arborescente de extensión reducida, que se origina a partir de una abertura de forma subcircular, de diámetro variable entre 37,5-125 μ , que se sitúa en la superficie de las conchas. De ésta parten una serie de filamentos finos (20-25 μ de diámetro), endolíticos, que se distribuyen hacia el interior de la matriz carbonatada bifurcándose de modo completo en sus extremos (su diámetro es de 1-2 μ). La configuración geométrica en superficie es

de una forma semicircular abierta a modo de abanico. Puede coexistir con cualquiera de los morfotipos mencionados.

Morfotipo C

Figs. 2.2. y 2.3. (A, B, C); lám. II; figs. 2-4

Localidad tipo: Bonares, en el paraje del Arroyo de Valperdío, en una cantera situada a la altura del km. 6 de la carretera local que une esta población con Lucena del Puerto.

Estrato tipo: Formación Arenas de Huelva, Plioceno inferior.

Material: Muy abundante. Sobre las valvas de elementos epifaunales (Gryphaeidae, Ostreidae, Pectinidae).

Diagnosis: Sistemas de perforación cuya geometría se adapta al espacio disponible, presentando un modelo de bifurcación principal que se realiza en ángulos casi ortogonales. Los conductos nuevos así bifurcados pueden volver a hacerlo del mismo modo o bajo una forma secundaria, en Y.

Descripción: Serie de conductos cilíndricos de diámetro muy uniforme y constante a lo largo de su recorrido (valores de 20-30 μ). Estos túbulos se caracterizan por presentar un modelo de bifurcación muy propio, que consiste en ángulos casi ortogonales. Los túbulos secundarios formados de este modo pueden volver a bifurcarse otra vez de la misma forma o más frecuentemente en forma de Y (ángulos de 30-50°). En este caso son siempre mucho más cortos que los primeros.

Estos túbulos o filamentos suelen presentar una serie de falsas aberturas hacia el exterior que, debido a la irregularidad de su frecuencia y a la ausencia de situaciones preferenciales sobre los mismos, parece estar más de acuerdo con procesos de erosión superficial (que dañan la parte superior del conducto) que son verdaderas aberturas originales propias del sistema de perforación.

Esta disposición superficial del modelo es la que casi siempre aparece sobre las conchas y hubiera aportado serias dudas de atribución en cuanto a su origen, de no haber encontrado ciertos elementos morfológicos claramente identificativos. En efecto, sin la presencia de estos elementos, el modelo por su tamaño y disposición pudiera confundirse muy fácilmente con los realizados por organismos tales como los foronídeos, briozoos, etc. Afortunadamente la presencia en un ejemplar (BO₂/1/13) de un sistema completo de cavidades esporangiales pudo solucionar este problema. Estas consisten en una o más cámaras centrales (70-75 μ diámetro) situadas bajo los conductos principales a los que están conectadas por medio de 2-3 apéndices rizoides (diámetro 10 μ). De ellas pueden irradiar 5-6 cámaras secundarias, fusiformes (200 μ de longitud) ensanchadas en su parte media (50 μ) y que son de dos clases. Unas se

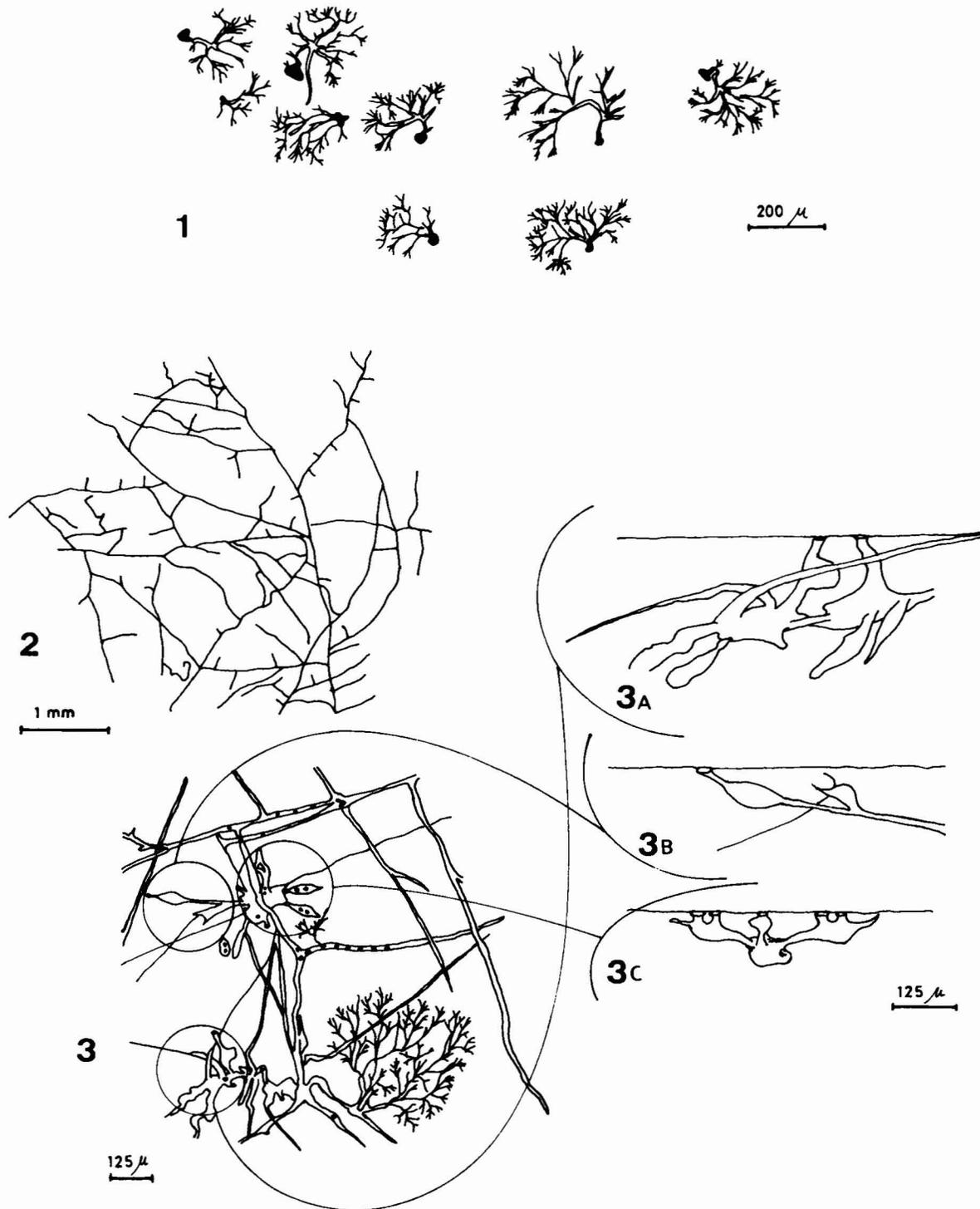


Fig. 2.1. Idem morfotipo B.—2.2. Idem morfotipo C.—2.3. Sistema de perforación del morfotipo C con mayor detalle. 3A, 3B y 3C, secciones transversales de diversas partes del sistema donde puede apreciarse la existencia de las cavidades esporangiales en conexión con la superficie del sustrato, así como el conjunto de cámaras y filamentos asociados.

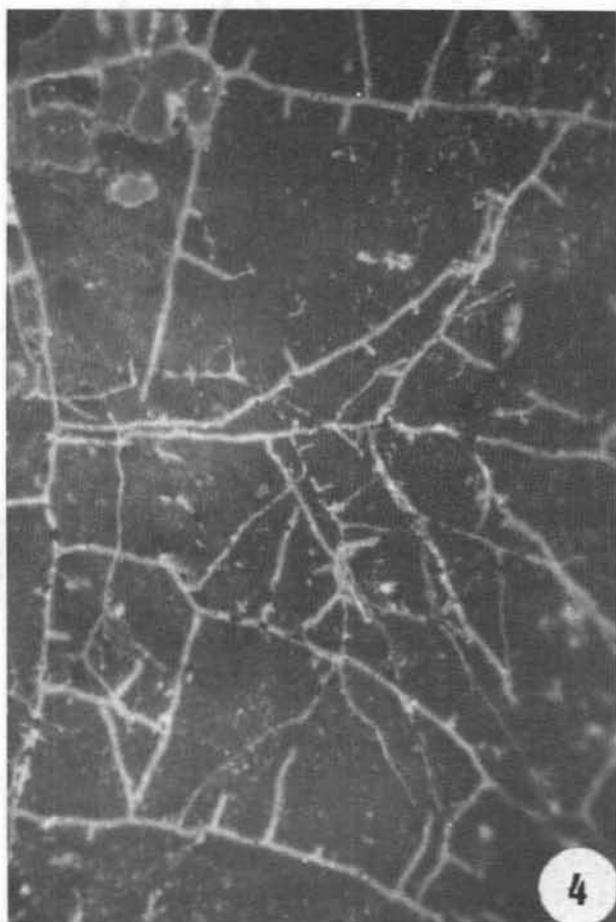
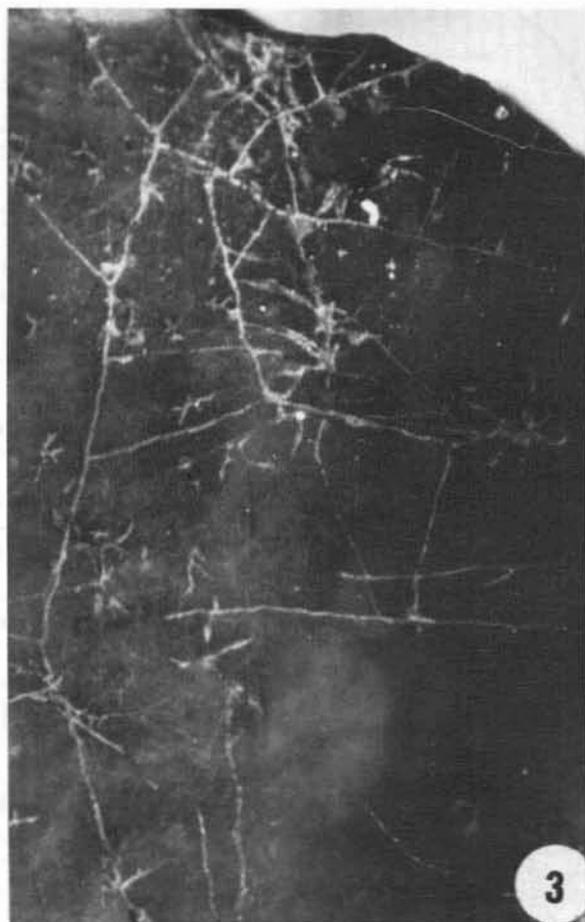
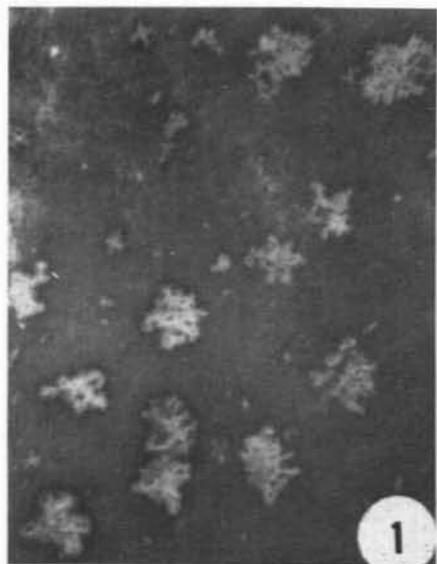


Lámina II.—1. Perforación de talofitas morfotipo B, ($H_2/2$). Aprox. x 15.—2. Perforación de hongos morfotipo C ($LU_3/3$). Aprox. x 5.—3. Morfotipo C donde se puede apreciar la existencia de cámaras esporangiales de aspecto fusiforme ($BO_1/1$). Aprox. x 20.—4. Morfotipo C donde se reflejan los ángulos de bifurcación característicos en Y y a 90° ($BO_3/O/3$). Aprox. x 25.

dirigen hacia la superficie mediante dos apéndices rizoides y otras lo hacen hacia adentro para acabar en un extremo ciego o casi ciego, del que pueden salir unos filamentos extremadamente finos, muy cortos o bien se unen al sistema de conductos principales mediante capilares delgadísimo (10-15 μ de diámetro).

Otra característica de este sistema de conductos que pueden llegar a penetrar hasta 250-300 μ de profundidad, es que aunque se crucen, a veces en laberintos complejos e intrincados, nunca se unen.

Discusión

La atribución de estas microperforaciones a la acción de plantas talofitas viene referida por un conjunto de hechos diagnósticos señalados ya por Bromley (1970) y que se resumen en el tamaño y curso de las perforaciones, en el modo y ángulo de las ramificaciones y en la batimetría de aparición.

El Morfotipo A se corresponde bastante bien con una serie de formas endolíticas descritas por Santesson (1939) que producían sobre las conchas fósiles una configuración densa de agujeros diminutos, cuyo diámetro oscilaba entre 50-80 μ .

Boekschoten (1966) describía un modelo de perforación similar (en conchas de bivalvos actuales de la costa danesa) formado por un grupo de aberturas circulares de tamaño semejante y que atribuyó con gran acierto a la acción de la fase zigótica residual del alga *Gomontia polyrhiza* (Lagerheim) [Kornmann, 1962]. También observó sobre algunos gasterópodos litorales, cirrípedos y bivalvos de infauna, arrojados a la playa, la presencia de cavidades relativamente anchas (diámetro 45-100 μ) redondeadas, enlazadas por túneles finos y densos (diámetro máximo 8 μ) que asoció a la acción de un líquen marino: *Arthopyrenia sublitoralis* (Leighton) Arnold, [Santesson, 1939].

Estas perforaciones, aunque muy semejantes en su forma y disposición (sobre todo externamente) no parecen relacionarse con el morfotipo A, pues la existencia de túneles enlazantes y el mayor tamaño de todo el sistema se apartan bastante de nuestro modelo. Las dudas se plantean en el caso de ejemplares que estén muy desgastados, ya que no se puede establecer si las cavidades que aparecen (siempre muy anchas) son verdaderos reflejos de la actividad de *Arthopyrenia* o si son primitivos morfotipos A lógicamente ensanchados.

Estudios posteriores desarrollados por Gatrall y Golubic (1970) (mediante el empleo de resinas polimerizadas para obtener moldes) utilizando el Microscopio Electrónico de Barrido pusieron de manifiesto la existencia de varias formas bulbosas o piriformes que tenían un diámetro de 20-30 μ de anchura. Este tipo denominado por ellos como C-3 coincide satisfactoriamente con nuestras medidas y morfologías.

Golubic *et al.* (1975) en perforaciones producidas por algas actuales encuentran que el modelo realizado por *Codiolum (=Gomontia) polyrhizum* (Lagerheim) [Kornmann, 1962] coincide plenamente con el tipo C-3 antes mencionado.

Robba y Ostinelli (1976) describen una serie de perforaciones circulares de morfología similar, que adquieren una forma en roseta al descortarse la superficie de las conchas. Este modelo identificado por ellos como tipo 5, es atribuido también a la acción de *Gomontia polyrhiza* (Lagerheim). Más recientemente, Budd y Perkins (1980), han realizado una investigación semejante en la plataforma caribeña y encontraron que esta misma alga cloroficea producía un modelo de perforación de características idénticas (en forma de bolsa, circular en sección transversal, 15-130 μ de diámetro y conectadas a la superficie por apéndices rizoides).

Así pues, se puede concluir que el morfotipo A corresponde a la acción perforante de un alga cloroficea, igual o similar cuando menos a *Codiolum polyrhizum* (Lagerheim).

El Morfotipo B, por su propia configuración parece responder sin dudas al modelo perforante clásico de un alga. Su atribución específica es ya mucho más compleja. En la literatura consultada, modelos de perforaciones estrellados o arborescentes son bastante frecuentes y alcanzan todo tipo de rangos. Los que más se acercan son los conocidos como *Dendrina* Quenstedt (1894), *Calcideletrix* Hantzschel (1962) y *Clionolithes* Clarke (1908).

De los cinco sub-morfotipos diferenciados para el morfotipo B, el B₁ no parece corresponderse con ninguno de los icnogéneros mencionados. Los morfotipos B₂ y B₃ se asemejan a *Dendrina*, aunque el tamaño que alcanzan sus rosetas son mucho menores (no más de 1 mm.), así como el de los propios conductos o filamentos.

El morfotipo B₄ se asemeja externamente a *Clionolithes*, si bien su tamaño es mucho más pequeño. Además si se considera que este morfotipo proviene de la degradación de B₂ y/o B₃ (posiblemente también de B₅), las semejanzas con este último icnogénero parecen perderse totalmente.

La confusión morfológica puede ser aún mayor si se tiene en cuenta que el alga cloroficea descrita por Boekschoten (1966) como *Gomontia polyrhiza* (Lagerheim) presenta cuando se erosiona la superficie donde ha perforado, un modelo de roseta con una cavidad central más o menos irregular y con una serie de túneles dispuestos radialmente en su entorno (diámetro promedio de la roseta 610 μ). También podría relacionarse con el morfotipo B₄, o con cualquiera de los otros si lo considerásemos en un estado avanzado de degradación. Edwards y Perkins (1974) incluyen bajo el término de «microperforaciones estrelladas» todos estos modelos de perforaciones que se

corresponderían de igual modo con los tipos 3A y 3B de Robba y Ostinelli (1976).

Estructuras arborescentes de este tipo han sido también descritas por Mayoral y Sequeiros (1979) sobre bivalvos del Jurásico inferior-medio de la Cordillera Ibérica. En este caso las «ramas» del sistema presentaban un diámetro de 20-100 μ y eran atribuidas al icnogénero *Calcideletrix breviramosa* Mägdefrau (1937). En este mismo trabajo los autores atribuían la presencia de unas estructuras tubulares muy ramificadas a la acción de organismos algales, que eran clasificadas como formas Incerte Saedis 2.

En esta misma línea, Porta *et al.* (1979) comentan sobre moluscos del Mioceno superior en el Mediterráneo andaluz, la existencia de unos surcos estrechos de trazado sinuoso y algunos ramificados y los atribuyen a la acción perforante de algas.

Según la clasificación propuesta por Gatrall y Golubic (1970) el morfotipo B, estaría compuesto por filamentos del tipo B-2, que constituirían lo que se ha llamado talos centrales (los nuestros algo más anchos: 8-25 μ frente a las 3-5 μ del B-2), que dan lugar a filamentos del tipo B-1, que serían los filamentos más o menos radiales, cortos y delgados, bifurcados dicotómica o irregularmente.

De todos los sub-morfotipos, el B₁ es el único que puede relacionarse con el descrito por Budd y Perkins (1980) como «alga problemática forma A». Esta consiste en un modelo de ramificación dendrítica con ramas laterales que se abren en ángulos casi rectos. Los filamentos son muy uniformes (diámetro 5 μ) y están ornamentados por debajo de ellos con ensanchamientos que pudieran representar heterocistos.

En resumen, se puede decir que el morfotipo B responde a una perforación algal de muy difícil atribución taxonómica. Los únicos criterios que se tienen para su clasificación (morfología, modelo de perforación) son extremadamente ambiguos y muy comunes a una serie de taxones o icnotaxones, que por otra parte no están conocidos en la actualidad desde el punto de vista biológico.

El morfotipo C cuando no presenta estructuras esporangiales pudiera corresponderse con el icnogénero *Conchotrema* Teichert (1945), que se caracteriza por poseer una serie de túbulos cilíndricos (200 μ diámetro) rectos o suavemente curvados y ramificados, que se comunican con la superficie. A simple vista este modelo coincide con el aquí descrito, aunque el tamaño de los conductos es mucho mayor y no está del todo demostrado que el morfotipo C tenga conexiones verdaderas con la superficie del sustrato, tal y como ocurre con *Conchotrema*. (Su origen por otra parte parece deberse a la acción de anélidos y no de Talofitas).

Si se emplean los criterios de Gatrall y Golubic (1970), el morfotipo C se compondría por filamentos del tipo B-2, que formarían los conductos cilíndricos,

largos y continuos, de los cuales saldrían en zonas localizadas ramas laterales bulbosas, denominadas del tipo C-3, que consisten en ensanchamientos o protuberancias de formas muy variables (toscamente esféricas, fusiformes o en forma de pera) de las que podrían emerger algunos filamentos pequeños como en nuestro caso. Algunos de estos ensanchamientos piriformes podrían también atribuirse al tipo D, sobre todo en aquellos casos en que están conectados a la superficie por dos apéndices rizoides de forma semejante al modelo presentado por el morfotipo A.

Robba y Ostinelli (1976) emplearon para las perforaciones constituidas por túbulos cilíndricos con ramificaciones agudas u ortogonales, la denominación de tipo 6, tipo 7 y tipo 8, en función de sus tamaños y modelos de bifurcación. El tipo 8 se asemejaría bastante a los estados no esporangiales del morfotipo C, aunque su trazado parece ser más sinuoso (con ligeros engrosamientos) y sus tamaños algo menores (con el máximo próximo a las 20 μ). La mayor ortogonalidad del sistema estaría de acuerdo con el tipo 6, con la salvedad única de que su tamaño es ya sensiblemente inferior (6,5-10 μ frente a las 20-30 μ del nuestro).

Según Budd y Perkins (1980), este modelo de perforación se acercaría a una forma fungoide denominada por ellos como «Forma Tubular I», que estaría compuesta por una perforación alargada muy uniforme de 20 μ de diámetro, con una serie de ramas que parten aproximadamente en ángulos rectos.

Esta última interpretación parece ser la correcta para el morfotipo C y como tal se considera su atribución.

Implicaciones paleoecológicas. Importancia y significado

A partir de las 8 comunidades fósiles de bivalvos establecidas para el Plioceno inferior en este sector del Bajo Guadalquivir (Mayoral, 1986), se han seleccionado aquellos taxones que dentro de cada comunidad presentan un mayor número de incidencias debidas a perforaciones de talofitas. Estos taxones son los representados en la figura 4, para el caso de los de hábito infaunal y en las figuras 5 y 6 para los de vida epifaunal. En estas figuras se ilustran las áreas de ocupación de estas perforaciones, así como el grado de concentración o densidad de las mismas.

De este estudio se deduce en los representantes de la infauna, que la frecuencia mayor se realiza en las zonas dorsales medias (umbonales), en las zonas de los bordes (especialmente ventrales y/o posteriores) o en menor porcentaje de forma indiscriminada por toda la superficie.

Estas características indican para los dos primeros casos una producción en vida del bivalvo, sobre todo

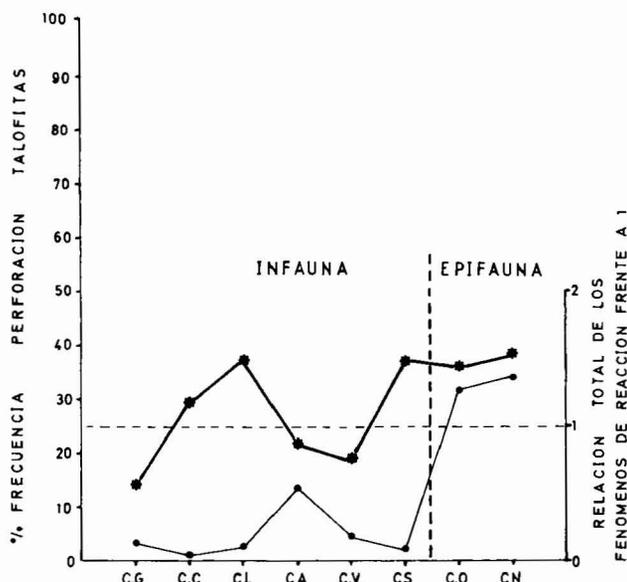


Fig. 3.—Diagrama donde se representa la relación porcentual de perforación de talofitas/comunidades de bivalvos junto con una valoración global de todos los fenómenos de reacción (frente a un patrón unidad) para estas mismas comunidades. La leyenda del eje de abscisas es la misma que la empleada para las figuras 4-6.

para los que viven cerca de la interfase sedimento-agua (*Glycymeris*, *Venus*, *Circomphalus*, *Myrtea*). La dispersión de zonas a partir de estas áreas está en relación con procesos inmediatamente posteriores a la muerte de los organismos. Estos se desentieran rápidamente para permanecer en posiciones ligeramente trastocadas a las de vida. En esta situación son los lugares más accesibles (los próximos a los más expuestos en la posición vital) los que antes son colonizados por las talofitas.

En el diagrama de la figura 3, donde se representa por un lado el porcentaje total de la frecuencia de las perforaciones en cada una de las comunidades de bivalvos, y por otro lado la relación de incidencia de todos los fenómenos de reacción (es decir, perforaciones de talofitas, esponjas, briozoos, anélidos, etc.), puede observarse cómo para las comunidades de la infauna tan sólo las de *Lucina* y *Spisula* presentan valores anormalmente altos (>35%). Esto se debe muy probablemente a la acción conjuntada de factores de hábitat (zonas someras, bien iluminadas), posición de vida (próxima a la interfase sedimento-agua) y número elevado de individuos dentro de las comunidades.

Para los representantes de la epifauna, se observa como en el caso de los ostreidos y gryphaeidos (figs. 5.1, 5.2 y 5.5), las perforaciones están bien desarrolladas en las caras externas de las valvas derechas (que son las superiores), en especial en las zonas centrales medias y dorsales (esporádicamente en las zonas anteriores y/o posteriores), lo que implica que son las

partes de las valvas mejor iluminadas de toda la superficie de la concha y, por tanto, han podido producirse perfectamente durante la vida del individuo.

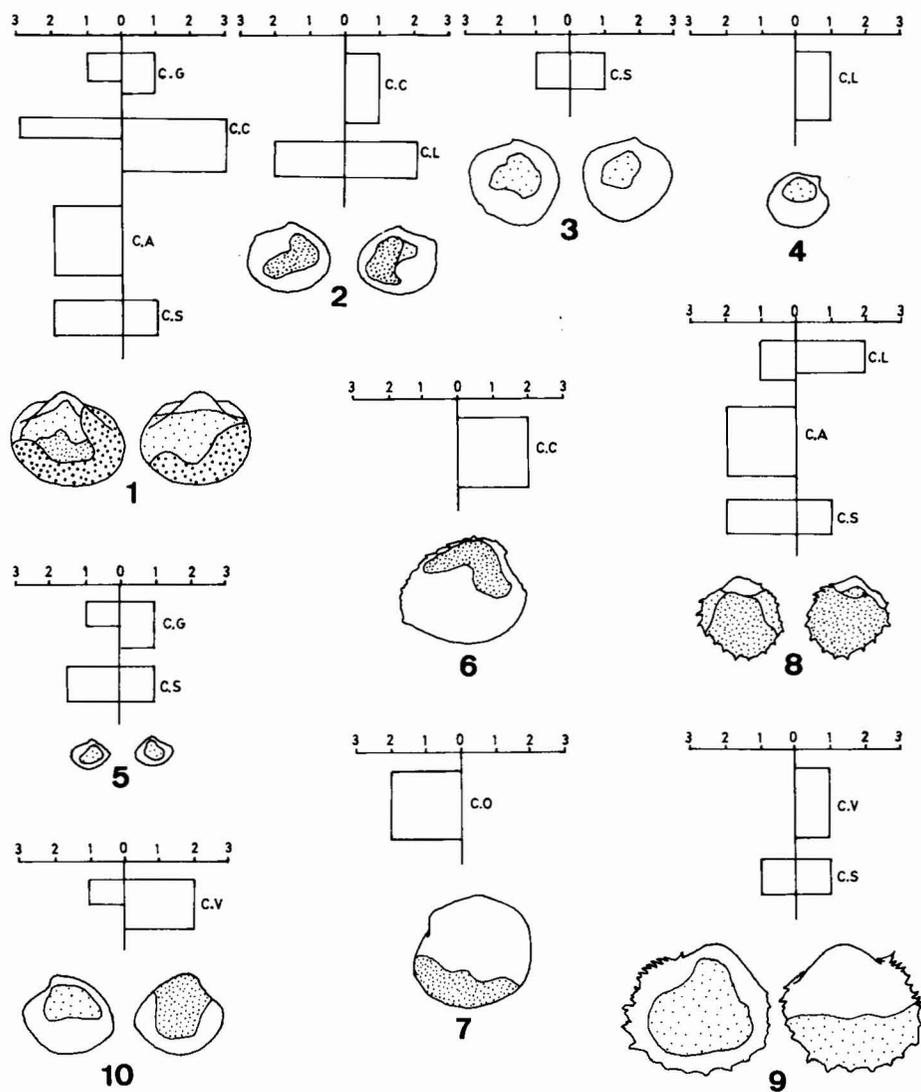
La concentración de microperforaciones en los bordes anteriores de las valvas izquierdas (que son las inferiores), abogan a favor de una posición de vida del organismo que mantuviera este lado de la valva levantado en relación al resto, que permanecería hundido en el fondo arenoso.

Las densidades generalmente elevadas en los bordes más externos de las caras internas de las valvas izquierdas han de interpretarse como realizadas en vida del anfitrión, ya que estas zonas no se recubren en ningún momento por las valvas derechas (que son más pequeñas).

Cuando el organismo muere y las valvas empiezan a abrirse, estos lugares periféricos, normalmente muy colonizados, sirven como núcleos de expansión, a partir de los cuales se iniciará una rápida incursión hacia el interior de las mismas (esto explica que las zonas internas circundantes a los bordes presenten siempre unas bandas donde la concentración respecto a los puntos centrales es mucho mayor). En estas zonas del centro, donde se inserta el músculo aductor, la concentración es muy baja por varias razones. En primer lugar es un sitio en el que permanecen por mucho tiempo restos carnosos del tejido fibroso del músculo, que tarda mucho más que el resto en descomponerse y, por tanto, impide que sea colonizado por cualquier organismo perforador. En segundo lugar, al ser una zona muy interna, hay poca luz, lo que excluye casi de entrada a las talofitas (que no se desarrollan o lo hacen en un grado muy bajo).

Por lo que se refiere a los restantes elementos de la epifauna (Pectinidae, figs. 5.3, 5.4 y 6) las características son bastante similares, si bien la posición sobre las valvas ha cambiado lógicamente, porque la colocación de éstas sobre el fondo es a la inversa. El grado de densidad es, en general, menor, lo que puede deberse a la mayor movilidad de estos bivalvos, que impide o frena de algún modo una colonización tan masiva como la que se daba en los representantes sésiles anteriores.

En el diagrama de la figura 3, el porcentaje de frecuencias se sitúa alrededor del 40% (Comunidad de *Ostrea* y *Neopycnodonte*), valores éstos que concuerdan perfectamente con el modo de vida de sus individuos. Del mismo modo puede observarse en algunas comunidades (las de *Glycymeris*, *Corbula*, *Lucina* y *Acanthocardia*) la existencia de una relación inversa entre el porcentaje de frecuencias de las perforaciones con el total de los fenómenos de reacción. De esta forma, una presencia notable de talofitas perforantes inhibe el desarrollo de otros organismos (esponjas, briozoos, etc.), igualmente perforantes. En las restantes comunidades (las de *Venus*, *Spisula*, *Ostrea* y *Neopycnodonte*) la relación es directa, de tal modo que la implantación



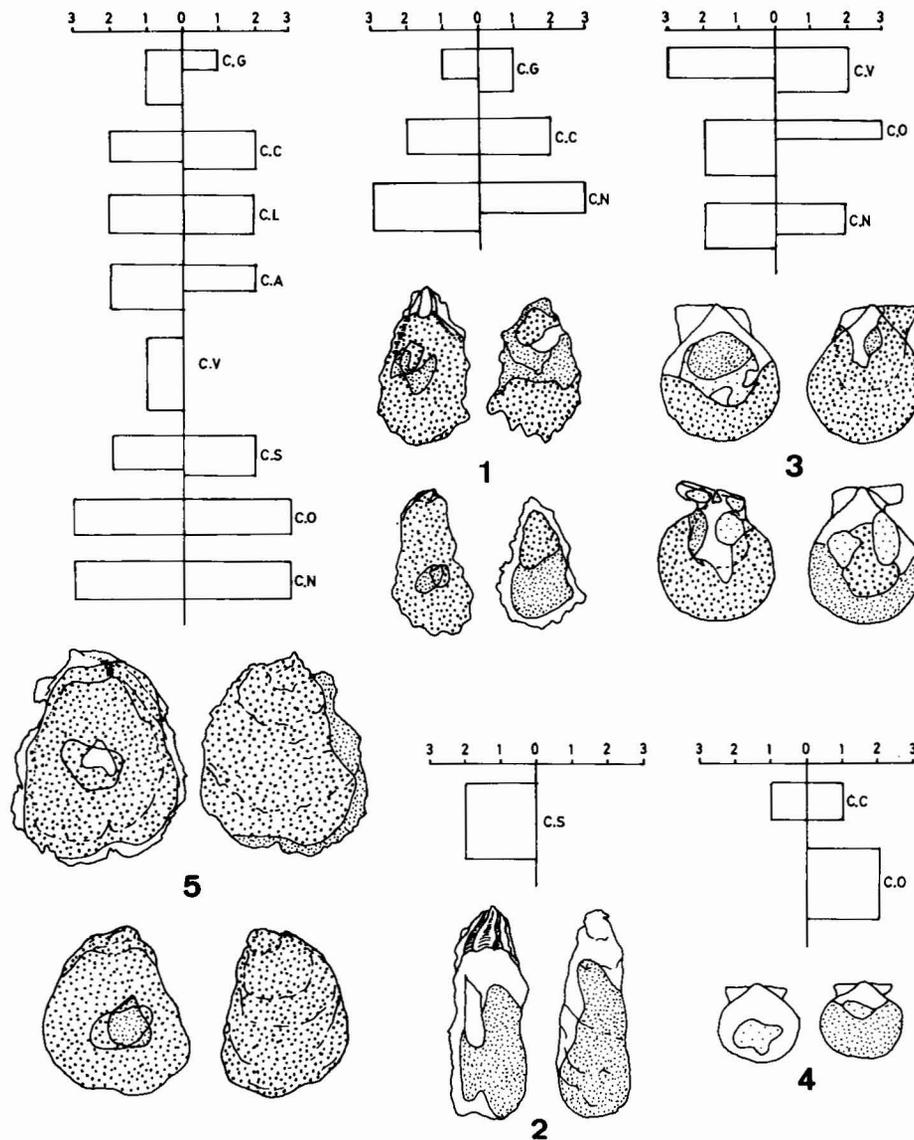
Figs. 4-6.—Representación gráfica de los grados de densidad y frecuencia de las perforaciones atribuidas a talofitas sobre las valvas izquierda y derecha de los principales taxones afectados para cada una de las comunidades de bivalvos diferenciados. Se expone al mismo tiempo la localización y extensión de estas perforaciones sobre la concha de estos bivalvos. 4.1. *Glycymeris (G.) insubrica* (Brocchi).—4.2. *Myrtea (M.) spinifera* (Montagu).—4.3. *Lucinoma borealis* (Linné).—4.4. *Megaxinus (M.) transversus* (Bronn).—4.5. *Spisula (S.) subtruncata* (Da Costa).—4.6. *Circomphalus foliaceolamellosus* (Dillwyn).—4.7. *Petecyora (P.) brocchi* (Deshayes).—4.8. *Acanthocardia (A.) paucicostata* (Sowerby).—4.9. *Cardium (Bucardium) hians* Brocchi.—4.10. *Venus (V.) lamellosa* (Rayneval & Van den Hecke & Ponzi).

de talofitas no influye para nada en el desarrollo de otro tipo de organismos, antes bien, evolucionan de una forma pareja.

La causa principal de esta distribución de razones estriba fundamentalmente en las restricciones físicas del sustrato orgánico a colonizar y en consecuencia del modo de vida de cada uno de sus representantes; así como de los procesos tafonómicos que pueden

llegar a influir y hasta cambiar de modo notable una tendencia originalmente opuesta.

El significado del estudio de las perforaciones realizadas por las talofitas es muy importante, porque informan sobre los factores medioambientales que influyen directamente en el modelo de perforación, así como en la profundidad a que ésta se realiza. En la zona fótica superior donde la luz es abundante, las



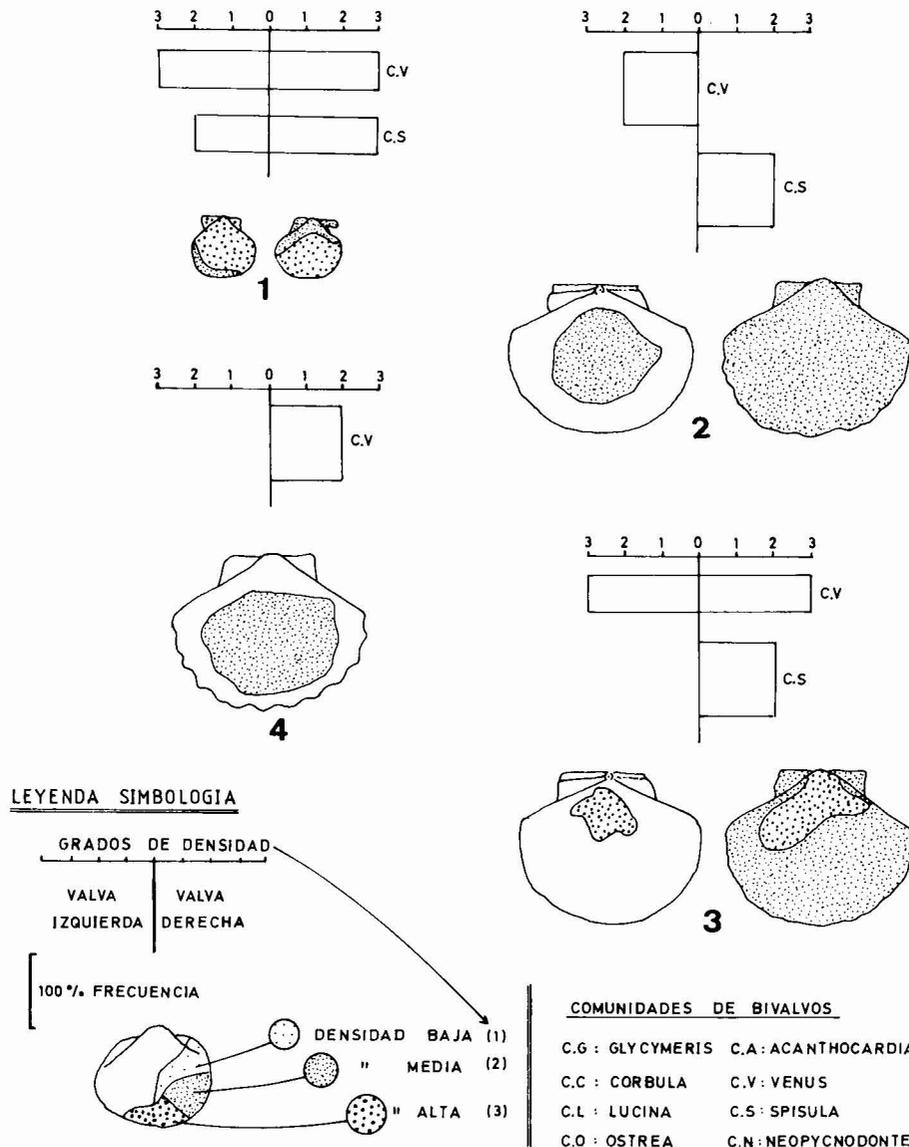
5.1. *Neopyncnodonte cochlear* (Poli).—5.2. *Crassostrea* sp.—5.3. *Chlamys* (*C.*) *multistriata* (Poli).—
5.4. *Palliolum* (*Lissochlamys*) *excisum* (Bronn).—5.5. *Ostrea* (*O.*) *edulis lamellosa* Brocchi.

perforaciones suelen ser perpendiculares al sustrato, mientras que al ir descendiendo, los sistemas se vuelven más someros y paralelos a la superficie del mismo. Esta circunstancia se ha podido comprobar en algunos casos; así en la comunidad de *Neopyncnodonte* (propia de medios de baja energía en aguas relativamente profundas) el morfotipo más dominante es el B, (más o menos paralelo a la superficie del sustrato), en cambio en el resto de las comunidades (que se caracterizan, en general, por ser propias de medios más energéticos y en consecuencia más someros, más «iluminados») el morfotipo dominante es el A (perpendicular al sustrato).

Von Pia (1937) relacionó el factor energía/turbu-

lencia con el modelo de perforación, de tal forma que a mayor energía modelos de perforación más paralelos a la superficie del sustrato y viceversa. Esta observación se contradice de algún modo con las anteriores y no siempre es demostrable. En nuestro ejemplo esta relación sólo es aplicable en casos muy concretos, aunque en general no es la tendencia observada. Si se ha comprobado, no obstante, una relación entre el modelo de perforación y el modo de vida del organismo-sustrato. Así, los bivalvos de la infauna suelen mostrar modelos que corresponden al morfotipo B, mientras que los de la epifauna, lo hacen mayoritariamente al morfotipo A.

Las razones de este asentamiento diferencial de las



6.1. *Chlamys (C.) multistriata* (Poli).—6.2. *Pecten (P.) cf. planariae* Simonelli.—6.3. *Pecten (P.) bipartitus* (Foresti).—6.4. *Pecten (Flabelliformis) flabelliformis* (Brocchi).

talofitas puede estar en relación con la estabilidad del sustrato. De esta forma, las conchas de la infauna una vez muerto el organismo (que es cuando presentan el mayor número de evidencias por microperforación) son mucho más inestables sobre el fondo que las de la epifauna, por lo general, más gruesas y más grandes, de ahí que necesiten instalarse bajo túneles en el sustrato, ramificándose y extendiéndose de tal forma que su posición o anclaje sea lo más seguro y duradero posible. Esta disposición, aunque también se produce en la epifauna, no siempre es necesaria y por eso las mayores evidencias corresponden a microperforaciones puntuales y poco extensas (morfotipo A).

En resumen, la importancia radica en las conclusiones de tipo batimétrico y paleoecológico. Este hecho ya fue apuntado por Boekschoten (1966), Swin-chatt (1969), Le Campion-Alsumard (1969-70), Golubic *et al* (1975) y Budd y Perkins (1980), autores estos últimos que han llegado incluso a establecer zonaciones batimétricas en base a sus rangos de aparición.

Según estas directrices y a modo de conclusión, se puede estimar que las microperforaciones del tipo A encajarían en un rango batimétrico característico de la zona fótica inferior, de 20 a 75 m. de profundidad, con un máximo en la parte alta de la región sublitoral.

El morfotipo B también se incluiría dentro de esta zona, pudiendo presentarse además en la parte baja de la zona fótica inferior (entre 20-50 m. de profundidad).

El morfotipo C, que más que una forma algal parece ser una fungoide, abarcaría las dos zonas, con un mayor predominio en las partes profundas de la zona fótica inferior y afótica.

Hay que hacer constar en honor a la verdad, que una separación neta entre una forma algal y una fungoide no siempre es fácil, máxime cuando diferentes algas perforantes pueden constituir modelos idénticos y viceversa (Kornmann, 1960-62). Además determinadas especies de algas y hongos parecen guardar relaciones simbióticas muy estrechas y que, por lo tanto, originan modelos de perforación muy parecidos e incluso solapados (Kohlmeyer, 1969).

Por último, es importante resaltar que deducir su inferencia a partir de las microperforaciones es muy útil, pues permite reconocer dentro de la estructura trófica de una comunidad la presencia de un nivel de productores primarios (las algas) que de otra forma podrían pasar totalmente desapercibidos.

Conclusiones

El estudio del estado bioerosivo de las superficies de las conchas de los bivalvos en las comunidades fósiles del Plioceno inferior en el Bajo Guadalquivir, ha puesto de manifiesto la existencia de unas microperforaciones atribuidas a la acción de organismos algales marinos (talofitas).

En base al tamaño y curso de las perforaciones, así como al modo y ángulo de sus ramificaciones, en definitiva al sistema de perforación, se han definido 3 morfotipos básicos: A, B (éste con 5 sub-morfotipos) y C. Los dos primeros responden a la acción de algas, de los cuales sólo el morfotipo A puede reconocerse con cierta exactitud como producido por *Codiolum polyrhizum* (Lagerheim) o una cloroficea semejante. El morfotipo B es de atribución genérica muy imprecisa (aunque responde al esquema clásico de perforación de un alga) y el C también, con la diferencia importante de que éste pertenece ya a un organismo de tipo fungoide y no algal.

A partir del análisis de las situaciones preferentes y grado de intensidad de estas microperforaciones, se deduce para las comunidades de bivalvos relaciones de producción en vida o en fases post-mortem, donde los procesos tafonómicos pueden llegar a jugar un papel decisivo en el desarrollo y extensión de las mismas.

Se comenta la importancia de su estudio que permite obtener información sobre los factores medioambientales, en especial la influencia de la luz, batimetría (Morfotipos A y B, en la zona fótica,

inferior y baja superior respectivamente, y el C en la fótica inferior y afótica); y energía/turbulencia (modelos de perforación someros o profundos). También se reseña la importancia que su reconocimiento tiene dentro de la estructuración trófica de las comunidades.

Referencias

- Boekschoten, G. J. (1966): Shell borings of sessile epibiontic organisms as paleoecological guides. *Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology*, 2, 333.
- Bromley, R. G. (1970): Borings as trace fossils and *Entobia cretacea* Portlock as an example. In: *Trace Fossils* (Eds. Crimes, T. P. y Harper, J. C.). Geological Journal (Special Issue, nº 3), 49-90.
- Budd, D. A. y Perkins, R. D. (1980): Bathymetric zonation and paleoecological significance of microborings in Puerto Rico Shelf and Slope sediments. *J. Sedim. Petrol.*, 50, 881-904.
- Carpenter, W. (1845): On the microscopic structure of shells.. *British Association Advise Science Report*, 14, 1-24.
- Clarke, J. M. (1908): *The beginnings of dependent life*. New York State Museum Bulletin, 121, 146-169.
- Edwards, B. D. y Perkins, R. D. (1974): Distributions of microborings within continental margin sediments of the southeastern United States. *J. Sedim. Petrol.*, 44, 1122-1135.
- Gary, M. et al. (Eds.), (1972): *Glossary of Geology*. American Geology Institute, Washington D. C. 805 pp.
- Gatrrall, M. y Golubic, S. (1970): Comparative study of some Jurassic and Recent endolithic fungi using scanning electron microscope. In: *Trace Fossils* (Eds. Crimes, T. P. y Harper, J. C.). Geological Journal (Special Issue, nº 3), 167-178.
- Golubic, S. (1969): Distribution taxonomy and boring patterns of marine endolithic algae. *Amer. Zoologist*, 9, 747-751.
- Golubic, S.; Brent, G. y Le Campion-Alsumard, T. (1970): Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multi-purpose casting-embedding technique. *Lethaia*, 3, 203-209.
- Perkins, R. D. y Lukas, K. L. (1975): Boring microorganisms and microboring in carbonate substrates. In: *Trace Fossils* (Ed. Frey, R. W.). New York, Springer-Verlag, 229-259.
- Häntzschel, W. (1962): Trace fossils and Problematica. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology*. (ed. Moore, R. C.). W. The University of Kansas Press & The Geological Society of America (New York & Lawrence, Kansas), W 177-W 245.
- Hessland, I. (1949): Investigations of the Lower Ordovician of the Siljan District, Sweden. II. Lower Ordovician penetrative and enveloping algae from the Siljan District. *Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala*, 33, 409-424.
- Kobluck, D. R. y Kahle, C. F. (1978): Geologic significance of boring and cavity-dwelling marine algae. *Bull. Can. Petrol. Geol.*, 26, 363-379.
- Kohlmeyer, J. (1969): The role of marine fungin the penetration of calcareous substances. *Amer. Zoologist*, 9, 741-746.
- Kornmann, P. (1960): Die heterogene Gattung *Gomontia*. II. Der fädige Anteil, *Eugomontia sacculata*, nov. gen. nov. esp. *Helgoländer Wiss. Meeresuntersuch*, 7, 59-71.
- (1962): Die Entwicklung von *Monostroma grevillei*. *Helgoländer. Wiss. Meeresuntersuch*, 8, 195-202.
- Le Campion-Alsumard, T. (1969): Contribution à l'étude des Cyanophycées lithophytes des étages supralittoral et mediolittoral (région de Marseille). *Tethys*, 1, 119-172.

- (1970): Cyanophycées marines endolithes colonisant les surfaces rocheuses dénudées (Étages supralitoral et Méditerranéen de la région de Marseille). *Schweiz Zeitschrift Hydrol.* 32, 552-558.
- Mägdefrau, K. (1937): Lebensspuren fossiler «Bohr»-Organismen. *Beitrag. Naturkund Forschung*, 2, 54-67.
- Mayoral, E. y Sequeiros, L. (1979): Significado de algunos epizoos y «borers» del Jurásico inferior y medio de Belchite (Zaragoza, Cordillera Ibérica). *Cuad. Geol.* 10, 121-135.
- (1986): *Tafonomía y Paleoecología del Plioceno de Huelva-Bonares*. Tesis Doctoral (inédita). Universidad de Sevilla, 599 pp.
- Porta, J. de; Martinell, J. y Civis, J. (1979): Datos paleontológicos y tafonómicos de la Fm. Turre, en Cortijada de Arejos (Almería). *Studia Geol. Salmant.*, 15, 63-83.
- Quenstedt, F. A. (1848): *Petrefactenkunde Deutschlands. I. Abth. V. I: Cephalopoden*. L. F. (Tübingen), 580 pp.
- Robba, E. y Ostinelli, F. (1976): Studi paleoecologici sul Pliocene Ligure. II. Le tracce degli organismi epibionti sui Molluchi Pliocenici di Albenga. *Riv. Ital. Paleont.*, 82, 501-578.
- Roger, J. y Fatton, E. (1968): Les organismes perforants. *Travaux du Laboratoire de Paléontologie d'Orsay*, 15-53.
- Santesson, R. (1939): Amphibious pyrenolichens. *Archiv Botanik*, 29 a, 1-67.
- Schneider, J. (1976): Biological and inorganic factors in destruction of limestones coast. *Contrib. Sedim.*, 6, 112 pp.
- Swinchatt, J.P. (1969): Algal boring: a possible depth indicator in carbonate rocks and sediments. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 80, 1391-1396.
- Teichert, G. (1945): Parasitic worms in Permian brachiopod and pelecypod shells in Western Australia. *Amer. J. Scientific*, 243, 197-206.
- Von Pia, J. (1937): Die Kalklösenden Thallophyten. *Archives Hydrobiology*, 31, 264-328.

Recibido el 20 de noviembre de 1987
Aceptado el 11 de julio de 1988