



UNIVERSITAT<sub>DE</sub>  
BARCELONA

## Microbioerosión en substratos esqueléticos del Neógeno y el Cuaternario marinos del Mediterráneo Occidental

Anna Rita Molinu

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) i a través del Dipòsit Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX ni al Dipòsit Digital de la UB. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX o al Dipòsit Digital de la UB (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) y a través del Repositorio Digital de la UB ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR o al Repositorio Digital de la UB. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR o al Repositorio Digital de la UB (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tdx.cat](http://www.tdx.cat)) service and by the UB Digital Repository ([diposit.ub.edu](http://diposit.ub.edu)) has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized nor its spreading and availability from a site foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service or to the UB Digital Repository is not authorized (framing). Those rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.



Facultat de Geologia

Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències Marines

Programa de Doctorat de “Ciències de la Terra”

Universitat de Barcelona

**Microbioerosión en substratos  
esqueléticos del Neógeno y el  
Cuaternario marinos del  
Mediterráneo occidental**

**Anna Rita Molinu**

Directora: Rosa Domènech Arnal

**2015**



## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis fue el inicio de una nueva etapa de mi vida, en un país distinto que me ha dado mucho. Este viaje fue posible durante los primeros dos años gracias al programa Master and Back de la Regione Autonoma della Sardegna, Italia. Y después gracias al apoyo de mi familia.

Grazie alla mia famiglia per avermi accompagnato in questo viaggio che il più delle volte non è stato facile, ma finalmente sono arrivata alla fine aprendo in questo modo un nuovo capitolo della mia vita. Un ringraziamento a tutta la mia famiglia e in particolare ai miei cinque amori che hanno riempito sempre i miei pensieri: Alessandro, Federica, Vittorio, Linda, Olivia.

Grazie a tutti gli amici della Sardegna che anche se lontani mi hanno seguito ed incoraggiato per questo viaggio.

Un gracias a todos los amigos que han estado conmigo en Barcelona. Primero a mis vecinas, Guadalupe y Nicole, que estuvieron conmigo casi desde el principio. Gracias a mi amiga sarda y a su novio que siempre me animaron y me ayudaron: Annalisa y Luciano. Gracias a Sara, que siempre está conmigo, en lo bueno y en lo malo. Y un gracias a todos los que olvidé ... ya sabéis que esta temporada no tengo la cabeza ....

En la universidad, un agradecimiento a los científicos que conmigo han compartido momentos: Josep (a quien expreso todo mi cariño porque, como le digo siempre, es como mi hermano español), David, Alba-carofitos y Alba-insectos, Zain, Alejandro (un particular agradecimiento por su ayuda con la preparación de las muestras), Sheila.

Un gracias a mi tutora, la Profesora Rosa Domènech Arnal, que con su paciencia ha podido comprender mi letra, a veces demasiado spagno-italiana, haciendo posible la finalización de este trabajo.

Un agradecimiento a todos del departamento d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències marines, y en particular al Prof. Jordi Martinell por su comentarios y ayuda en esta tesis.



## ÍNDICE

RESUMEN .....	1
1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS.....	3
1.1. Introducción.....	3
1.2. Objetivos.....	5
2. LA MICROBIOEROSIÓN .....	7
2.1. Introducción: La bioerosión .....	7
2.2. Los microperforantes .....	8
2.3. Las microperforaciones .....	9
2.4. Factores ambientales que influyen en la distribución de los microeuendolitos.....	10
3. METODOLOGÍA.....	19
3.1. Metodología general.....	19
3.1.1. Metodología de recogida y selección de muestras.....	19
3.1.2. Métodos de laboratorio y gabinete para el estudio de las microperforaciones .....	20
3.1.2.1. La microscopía óptica de lámina delgada .....	20
3.1.2.2. Microscopía electrónica de barrido (SEM) y problemáticas.....	21
3.1.2.3. La microtomografía computarizada (micro-CT).....	27
3.1.2.4. La microscopía electrónica de transmisión (TEM).....	29
3.2. Metodología cuantitativa.....	29
4. MICROBIOEROSIÓN EN CONCHAS DE INVERTEBRADOS DEL PLIOCENO DEL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL .....	31
4.1. Introducción.....	31
4.2. Situación geográfica y geología general de las cuencas estudiadas.....	31
4.2.1. Cuenca del Alt Empordà.....	33
4.2.2. Cuenca del Baix Llobregat.....	37
4.2.3. Cuenca del Baix Ebre.....	40
4.2.4. Cuencas de Àguilas y Cope.....	42
4.3. Macrobioerosión en esqueletos de invertebrados de las cuencas estudiadas.....	45
4.3.1. Cuenca del Alt Empordà.....	45
4.3.2. Cuenca del Baix Llobregat.....	46
4.3.3. Cuenca del Baix Ebre.....	47
4.3.4. Cuencas de Cope y Àguilas.....	47
4.5. Material estudiado.....	48
4.5.1. Introducción.....	48
4.5.2. <i>Aequipecten scabrella</i> .....	49
4.5.3. <i>Terebratulina calabra</i> .....	49
4.5.4. <i>Megerlia truncata</i> .....	50
4.5.5. <i>Ostrea lamellosa</i> .....	50
4.5.6. <i>Neopycnodonte cochlear</i> .....	51
4.6. Resultados icnotaxonómicos para las distintas cuencas.....	52
4.6.1. Cuenca del Alt Empordà.....	52

4.6.2. Cuenca del Baix Llobregat.....	60
4.6.3. Cuenca del Baix Ebre.....	62
4.6.4. Cuencas de Cope y Águilas.....	64
4.7. Inferencias paleoambientales para las distintas cuencas.....	66
4.7.1. Consideraciones generales.....	66
4.7.2. Cuenca del Alt Empordà.....	66
4.7.3. Cuenca del Baix Llobregat.....	69
4.7.4. Cuenca del Baix Ebre.....	70
4.7.5. Cuencas de Cope y Águilas.....	70
4.7.6. Microperforaciones en <i>Neopycnodonte cochlear</i> .....	71
4.7.7. Microperforaciones en <i>Aequipecten scabrella</i> .....	72
5. MICROBIOEROSIÓN EN CONCHAS DE MOLUSCOS DEL WÜRM	
(PLEISTOCENO SUPERIOR) .....	75
5.1. Introducción.....	75
5.2. Situación geográfica.....	75
5.3. Información geológica.....	76
5.4 Material estudiado.....	78
5.5 Metodología.....	79
5.6 Consideraciones tafonómicas.....	81
5.7 La malacofauna wurmiana y la macrobioerosión.....	82
5.8. Resultados taxonómicos para las distintas localidades.....	84
5.8.1. Cañón de Cap de Creus (CC).....	85
5.8.2. Cañón de Palamós (P).....	90
5.8.3. Cañón de Blanes (B).....	92
5.8.4. Delta de l'Ebre (DE).....	94
5.9. Resultados referidos a afinidad e icnodiversidad.....	96
5.10. Comentarios y Discusión.....	99
5.10.1. Icnotaxonomía y distribución general de las microperforaciones.....	99
5.10.2. Afinidad e icnodiversidad.....	100
5.10.3. Inferencias paleoambientales.....	101
5.11. Conclusiones.....	103
6. DESCRIPTIVA Y SISTEMÁTICA.....	105
6.1 Bacteria.....	105
<i>Scolecia serrata</i> Radtke, 1991.....	106
6.2 Cyanobacteria.....	109
<i>Fascichnus dactylus</i> (Radtke, 1991).....	111
<i>Fascichnus frutex</i> (Radtke, 1991).....	115
<i>Fascichnus</i> cf. <i>parvus</i> Radtke, 1991.....	118
<i>Planobola macrogota</i> Schmidt, 1992.....	121
<i>Scolecia filosa</i> Radtke, 1991.....	124
Morfo esferoidea.....	128
6.3 Rhodophyta y Chlorophyta.....	132
? <i>Cavernula pediculata</i> Radtke, 1991.....	133

<i>Ichnoreticulina elegans</i> (Radtke, 1991).....	136
<i>Rhopalia catenata</i> Radtke, 1991 .....	140
<i>Rhopalia clavigera</i> Golubic & Radtke, 2008.....	145
6.4 Fungi.....	148
<i>Flagrichnus baiulus</i> Wisshak & Porter, 2006.....	150
<i>Flagrichnus profundus</i> Wisshak & Porter, 2006.....	155
<i>Saccomorpha clava</i> Radtke, 1991.....	159
<i>Saccomorpha stereodiktyon</i> Golubic, Radtke, Campbell, Lee, Vogel & Wisshak.....	166
<i>Saccomorpha terminalis</i> Radtke, 1991.....	169
<i>Polyactina araneola</i> Radtke, 1991.....	172
6.5 Foraminíferos.....	177
<i>Semidendrina pulchra</i> Bromley, Wisshak, Glaub & Botquelen, 2007 .....	178
6.6 Porifera.....	182
<i>Entobia mikra</i> Wisshak, 2008.....	183
<i>Entobia nana</i> Wisshak, 2008.....	187
6.7 Briozoos.....	191
<i>Iramena</i> isp.....	192
6.8 Heterótrofos desconocidos.....	196
<i>Aurimorpha varia</i> Wisshak, Seuß & Nützel, 2008 .....	197
<i>Orthogonum lineare</i> Glaub, 1994.....	199
<i>Orthogonum spinosum</i> Radtke, 1991.....	205
<i>Orthogonum tubulare</i> Radtke, 1991.....	208
<i>Saccomorpha globata</i> nov. isp.....	212
Morfo dendroide.....	215
Morfo piriforme.....	218
Morfo en forma de ocho.....	221
7. OBSERVACIONES ADICIONALES.....	225
8. CONCLUSIONES.....	229
9. BIBLIOGRAFIA.....	233



## RESUMEN

Las perforaciones producidas por microorganismos endolíticos (bacterias, algas, hongos, entre otros) se vienen utilizando en el registro fósil para la interpretación paleoambiental de medios marinos. Las características particulares de estos organismos y de sus trazas permiten identificar zonas fóticas, que a su vez se pueden relacionar con la paleobatimetría relativa. Además, algunas microperforaciones o asociaciones de ellas se utilizan como indicadores paleotermométricos. En la presente memoria se han estudiado mediante técnicas de microscopía electrónica las trazas de microperforación presentes en conchas de moluscos y braquiópodos de edades plioceno y pleistoceno. Las primeras (bivalvos y braquiópodos epibentónicos) fueron recolectadas en varias cuencas marinas de la costa mediterránea española (Alt Empordà, Baix Llobregat, Baix Ebre, Cope y Águilas). Las segundas (bivalvos endo y epibentónicos), en los yacimientos submarinos würmienses de la costa catalana.

En total se han identificado 30 icnoespecies distintas, de las cuales 26 aparecen en los depósitos pliocenos (9 de autótrofos y 17 de heterótrofos) y 22 en el Pleistoceno (5 y 17). El 60% de las formas identificadas son comunes para las conchas de ambos periodos. Todas estas icnoespecies se han descrito, figurado y comentado. Se ha nominado una icnoespecie nueva para la ciencia del icnogénero *Saccomorpha* y se proponen otros 3 morfos susceptibles de representar nuevos icnotaxones. La escasez o mala conservación del material ha impedido su nominación formal.

Se citan por primera vez 6 microperforaciones (*Planobola macrogota*, *Rhopalia clavigera*, *Planobola radicans*, *Polyactina araneola*, *Entobia nana*, *Aurimorpha varia*) en depósitos del Plioceno.

La abundancia de muestras recolectadas en los depósitos pleistocenos ha permitido la aplicación por primera vez en el registro fósil de índices ecológicos (de diversidad, de afinidad) para la cuantificación y comparación entre las distintas localidades y/o substratos esqueléticos.

En ambos ejemplos se han aplicado las zonaciones batimétricas propuestas por diversos autores para la determinación de las profundidades relativas a las cuales se habrían producido las perforaciones. Cabe destacar que se han tenido en cuenta factores tafonómicos para matizar las interpretaciones, que en general indican aguas relativamente bien iluminadas para los depósitos pliocenos y algo menos para los pleistocenos.



# 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

## 1.1. Introducción

Esta es una memoria en el que los protagonistas principales son las microperforaciones producidas por organismos marinos sobre substratos esqueléticos. Con ella se ha querido contribuir al conocimiento de estas particulares estructuras biológicas en el registro fósil y explotar sus aplicaciones en el campo de la interpretación paleoambiental.

Los yacimientos pliocenos y pleistocenos de donde procede el material estudiado pertenecen a diversas cuencas a lo largo de la costa oriental de la península ibérica. Todos ellos han sido objeto de análisis paleontológico desde numerosos puntos de vista, incluido el icnológico. Sin embargo, toda la información disponible hasta el momento correspondía a la bioturbación y la macrobioerosión, por lo que quedaba todo un campo de investigación virgen para su explotación.

Los principales organismos microbioerosionadores pertenecen a un amplio abanico de taxones superiores: las bacterias (y a las cianobacterias en particular), las clorofitas, las rodofitas, los hongos, los foramíferos las esponjas, los briozoos. Son aún también numerosas las trazas de bioerosión bien identificadas de las cuales se desconoce totalmente el productor (actuales y fósiles).

Para llevar a cabo este trabajo se han estudiado trazas de microbioerosión en conchas de invertebrados provenientes de distintas áreas de la costa mediterránea occidental, de edad pliocena y cuaternaria. Cabe señalar que la mayor cantidad de estudios realizados hasta el momento en el campo de la microbioerosión se han desarrollado en ambientes actuales, principalmente de aguas cálidas (e.g. Beuck & Freiwald, 2005; Carreiro-Silva *et al.*, 2009), relacionados muy a menudo con el control de arrecifes coralinos. También en el registro geológico se ha analizado este tipo de trazas y en todos los periodos geológicos, aunque los materiales paleozoicos son quizás los más utilizados (e.g. Vogel *et al.*, 2000).

Las microperforaciones son estructuras que se conservan muy bien a lo largo del tiempo y permiten hacer una aproximación bastante precisa al taxón productor gracias a la similitud de toda o parte de su morfología corporal a la morfología de la traza. Esta identificación permite además la interpretación paleoambiental partiendo de los requerimientos de luz, energía, temperatura, nutrientes, etc. del taxón productor.

De hecho, hay una serie de características que hacen de la microbioerosión una herramienta útil en las interpretaciones paleoambientales. En particular: a) Su abundancia: las microperforaciones son abundantes en el registro fósil relacionado con substratos calcáreos, como esqueletos de coral, conchas de moluscos y de braquiópodos, piedra caliza y ooides (Glaub & Vogel, 2004); b) La morfología de la traza: perforaciones hechas por microendolitos actuales a menudo encajan muy bien con la morfología del productor, lo que significa que ellos se pueden identificar utilizando características morfológicas específicas (Radtke, 1991); y c) La evolución: las tasas evolutivas en los grupos de microperforadores son muy conservativas a lo largo del tiempo geológico de manera que los taxones actuales son muy parecidos morfológicamente y taxonómicamente a los del pasado (Golubic *et al.*, 1975). Este comportamiento evolutivo braditético es una característica clave que permite que las icnoespecies halladas en el registro fósil sean muy similares o idénticas a las actuales, de manera que se pueden asimilar con los productores modernos y llevar a cabo aproximaciones paleoambientales (Molinu *et al.*, 2015).

En el Capítulo 2 se explica con mayor detalle la microbioerosión y su interés, comenzando por los estudios antecedentes de esta disciplina. Para el tratamiento y estudio de las conchas se usó la metodología descrita en el Capítulo 3, donde además se plantean las problemáticas que surgieron a lo largo del estudio con la intención de contribuir al refinamiento de las técnicas de laboratorio aplicadas.

Los Capítulos 4 y 5 corresponden a los dos ejemplos de estudio desarrollados en esta memoria. El primero trata de microperforaciones identificadas en conchas (bivalvos y braquiópodos) del Plioceno mediterráneo (cuencas del Alt Empordà, Baix Llobregat, Baix Ebre, Cope y Àguilas); el segundo, de las trazas en bivalvos del Pleistoceno superior (Würmiense) de la costa catalana, desde el Cap de Creus al N hasta el Delta del Ebre al S. Cabe indicar que en ambos capítulos se ha tenido en cuenta un aspecto negligido casi siempre en los estudios de la microbioerosión, como es la tafonomía. Los agentes tafonómicos (transporte, corrosión) actúan sobre los substratos que contienen las trazas, e incluso sobre ellas mismas, y es imprescindible tenerlos en cuenta tanto en el momento de la descripción como sobretodo en el de la interpretación paleoambiental.

El Capítulo 6 corresponde al *corpus* principal de la memoria y se dedica a la sistemática (identificación, descripción y figuración) de los 30 icnotaxones identificados en las 440 muestras estudiadas en total. Además, se proporciona información sobre su distribución temporal y geográfica.

Finalmente, en el Capítulo 7 se comentan y discuten algunos aspectos conjuntos de los ejemplos estudiados y los icnotaxones identificados y en el 8 se presentan las conclusiones.

### **1.2. Objetivos**

Los objetivos principales planteados en esta memoria son los siguientes:

- a) Los objetivos fundamentales de esta memoria son la identificación y la descripción exhaustiva de los 30 microicnotaxones encontradas en las 440 muestras de conchas de invertebrados estudiadas.
- b) Aplicar técnicas estadísticas sencillas de las utilizadas en ecología y paleoecología para caracterizar las icnoasociaciones y comparar zonas de muestreo en el caso de las muestras del Cuaternario submarino de la costa catalana.
- c) Testar la utilidad de las zonaciones y de las icnocenosis descritas en la interpretación paleoambiental de los yacimientos y cuencas estudiados, siempre con la perspectiva tafonómica presente.
- d) Contribuir al conocimiento de la distribución temporal y geográfica de los distintos icnotaxones incorporando la información obtenida para el Plioceno y el Cuaternario al cuadro de los microperforaciones fósiles.
- e) Refinar la interpretación paleoambiental de las zonas en estudio teniendo en consideración la microbioerosión así como la información proporcionada por los fósiles corporales y la macrobioerosión.



## 2. LA MICROBIOEROSIÓN

### 2.1. Introducción: La bioerosión

El término bioerosión fue acuñado por Neumann (1966) y se refiere a los procesos por los cuales animales, plantas y microorganismos hacen incisiones en el sustrato o se adentran en las superficies de sustratos duros.

El proceso de bioerosión constituye un tipo de degradación de naturaleza biológica que afecta principalmente los materiales calcáreos. Este proceso es particularmente común en el medio marino y se produce de manera similar tanto en fondos rocosos como en estructuras carbonáticas de origen biótico (corales, conchas de moluscos y de braquiópodos, tecas de equínidos, etc.). Los sustratos orgánicos calcáreos no son en cualquier caso los únicos afectados ya que los perforantes pueden ocupar otros biomateriales, como los esqueletos de vertebrados marinos (por ejemplo, huesos de ballenas).

Uno de los grupos actuales más investigados desde el punto de vista de la bioerosión es el de los corales. Los esqueletos coloniales de estos invertebrados forman la estructura que proporciona alimento y refugio a la mayoría de los organismos en un arrecife de coral. Mientras que los corales crecen, aumentando su esqueleto de carbonato de calcio, los bioerosionadores lo descomponen en partículas de pequeño tamaño. El equilibrio entre el crecimiento y erosión de los corales es delicada. Si la bioerosión es excesiva entonces la destrucción del esqueleto será más rápida que su crecimiento y los corales no serán capaces de seguir el ritmo de aumento del nivel del mar. Esto hace que el análisis de la bioerosión sea muy importante para comprender las tasas a las que los arrecifes de coral actuales están siendo erosionados y qué factores ambientales y/o inducidos por el hombre podrían estar afectando las tasas de bioerosión.

La comunidad de los bioerosionadores está constituida por muchos tipos diferentes de animales, plantas, e incluso bacterias.

Hay 3 principales grupos funcionales de bioerosionadores: microperforantes (tales como hongos, algas y cianobacterias, que producen agujeros de diámetro inferior a 100  $\mu\text{m}$ ), macroperforantes (esponjas, poliquetos, bivalvos, etc. que producen perforaciones de más de 1mm) y ramoneadores (organismos herbívoros como los equinodermos, gasterópodos y crustáceos algunos peces que "pasean" en el sustrato eliminando así una parte significativa de ella).

Dos son los principales procesos de bioerosión: los mecánicos, mediante la eliminación de carbonato de calcio con estructuras similares a quetas, dientes, etc., y los químicos, mediante la excreción de compuestos ácidos que disuelven el sustrato afectado.

## **2.2. Los microperforantes**

Los organismos que actúan como microperforantes pertenecen a uno u otro de los dos grandes grupos de sistemas de obtención de energía: los hay fotoautótrofos (bacterias, cianobacterias, algas) y heterótrofos (foraminíferos, esponjas, briozoos).

La mayoría de estos microperforantes se localiza en sustratos que pueden ser tanto inorgánicos como esqueléticos (vegetales o animales), pero sobre todo se encuentra en sustratos calcáreos. También se han hallado en madera (Genise, 2004); en huesos (Jans, 2008), quienes identificaron principalmente bacterias, hongos y cianobacterias; en conodontos (Glaub & Königshof, 1997); e incluso en rocas magmáticas (McLoughlin *et al.*, 2008). Ellos pueden vivir completamente o parcialmente dentro de las cavidades que excavan (Golubic *et al.*, 1981). Finalmente, se puede afirmar que son los ocupantes de una serie de nichos ecológicos especializados.

Los microperforantes son más comunes y más diversificados en el medio marino, pero al mismo tiempo son conocidos en agua dulce y en rocas expuestas al aire (Golubic & Schneider, 2003).

No se sabe con claridad porque están en un hábitat u otro, aunque se cree que la totalidad de estos microperforantes encuentran refugio o buscan alimento en el interior del sustrato que disuelven (Golubic *et al.*, 1975, 1981).

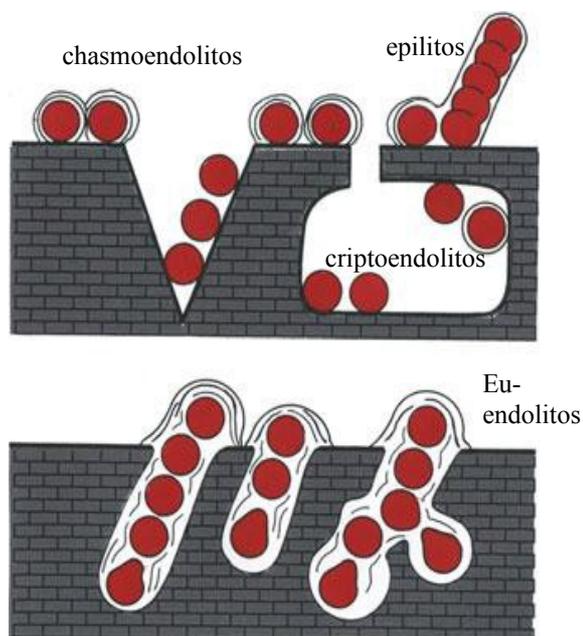


Fig. 2.1: Principales tipos de endolitos (Tribollet *et al.*, 2011).

Estos productores pueden vivir en el interior del sustrato rocoso y son los llamados **euendolitos**, que es el contrario de lo llamados **epilotos** que son productores que viven al exterior; los organismos que viven en el interior de un poro se llama **criptoendolitos** mientras que los **chasmoendolitos** viven en las paredes de las grietas o fisuras. (fig. 2.1). Todos estos organismos que excavan activamente en sustratos rocosos y producen cavidades microtubulares son los endolitos (Golubic *et al.*, 1981).

### 2.3. Las microperforaciones

Las microperforaciones se reconocen como estructuras bioerosivas y son consecuencia del comportamiento del productor ya sea por hábitos de habitación, anclaje, raspado o alimentación.

Las dimensiones de las trazas originadas por los microperforantes son inferiores a 1 mm, con túneles de diámetro menor de 100  $\mu\text{m}$  (Wisshak, 2012).

La mayoría de las microtrazas coinciden perfectamente con el contorno corporal de los propios organismos productores, por lo que se puede asignar un origen a la traza con bastante confianza (Radtke, 1991), incluso en el registro paleontológico con todas las precauciones.

Las microperforaciones se conservan muy bien a lo largo del tiempo y permiten hacer tanto una aproximación al productor como interpretaciones paleoambientales, tal como se ha comentado en la introducción.

La actividad microbioerosiva puede llegar a afectar de manera muy intensa el sustrato. Esto es especialmente complejo para el caso de superficies limitadas como son los vegetales, los esqueletos de invertebrados o los huesos de vertebrados (Bromley, 2005).

Se han establecido 3 categorías para los grados de afectación de la bioerosión: a) Bioerosión escasa, cuando la superficie del sustrato es claramente visible; b) Bioerosión media, cuando la posición de la superficie del sustrato está clara a pesar de que poco o nada de ella se pueda ver; y c) Bioerosión intensa, cuando la superficie del sustrato está completamente borrada por una gruesa capa de perforaciones (Fig. 2.2) (Bromley, 2005). En el caso de la microbioerosión, una afectación media o intensa dificulta mucho la identificación de las trazas y las muestras en estas condiciones no resultan productivas.

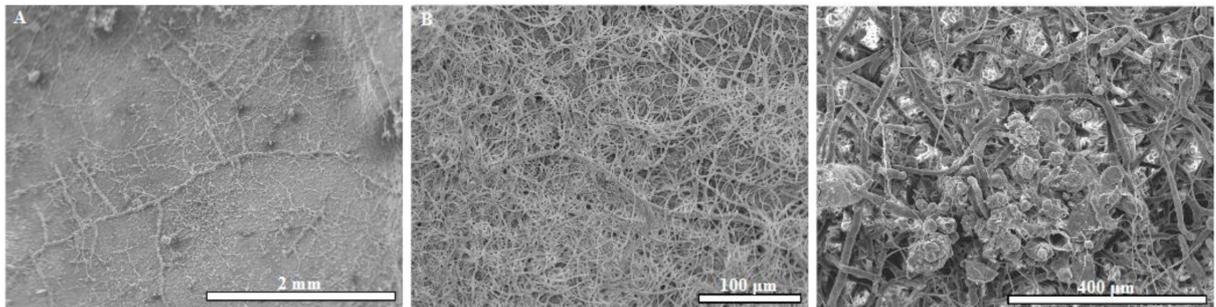


Fig. 2.2: Grados de bioerosión: A) Bioerosión escasa; B) Bioerosión media; C) Bioerosión intensa. (basado en Bromley, 2005).

## 2.4. Factores ambientales que influyen en la distribución de los microendolitos

Las condiciones ambientales en que los microorganismos endolitos viven son importantes fuentes de información para la interpretación de sus restos fósiles. De los microfósiles se pueden obtener más datos sobre cambios del medio ambiente y sobre el éxito de los organismos para sobrevivir. De hecho, esto no sólo depende de las condiciones favorables durante el crecimiento del organismo, sino también en su capacidad de adaptarse durante su estado latente inactivo (Glaub *et al.*, 2007).

Las informaciones relativas a la **disponibilidad de luz, temperatura, salinidad, y nutrientes** que se obtienen de los organismos actuales ayudan a ampliar los estudios paleoambientales. De hecho, el conocimiento de la biología y el comportamiento de los microperforadores actuales permite interpretar el medio y las condiciones en que vivieron sus representantes del pasado (Wisshak, 2012).

El factor ambiental más importante para la vida de los microperforantes es la **disponibilidad de luz**, que se puede deducir junto con la batimetría tanto para los ambientes modernos como para los del pasado, con el conocimiento de las icnocoenosis constituidas por microperforaciones. De hecho, el estudio de los icnotaxones actuales ha

permitido la especulación sobre paleobatimetría considerando sobre todo el carácter fotoautótrofo de muchos euendolitos y sus límites de tolerancia lumínica (Wisshak, 2012). A partir de este condicionante se ha establecido y perfeccionado a lo largo del tiempo una distribución vertical de estos microperforantes que se traduce en un conjunto de icnocoenosis que a su vez definen índices batimétricos (Glaub, 1994; Glaub *et al.*, 2001; Vogel *et al.*, 1995).

La disponibilidad de luz es, pues, un factor importante en la distribución de los microendolitos. A su vez, esta disponibilidad está relacionada con la batimetría y la turbidez del agua, y determina la composición taxonómica de las comunidades de microperforantes y las icnocoenosis resultantes (Vogel *et al.*, 2000; Wisshak *et al.*, 2005b). Así por ejemplo, las perforaciones de cianobacterias y de algas fotótrofas están ausentes en los entornos afóticos ya que allí no pueden desarrollarse sus productores (Beuck y Freiwald, 2005).

Por esta razón las trazas pueden ser utilizadas para delimitar las zonas fóticas, incluso en condiciones de aumento de los niveles de sedimento en suspensión que ocasiona una reducción de la capacidad de penetración de la luz (Vogel *et al.*, 2000). Sin embargo, no es fácil usar estas asociaciones para definir zonas batiméricas a partir del registro fósil. En este caso, las asociaciones sólo pueden realmente ser consideradas como indicativos de zonas paleofóticas, no de paleoprofundidad.

El estudio de las microperforaciones en substratos calcáreos duros ha hecho importantes avances durante el último medio siglo y ha encontrado aplicación en las reconstrucciones paleoecológicas, específicamente paleobatimétricas de las cuencas sedimentarias antiguas y en arrecifes (por ejemplo, Vogel *et al.*, 1987; Radtke, 1991; Glaub, 1994; Balog, 1996, 1997; Glaub & Bundschuh 1997; Vogel & Marincovich 2004; Radtke & Golubic, 2005). Golubic *et al.* (1975), y Glaub (1994) ya hicieron una distinción entre zona eufótica, disfótica y afótica. Posteriormente, Glaub (1999) hizo la distinción que se explica más adelante, donde las zonas batimétricas se definen por la presencia de ciertas microperforaciones. La zonación batimétrica a partir de icnocoenosis se ha aplicado extensamente en el registro fósil en todo el Fanerozoico permitiendo, por ejemplo, una comparación de la batimetría relativa de los niveles de arrecifes y las correspondientes asociaciones de fauna en el Silúrico, Pérmico, Triásico y Jurásico (resumido en Vogel *et al.*, 1995, 1999). Vogel *et al.* (1999) hacen la distinción de

batimetría relativa y absoluta que depende de la calidad de las aguas. Estos autores afirman que con los microperforantes fósiles se averigua la batimetría relativa porque la presencia o ausencia de sus perforaciones proporciona información sobre la nitidez de las aguas, es decir, sobre la disponibilidad de luz. Un extenso análisis de la microbioerosión en materiales paleozoicos mostró que ya en el Ordovícico Superior se habrían desarrollado las primeras icnocoenosis (Vogel & Brett, 2009) y que el esquema zonal comentado se puede aplicar fácilmente ya desde el Silúrico (Vogel *et al.*, 1999; Wisshak 2012). Recientemente se han realizado dos estudios que ponen de manifiesto la importancia paleobatimétrica de las microperforaciones: los dos estudios son acerca el Holoceno del Pacífico. En el primero, Heindel *et al.* (2009) pudieron rastrear la última subida del nivel del mar postglacial y vincularla a una posible aparición de la eutrofización, sobre la base de un análisis detallado de las icnocoenosis que llevaron a cabo en el material de perforación de núcleo de los arrecifes de Tahití. En el segundo estudio, Chazottes *et al.* (2009), de manera inversa, investigaron unas secuencias más someras del Holoceno durante el crecimiento de los arrecifes en núcleos de coral de Nueva Caledonia. En Wisshak (2012, p. 224) se puede hallar el detalle exhaustivo de las microperforaciones más habituales usadas que pueden definir mejor la zonación batimétrica.

Como se puede observar en la Fig. 2.3, se han definido seis subzonas para ambientes actuales desde latitudes tropicales hasta subtropicales caracterizadas mediante microperforaciones: subzonas eufótica I, eufótica II y eufótica III; subzona eufótica profunda; subzona disfótica y subzona afótica (Glaub *et al.*, 2002; Wisshak, 2012).

Para las zonas someras eufóticas I y II, las comunidades endolíticas están influenciadas por factores lumínicos y por factores hidrodinámicos (Glaub *et al.*, 2002).

- ♦ La zona eufótica superficial I es equivalente a la zona supramareal. En ambientes modernos se observa un dominio de cianobacterias que son capaces de protegerse de lesiones por quemaduras solares gracias a las pigmentación de la vaina (Glaub *et al.*, 2002). Cabe añadir que se ha realizado una gran cantidad de estudios en la zona intermareal y en la afótica, mientras que en la zona supramareal ha sido menos considerada, de manera que no se ha definido un índice de icnocoenosis por esta zona (Wisshak, 2012).
- ♦ La extensión de la zona eufótica superficial II corresponde a la zona intermareal.

La icnocoenosis en esta zona es la de *Fascichnus acinosus*/*Fascichnus dactylus*. Se caracteriza principalmente por perforaciones de cianobacterias orientadas perpendicularmente a la superficie del substrato, capaces de hacer frente a las condiciones hidrológicas variables propias de la zona intermareal (Glaub *et al.*, 2002).

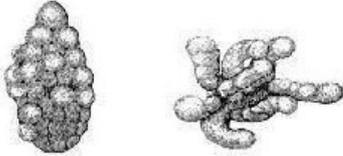
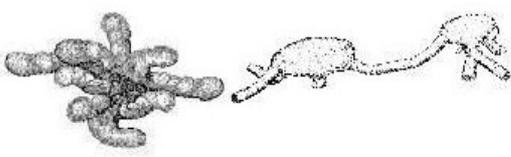
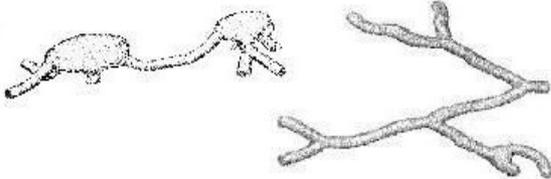
Zonas fóticas		Incocenosias basadas en microperforaciones	Características generales
Zona eufótica	I	Incocenosias aún no definida	Dominio de las cianobacterias
	Zona eufótica superficial	<i>Fascichnus acinosum</i> / <i>Fascichnus dactylus</i> 	Dominio de las cianobacterias, orientación vertical de las perforaciones
		III	<i>Fascichnus dactylus</i> / <i>Rhopalia catenata</i> 
	Zona eufótica profunda	<i>Rhopalia catenata</i> / <i>Ichnoreticulina elegans</i> 	Más heterótrofos, máxima diversidad
Zona disfótica	<i>Saccomorpha clava</i> / <i>Ichnoreticulina elegans</i>	Dominio de heterótrofos + <i>Ichnoreticulina elegans</i> y/o <i>Scolecia filosa</i>	
Zona afótica	<i>Saccomorpha clava</i> / <i>Orthogonum lineare</i> 	Sólo heterótrofos	

Fig 2.3: Diferentes zonas fóticas, que determinan una zonación batimétrica, caracterizadas por las icnoasociaciones de microperforaciones (modificada de Glaub, 1994).

En estas dos zonas, desde el intermareal hacia la zona supramareal, se evidencia una disminución gradual de la biodiversidad endolítica porque los euendolitos tienen una capacidad variable de tolerancia a los fuertes flujos de radiación ultravioleta, a la desecación parcial y a las precipitaciones (Hoffman, 1985; Le Campion-Alsumard, 1978; Radtke *et al.*, 1996; Wisshak, 2012).

- ♦ En la zona eufótica superficial III, en contraste con las anteriores zonas fóticas, la comunidad de microperforaciones se caracteriza por un conjunto mixto, que provienen de perforaciones producidas por cianobacterias, rodofitas y algas verdes (Glaub *et al.*, 2002).
- ♦ La zona eufótica profunda se define como la parte menos iluminada de la zona eufótica, hasta aproximadamente el 1% de la luz superficial. La comunidad endolítica está dominada por rodofitas y algas verdes (Glaub *et al.*, 2002).
- ♦ En la zona disfótica, el índice de la icnocoenosis es *Saccomorpha clava/Ichnoreticulina elegans*. Esta zona se caracteriza por la presencia de *Scolecia filosa*, producida por *Plectonema terebrans* (cianobacteria). En general, este organismo vive en fotoautotofía, pero debido a su profunda ocurrencia batimétrica [se ha encontrado hasta 370 m de profundidad (Lukas, 1978)], se sospecha que pueda vivir también en modo heterotrófico. *Ichnoreticulina elegans* es producida actualmente por el alga verde *Ostreobium quekettii*. Esta alga se observa con frecuencia hasta unos 200 m de profundidad en ambientes de alta calidad óptica. Se considera que *O. quekettii* puede hacer frente a condiciones de poca luz, puesto que Fredj & Falconetti (1977) (mencionado en Königshof & Glaub, 2004) encontraron clorofila en talos recolectados a 220 m de profundidad.
- ♦ El conjunto microendolítico de la zona afótica consta de sólo heterótrofos (Glaub *et al.*, 2002).

Cuando se toma como referencia esta tabla de batimetría (Fig 2.3) hay que tener en mente algunas precauciones. Primero de todo es que este método proporciona una batimetría relativa y no absoluta en la asignación a una zona fótica específica, ya que otros factores que controlan la profundidad absoluta (principalmente la turbidez) pueden variar los datos palebatimétricos (Perry & Macdonald, 2002). Por otra parte, pueden encontrarse variaciones locales significativas en paleoambientes espacialmente muy

estructurados que determinan una composición de icnocenosis adicional, tales como la presencia de icnoespecies de zona iluminadas que aparecen a la sombra, e incluso la presencia de criptoentolitos (Heindel *et al.*, 2009), en zonas incluso a muy poca profundidad (Gektidis *et al.*, 2007; Perry & Macdonald, 2002). Y por último cabe subrayar la importancia de los procesos tafonómicos, como por ejemplo la posibilidad de que el substrato investigado haya podido sufrir algún tipo de transporte bioestratinómico.

En cualquier caso, los estudios paleoambientales a partir de microperforaciones hasta el momento siguen siendo escasos, y hace falta más estudio por poder puntualizar con mayor seguridad y confirmar las diversas hipótesis sobre batimetría, tanto en medios actuales como en su aplicación al registro fósil.

La **paleotemperatura** es un factor poco estudiado respecto a su influencia en la distribución de los microperforantes, a pesar de que ya hace mucho tiempo se ha señalado la importancia (por ejemplo, Golubic *et al.*, 1975). Sin embargo, es un factor importante que determina la distribución latitudinal de organismos marinos en ambientes marinos poco profundos (Glaub, 2007). En los mares actuales, muchos euendolitos son euritermos y tienen una distribución cosmopolita [por ejemplo, *Ostreobium quekettii* (productor de *Ichnoreticulina elegans*), *Plectonema terebrans* (productor de *Scolecia filosa*), *Dodgella priscus* (productor de *Saccomorpha clava*), *Conchyliastrum enderi* (productor de *Polyactina araneola*)], mientras que otros taxones son estenotermos y ocurren dentro de unos límites de temperatura específicos. Por ejemplo, muchos clorófitas y cianobacterias viven en un límite superior de temperatura alrededor de 35°C, aunque muestran diferencias considerables por su límite de tolerancia inferior (Lüning, 1985). Hasta ahora pocos icnotaxones se han identificado como indicadores de (paleo)temperaturas bajas por su presencia. Entre ellos están *Saccomorpha cf. terminalis* (Radtke, 1991; Wisshak, 2006); *Flagrichnus baiulus* (Wisshak & Porter, 2006) y *Semidendrina pulchra* (producida por un foraminífero) como comentan Bromley *et al.* (2007).

Pero cuando hacemos estas consideraciones con respecto a la (paleo)temperatura tenemos que tener a mente tres problemas. En primer lugar, algunas trazas podrían haberse producido durante un intervalo de tiempo relativamente corto durante una ola de calor del verano por euendolitos que no sobrevivirían temperaturas del invierno en el

área determinada, o viceversa. En segundo lugar, es fundamental reconocer el hecho de que la paleotemperatura no necesariamente permite deducciones en la paleolatitud a pesar de un cierto grado de correlación, ya que las especies de aguas frías, que se ha descrito antes, pueden estar en aguas profundas frías de latitudes tropicales. Por ejemplo, *F. baiulus* es una microperforación considerada indicativa de aguas frías que se ha encontrado también en las aguas de Florida, pero a una profundidad de 3000 m (Wisshak & Porter, 2006), y *S. pulchra*, también propia de aguas frías, se encontró en aguas de surgencia submarina en Mauritania (Glaub, 2004). En tercer lugar, la temperatura y la latitud soportan un cierto grado de correlación con el régimen trófico, que muestra una tendencia general a la eutrofización hacia latitudes más altas. Por lo tanto, una dependencia de la temperatura aparente en realidad podría reflejar en cambio una cierta demanda de nutrientes (Wisshak, 2012).

El conocimiento actual sobre la distribución biogeográfica es muy limitada así que se espera más investigación en esta dirección por profundizar en el tema.

De la **salinidad** no se ha estudiado tampoco mucho hasta el momento, aunque se ha podido comprobar que la bioerosión por microperforantes no se limita a las aguas marinas, sino que también tiene lugar en ambientes de agua dulce pura como lagos o por debajo de los suelos continentales sobre roca caliza (véase Schneider & Le Campion-Alsumard, 1999 para una revisión). En los últimos años (Schneider, 1976; Anagnostidis & Pantazidou, 1988; Seeler & Golubic, 1991; Schneider & Le Campion-Alsumard, 1999) han descrito una serie de cianobacterias de agua dulce y se ha podido afirmar que formas marinas son altamente tolerantes a las fluctuaciones de salinidad (Wisshak *et al.*, 2005a).

Con respecto a los **nutrientes**, los microperforantes euendolitos se clasifican en dos categorías distintas: autótrofa, que son sobretodo los fotóautótrofos, requiriendo nutrientes inorgánicos, mientras que los heterótrofos dependen de compuestos orgánicos, y estos en su mayoría se encuentran dentro del substrato donde viven. La interacción nutrientes-materia orgánica presente en el medio es tan fuerte que en algún caso es difíciles de identificar la causa del cambio en los organismos. Como por ejemplo en el efecto de la eutrofización sobre los microendolitos fotoautótrofos, porque la eutrofización provoca el aumento de plancton sin que nada tenga que ver con la disponibilidad de luz. Esto, al mismo tiempo, provoca una alta abundancia de plancton que fomenta la actividad de macroperforantes fitófagos y en consecuencia la abundancia

de trazas en los bivalvos (Highsmith, 1980). Además recientemente, Carreiro-Silva *et al.* (2009), en un experimento desarrollado en el atolón Glover (Belize, Honduras), fueron capaces de diferenciar entre los nutrientes inorgánicos disueltos y la materia orgánica particulada y mostraron que el nitrógeno y la fertilización de fósforo aumentan significativamente tanto el dominio de los euendolitos fotoautótrofos y los hongos quimiótrofos, así como las tasas de microbioerosión.

Sin embargo, se requieren también estudios más detallados sobre las microperforaciones en este campo por proponer una identificación de icnoespecies clave e icnocenosis específicas para los distintos nutrientes.



### 3. METODOLOGÍA

#### 3.1. Metodología general

##### 3.1.1. Metodología de recogida y selección de muestras

El material estudiado procede de dos tipos distintos de yacimientos (terrestres y submarinos), lo que representa también dos metodologías distintas para la recogida de muestras. Al tratarse de un estudio de microbioerosión, no resulta inmediato el reconocimiento de la presencia de trazas sobre el substrato. Salvo excepciones, las trazas no llegan a observarse hasta que el material preparado se somete a la acción del microscopio electrónico. Por ello, se procedió a la selección de las muestras más adecuadas a partir de muestreos previos o realizados *ad hoc* para el estudio.

Para los estudios presentados en esta memoria, se ha utilizado conchas de moluscos y de braquiópodos como material-substrato de las perforaciones.

En todos los casos, las conchas incorporadas al estudio se seleccionaron en base a sus caracteres preservacionales. Las conchas afectadas por macrobioerosión, corrosión u otros procesos tafonómicos no resultan adecuadas para los estudios de microbioerosión. Incluso, una actividad intensiva de los microbioerosionadores es perjudicial para la correcta observación e identificación de las trazas.

Los yacimientos pliocenos considerados son aflorantes en superficie y de acceso inmediato. En todos los casos, las muestras (bivalvos y braquiópodos) proceden de muestreos de búsqueda realizados en distintas campañas a lo largo de los últimos 30 años.

En el caso de los yacimientos submarinos pleistocenos, las conchas (bivalvos) se obtuvieron gracias a la actividad llevada a cabo por los barcos pesqueros con base en los puertos de Palamós y Blanes (comarca del Baix Empordà) y Sant Carles de la Ràpita (comarca del Montsià). Las conchas fósiles fueron recolectadas mediante redes de arrastre dedicadas a la captura de la gamba roja (*Aristeus antennatus*) en las localidades septentrionales y del langostino (*Nephrops norvegicus*), en el Delta de l'Ebre. Durante el arrastre, las redes también "capturan" conchas pleistocenas de los depósitos existentes a lo largo de los cañones submarinos, o en los lóbulos deltaicos. Como en el caso de las conchas pliocenas, el material estudiado es acumulativo, procedente de diversas capturas desde finales de los años 70 del siglo pasado.

### 3.1.2. *Métodos de laboratorio y gabinete para el estudio de las microperforaciones*

Para el estudio de la microbioerosión se utilizan por lo menos cuatro diferentes técnicas, dos de las cuales implican la destrucción del sustrato y las otras dos son conservativas. A continuación se describe cada una de ellas.

#### 3.1.2.1. *La microscopía óptica de lámina delgada*

La microscopía óptica con lámina delgada se puede usar en el estudio de la microbioerosión y resulta de acceso casi inmediato, aunque tiene las desventajas de conllevar la destrucción parcial del sustrato y de sólo permitir la observación bidimensional de las estructuras.

Por otra parte, este método comprende también ventajas (Wisshak, 2012): A) Los patrones de las microperforaciones se pueden visualizar junto con la matriz envolvente; B) Permite determinar fácilmente la profundidad real de penetración de los microperforantes; C) Se pueden estudiar incluso las microperforaciones fósiles que se encuentran rellenas por otras mineralizaciones secundarias que impiden la aplicación de técnicas de inclusión en resina estándar.

Este método ha sido usado por diferentes autores para el estudio de las microperforaciones. Así por ejemplo, Macintyre *et al.* (2000) examinaron y fotografiaron con un microscopio óptico petrográfico secciones delgadas de estromatolitos de Highborne Cay, en el extremo N de la cadena Exuma (Bahamas, USA). Estas secciones fueron luego atacadas durante 2 segundos en 0.35 moles de ácido acético y se recubrieron con oro/paladio para su examen con un microscopio electrónico de barrido Hitachi S-570 (SEM). La combinación de microscopio de luz y las observaciones al SEM de las mismas secciones delgadas permitió la comparación directa de los análisis. Olóriz *et al.* (2004) hicieron una primera evaluación sobre la abundancia y distribución de microperforaciones en rocas oxfordienses de la Zona Prebética (Cordillera Bética, S de España), estudiando 50 láminas delgadas. Bajo el microscopio, se prestó especial atención a las características de las microperforaciones, pero no se realizaron ni los análisis SEM o TEM. En cada uno de los 300 fósiles estudiados mediante sección delgada se estudió la morfología de las microperforaciones, su tamaño, la abundancia relativa y la ubicación dentro del esqueleto. Schlagintweit (2008) usó la microscopía de lámina delgada para analizar alrededor de 4000 láminas. Este autor describe los procesos bioerosivos en calizas de

aguas poco profundas del Jurásico Superior, desde el Cretácico Superior hasta Paleoceno en calizas de los Alpes (Austria y SO de Francia).

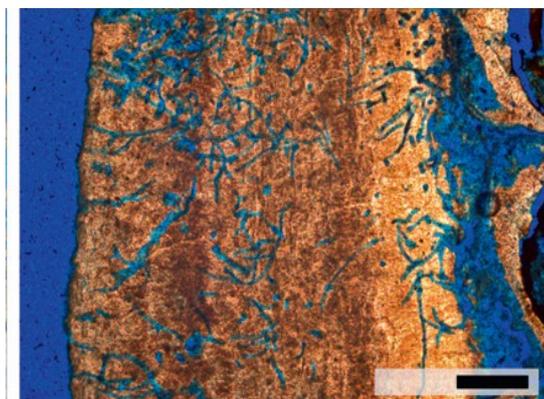


Fig. 3.1: *Orthogonum lineare*, traza producida supuestamente por hongos. Las microperforaciones son visibles con la impregnación de colores al vacío (Wisshak, 2012).

Wisshak (2012) describe esta técnica con detalle para corales de aguas frías del Pleistoceno de Rodas (Grecia) (Fig. 3.1). En la preparación de secciones delgadas utiliza una muestra impregnada con una resina epoxi de baja viscosidad, tal como Ciba-Geigy Araldite BY158p Aradur 21. Para una fácil visualización del espacio poroso de las cavidades de la microbioerosión, este autor afirma que es ventajoso usar un 2% (en peso) de polvo azul Keystone para teñir la resina.

### 3.1.2.2. Microscopía electrónica de barrido (SEM) y problemáticas

Por analizar las microperforaciones estudiadas en esta memoria se utilizó esta técnica, cuya metodología de preparación de las muestras se adquirió durante una estancia realizada en el GeoZentrum Nordbayer de la Universidad de Erlangen (Alemania), bajo la tutela del Dr. Max Wisshak.

El SEM es un instrumento que analiza las señales ópticas emitida por un objeto golpeado por un haz de electrones. Los electrones del haz son emitidos por un filamento incandescente por efecto de tungsteno y son acelerados en un campo eléctrico producido por un rango de voltaje entre 200 eV y 30 keV. El haz pasa dentro de la columna electrónica donde hay una serie de lentes electromagnéticas y hendiduras. En el extremo inferior de la columna electrónica, el haz se encuentra con la muestra. La interacción de electrones-muestra forma una nubes de electrones de los átomos que se convierte en varios tipos de señales, algunos de los cuales son utilizados, desde un punto de vista analítico, por el instrumento. Además la muestra generalmente está recubierta con una capa delgada de un metal, comúnmente oro, para conferirle carácter conductor.

Su uso es el método más aceptado para la visualización en 3D de los sistemas de túneles más o menos complejos producidos por microperforantes.

Por la observación bajo el SEM primero las muestras deben ser englobadas en resina bajo condiciones de vacío, y preparadas para obtener los moldes de las cavidades.

Golubic *et al.* (1970) fueron los primeros que hablaron sobre una técnica por estudiar las microperforaciones al SEM. Desarrollaron esta técnica sobretodo por preservar algas endolíticas y estructura fúngica *in situ* y poder remover la matriz carbonatada y así poder, en este modo, estudiar mejor las trazas. Hicieron primariamente una distinción entre los diferentes materiales: fósiles, reciente fresco, reciente seco para una mejor aplicación de la técnica (veer Golubic *et al.*, 1970).

En la técnica desarrollada da estos autores, en primer lugar, se incorpora resina Epoxy-812 mezclada con acetona a las muestras para llenar los túneles de la perforaciones. Cuando la resina se endurece, se empieza con la disolución de la matriz.

Lo que queda en epoxi refleja en molde positivo de la estructura de la microperforación. Estos moldes son estudiados bajo el microscopio electrónico de barrido. Nielsen & Maiboe (2000) ponen la diferencias en el uso de las diferentes resinas. El procedimiento es similar al desarrollado por Golubic *et al.* (1970). Nielsen & Maiboe (2000) usaron un equipo (Kit) de Epofix, sin acetona. Mezclaron la resina y el endurecedor en una taza de papel y la agitaron cuidadosamente durante al menos 2 minutos. Pusieron esta mezcla con cuidado sobre el material para evitar la formación de burbujas de aire atrapadas. Colocaron el molde con el material y la mezcla de epoxi en una cámara de vacío o desecador de vacío por no más de 20 minutos. El tiempo en el vacío es fundamental para evitar el sobrecalentamiento y ebullición. El vacío se interrumpe y se reactiva para que la resina penetra en las cavidades más profundas. Mientras que para la disolución de la materia orgánica utilizaron un ácido débil. Beuck & Freiwald (2005) usaron la misma técnica de Golubic *et al.* (1970) pero utilizaron una resina SpeziFix-20, sin servirse de acetona, y al final del procedimiento limpiaron las muestras obtenidas con agua destilada por evitar una posible precipitación química. También Wisshak *et al.* (2005a) utilizaron esta ultima técnica y afirman que después de este tratamiento pudieron estudiar al SEM las muestras obtenidas, una vez recubiertas de oro.

Esta técnica permite una estructura intacta en la posición original.

El protocolo habitual que se ha usado es un conjunto de diversas técnicas descritas arriba. La base de la técnica utilizada es la de Golubic *et al.* (1970) modificada con la técnica de Nielsen & Maiboe (2000) por lo que se refiere a la mezcla de la resina, y la

técnica de Beuck & Freiwald (2005), ellos utilizaron agua destilada para limpiar las muestras.

El protocolo habitual que se usó comúnmente en la preparación de las muestras bioerosionadas para su posterior observación bajo el microscopio electrónico es como sigue:

- ♦ Inicialmente hay una fase de pre-incorporación de la resina: 1) Se sumerge la muestra en un tensoactivo durante varias horas por limpiarla. 2) Sigue una limpieza con peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ) (Fig. 3.2A) para la eliminación de la matriz arcillosa dentro de las perforaciones. 3) Después se procede a un baño en la cubeta de ultrasonidos.
- ♦ Desde este momento, las muestras están limpias por la próxima fase de incorporación de la resina: 4) Las muestras se colocan entonces en una cámara de vacío que permite la infiltración de varias muestras con una resina epoxi de baja viscosidad (Fig. 3.2B). Por varias veces, se establece y se interrumpe el vacío, permitiendo que la resina penetre en las cavidades más profundas. De esta manera, se asegura la infiltración completa de las perforaciones evitando el bloqueo del vacío por la presencia de aire. 5) Luego se deja 24 horas para que la resina se endurezca.
- ♦ Se procede en la fase de post-incorporación: 6) Las muestras se cortan en sentido horizontal y vertical (Fig. 3.2C). 7) Se descalcifican las muestras mediante un tratamiento con HCl diluido (aproximadamente al 5 %) que puede durar 24 h (Fig. 3.2D). 8) Se enjuagan las muestras con agua destilada y se dejan secar.
- ♦ Se termina con una fase final: 9) Las muestras entonces se montan en *stubs* de aluminio (Fig. 3.2E). 10) Finalmente, se cubren de oro (Fig. 3.2F). 11) De este modo están listas por el análisis bajo el SEM, con el que se verán incluso las características morfológicas más delicadas.

El protocolo descrito es el que se siguió en un principio para la preparación de las muestras, con la salvedad de que los especímenes no requirieron en ningún caso el paso 1 ya que quedaron suficientemente limpias con un lavado convencional.

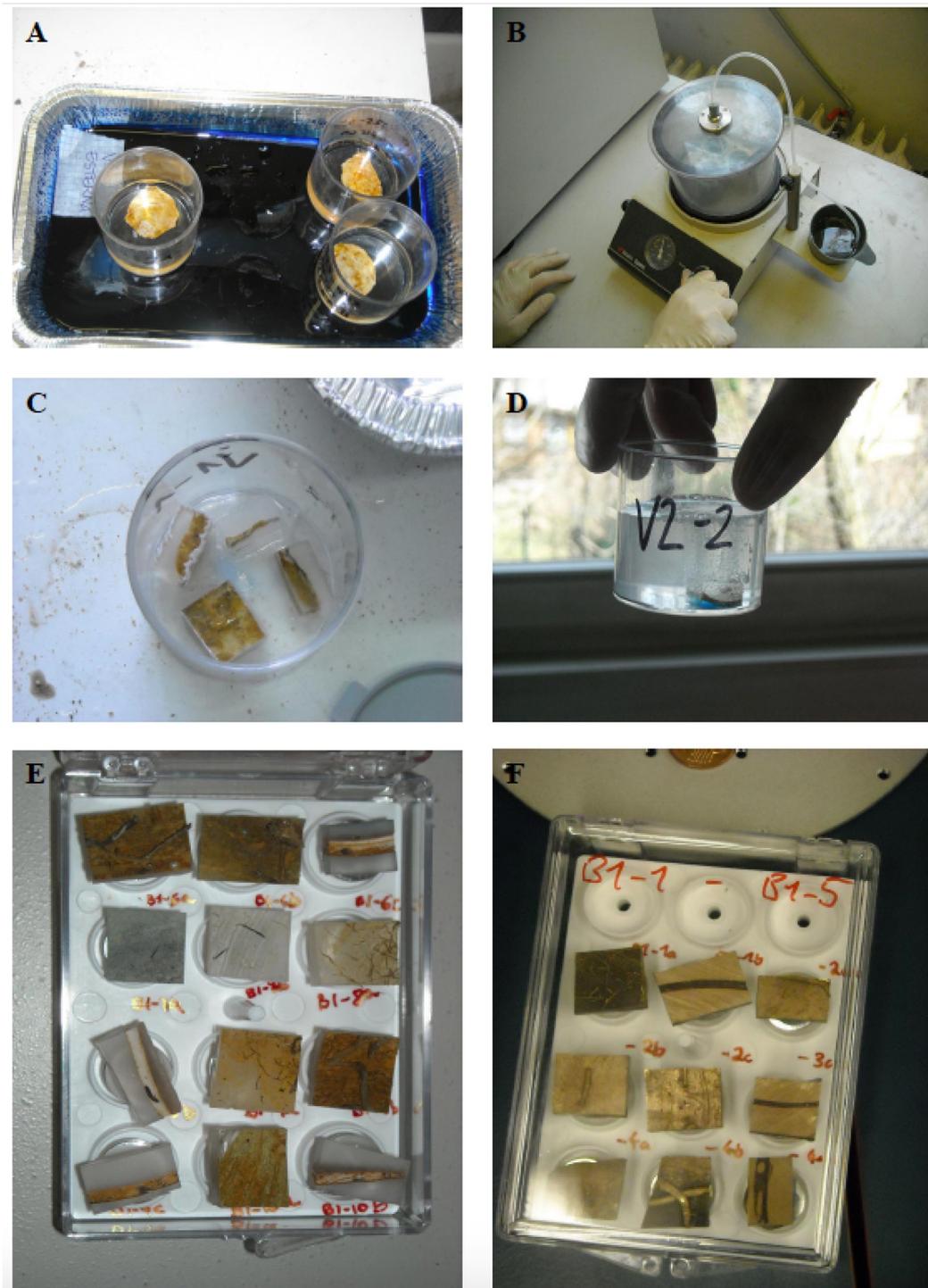


Fig. 3.2: A-F) Fases sucesivas según el protocolo seguido para la preparación de las muestras, basado en Golubic *et al.* (1970), Nielsen & Maiboe (2000) y Beuck & Freiwald (2005) (véase el texto para una explicación completa).

Sin embargo, en una fase más avanzada de la preparación se observaron distintos fenómenos que la ralentizaron. De hecho, estos imprevistos detuvieron el trabajo y requirió bastante tiempo obtener una solución. Por esto, resulta conveniente describirlos y así evitar futuros contratiempos a otros investigadores. En concreto, se dieron dos situaciones distintas que se especifican en los párrafos siguientes.

**Primer caso:** En la estancia en el GeoZentrum Nordbayer de la Universidad de Erlangen (Alemania), la recomendación era de usar HCl diluido en agua al 5% para la eliminación de los residuos de carbonato (paso 7). Sin embargo, empleando esta concentración, el carbonato de las muestras se diluía en realidad sólo después de una semana, lo que complicaba el trabajo de observación.

Así, se llevaron a cabo distintas pruebas en el Laboratorio de Paleontología de la UB para ver de acelerar el proceso de eliminación de los carbonatos. Además, era necesario comprobar dónde se hallaba el error, puesto que las publicaciones consultadas (Wisshak *et al.*, 2008) corroboraban el protocolo y aseguraban que la disolución tenía lugar en un máximo de 2 días.

Para la experimentación se procedió con 4 muestras de una misma concha de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno) que, una vez incluidas en resina, se sumergieron en cubetas con diferentes grados de dilución del ácido:

- ♦ En HCl al 5% sin añadir agua.
- ♦ En HCl al 10% sin añadir agua.
- ♦ En HCl al 20% sin añadir agua.
- ♦ En HCl al 50% sin añadir agua.

Cada muestra se mantuvo en el ácido durante 1 hora y después se limpiaron todas con agua. Luego se aplicaron los mismos procedimientos estándar hasta que se obtuvieron las muestras para estudiarlas con el SEM.

Cuando se estudiaron al SEM, se notó que: las muestras en las que se había utilizado HCl al 5% y al 10% daban buenos resultados; la muestra en el cual se utilizó HCl al 20% mostraba corrosión en los moldes de las microperforaciones; en la muestra donde se utilizó HCl al 50% no se veía nada. Finalmente y en consecuencia, se decidió utilizar HCl al 5% sin diluir en agua, lo cual se ha mantenido en todas las muestras estudiadas.

**Segundo caso:** En general, las muestras líticas o esqueléticas que se utilizan para el estudio de las microperforaciones suelen ser de dimensiones pequeñas. Sin embargo, en ocasiones se ha tratado con material de las dimensiones de varios centímetros. En este caso, la experiencia nos ha demostrado que los procedimientos especificados para la preparación de las resinas no son válidos.

Así, se dio el caso de tener que rellenar una concha grande de bivalvo (de 9-10 cm), para lo que se usó la resina que se obtuvo a partir de los procedimientos indicados por el proveedor. Sin embargo, en lugar de endurecerse, la resina aumentó rápidamente de temperatura hasta llegar a la ebullición. Finalmente, cristalizó y por ello se tuvo que descartar aquel espécimen ya que imposibilitaba su estudio al SEM por falta de claridad (Fig. 3.3).



Fig. 3.3: Las muestras englobadas con la resina en ebullición.

Ante la duda de haber usado una resina caducada o alterada, se repitió el proceso con una concha similar y con un material con data de caducidad lejana. Sin embargo, se produjo la misma reacción.

Realizadas las consultas con diversos técnicos de laboratorio, se entendió que esta ebullición era producida por una proporción errónea de catalizador. Normalmente, para preparar el relleno se mezclan 26 ml de resina y 5 ml de catalizador (estas cantidades son indicadas por el fabricante). Cuando la resina se utilizó con conchas grandes, la preparación se hizo proporcional, con 156 ml de resina y 30 ml de catalizador. Entonces, por ver si de verdad era el catalizador el problema se prepararon dos mezclas:

- ♦ La primera se elaboró con el 50% de catalizador (156 ml de resina y 15 ml de catalizador);
- ♦ La segunda se elaboró con el 25% de catalizador (156 ml de resina con 7,5 ml de catalizador).

Al cabo de 1 hora se observó que la resina de ambas muestras estaba caliente, pero no hervían. Algunas horas más tarde, se notó que la resina con catalizador al 50% estaba dura aunque marcaba huellas dactilares (que si está bien endurecida no tendría que marcar), por lo que se puso en la estufa del laboratorio a 40°C durante 1 hora. Mientras, la resina de la segunda muestra estaba todavía igual de blanda incluso después de varios días por lo que fue desechada. En definitiva, se constató que la causa de la ebullición y cristalización de las muestras obtenidas se debía a la cantidad de

catalizador, la cual no debe ser proporcional a la cantidad de líquido que se utiliza para la producción de la resina. Por tanto, en las siguientes conchas grandes se siguió usando la mitad de la cantidad aconsejada por el fabricante.

#### 3.1.2.3. *La microtomografía computarizada (micro-CT)*

La tomografía es la representación de una estructura tridimensional a partir de una serie de imágenes bidimensionales, formada por secciones paralelas. Una tomografía es una sola imagen en sección y un tomógrafo es el dispositivo usado en la preparación de un conjunto de datos tomográficos (una serie de tomografías). Este conjunto se puede estudiar directamente o usarlo como base para reconstruir tridimensionalmente la estructura original. La intensidad de la luz disponible en las fuentes de radiación que permite la adquisición rápida de datos a muy alta resolución espacial, resultando una fotografía precisa de las estructuras internas de la muestra, permitiendo un tamaño de vóxel muy por debajo de 1  $\mu\text{m}$  de magnitud (Tafforeau *et al.*, 2006). La tomografía es una técnica para reconstruir el interior de la estructura de una muestra.

Los principales inconvenientes de la tomografía computarizada son: a) El proceso de toma de las imágenes y su posterior tratamiento, que requiere mucho tiempo, b) La dificultad del acceso a los tomógrafos adecuados, y c) La necesidad de formación previa adecuada y no simple para el tratamiento de las imágenes. Como elementos positivos, se puede destacar: a) La no destrucción de las muestras con el proceso; b) La capacidad para detectar perforaciones fósiles rellenas de sedimentos que de otro modo serían inaccesibles y c) La facilidad con que los resultados se pueden plasmar en formatos 3D en papel o pantalla, para visualización estereoscópica, o en diversos formatos de animación, y con coloración semitransparente, compatibles en línea, tras el tratamiento de imágenes correspondiente.

Para los análisis de bioerosión, esta técnica la han ejemplificado Beuck *et al.* (2008) con el establecimiento del nuevo icnotaxón *Osprioneides kampto* en el interior de un estromatopórido del Silúrico. Las perforaciones se rellenaron con una matriz densa, que contiene minerales de arcilla y tiene una densidad ligeramente superior que la calcita. Con la ayuda de un nuevo software de análisis de imágenes, los datos se pudieron procesar y visualizar en forma de secciones virtuales, de simulaciones de rayos X, de vistas tridimensionales y de animaciones. Añadiendo la técnica de anaglifo en imágenes de CT, las nuevas imágenes muestran claramente la forma y la orientación espacial de las trazas. Sutiles contrastes de densidad son suficientes para distinguir

entre el sustrato (calcita pura) y la traza (calcita plus arcilla), siempre y cuando se elijan los ajustes adecuados. Ejemplos en otros campos de la paleontología serían los artículos de Eriksson & Terfelt (2012), quienes aplican la técnica al estudio del sistema digestivo de trilobites cámbricos, Rhaman *et al.* (2015a), quienes la utilizan para la reconstrucción morfológica de equinodermos paleozoicos, o el de Rahman *et al.* (2015b), quienes aplican esta técnica para estudiar macroperforaciones de bivalvos en tecas de equínidos irregulares del Mioceno.

En el caso de las microperforaciones, se empieza a utilizar la microtomografía computerizada (micro o  $\mu$ -CT), que permite reconstruir las galerías más complejas y observarlas desde todas las perspectivas posibles. Tapanila (2008) describe la nueva microicnoespecie *Pyrodendrina cupra* en parte basándose en micro-CT sobre material fósil.

La tomografía de rayos X computerizada se está convirtiendo en una herramienta cada vez más generalizada para la visualización en tres dimensiones en numerosos grupos fósiles [Sutton, 2008, Beuck *et al.*, 2007 (Fig. 3.4)]. Por ejemplo, Dierick *et al.* (2007) lo aplica al estudio de fósiles preservados en ámbar, y Perilli *et al.* (2012) en huesos humanos.

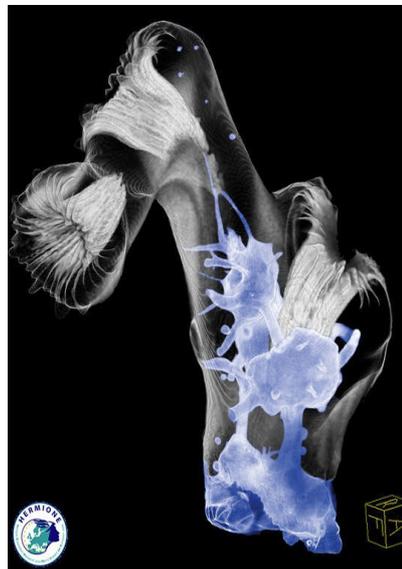


Fig. 3.4: Imagen Micro-CT, tomada de Beuck *et al.* (2007): Un ejemplar de coral *Lophelia pertusa* (blanco) infestado por esponjas bioerosionadoras (azul).

#### 3.1.2.4. La microscopía electrónica de transmisión (TEM)

El microscopio electrónico de transmisión utiliza radiación como un haz de electrones acelerados y enfocados a través de un sistema de lentes electromagnéticas. En estos últimos fluye la corriente llegando hasta la muestra convenientemente

preparada.

Un cátodo de tungsteno emite electrones por efecto termoiónico. El haz de electrones divergente se centra exactamente en la muestra por un par de lentes condensadoras. El rayo que impacta en la muestra tiene un diámetro de 3-5 mm. El aumento total, como una vista de la luz, se obtiene multiplicando la magnificación de una serie de lentes individuales. La imagen final es visible en una pantalla fluorescente que puede ser imprimida en una placa fotográfica.

Wisshak & Porter (2006) describen el análisis de los microperforantes con el microscopio electrónico de transmisión (TEM) que permite observar las características biológicas de los organismos dentro de sus trazas. Estos autores usaron esta técnica para estudiar *Schizochytrium*, el productor de la microperforación *Flagrichnus profundus*, en materiales actuales del área de Penobscot Bay (Maine, USA).

### 3.2. Metodología cuantitativa

En el caso de las microtrazas estudiadas en conchas pleistocenas de la costa catalana se ha podido realizar un análisis semi-cuantitativo de los datos.

Una vez seleccionadas las conchas, cada valva proporcionó 3 muestras, correspondientes a diferentes cortes del esqueleto, con un total de 171 valvas y un total de 385 muestras procedentes de los distintos yacimientos submarinos (table abundance con totali).

Las microtrazas identificadas se distribuyeron en cuatro clases semicuantitativas de abundancia: *muy común* (++++), *común* (+++), *rara* (++) y *muy rara* (+). Los resultados se han representado gráficamente en base a los valores porcentuales y se han aplicado análisis numéricos sencillos para la comparación entre yacimientos y entre substratos, y para valorar la afinidad y la icnodiversidad. En este sentido, se ha aplicado el índice de Dice de afinidad faunística para comparar las diferentes localidades desde un punto de vista taxonómico.

Wisshak *et al.* (2011) proponen el uso de diferentes índices de biodiversidad comunes en ecología y paleontología para calibrar la icnodiversidad, basados todos ellos en el número relativo de icnoespecies y su prevalencia en las asociaciones. En esta memoria se ha querido aplicar esta metodología en el caso de estudio de las microperforaciones en materiales pleistocenos. Para ello, se indican también los valores de riqueza en icnoespecies ( $S$ ), o número absoluto de icnoespecies, como el

valor más inmediato y simple que se puede obtener. Siguiendo esos autores, se ha calculado además el índice de Simpson ( $D$ ), que indica el grado de dominio de una o más especies dentro de cada asociación, cuyo valor varía entre 0 (sin dominio de icnoespecie alguna) hasta 1 (dominio absoluto de una icnoespecie), y el índice de Shannon ( $H$ ), cuyos valores dependen del número total de especies, y que oscila entre 0 (cuando sólo hay presente un taxon) y  $\ln S$  (cuando todos los taxones están igualmente representados, siendo  $S$  el número total de taxones presentes). El índice  $H$  se calibra calculando el valor de la equitabilidad ( $J$ ), que varía entre 0 (cuando la diversidad es nula) y 1 (cuando la diversidad es la más alta posible), dependiendo del número de especies presentes y de su peso en la asociación. Wisshak *et al.* (2011) utilizan datos semi-cuantitativos en sus estudios experimentales sobre icnodiversidad en substratos carbonáticos en profundidades de intramareales a batiales en las islas Azores. En el caso la bioerosión en conchas del Pleistoceno submarino de la costa catalana, se dispone de muchas menos muestras, puntos de muestreo y ejemplares de los que dispusieron estos autores. Por tanto, la semi-cuantificación propuesta por Wisshak *et al.* (2011) no reflejaría la estructura real de la icnoasociación en el material estudiado, y por ello en el caso aquí presentado, el contaje de las trazas en las diversas secciones de las muestras - que ha sido realizado siempre bajo el microscopio electrónico - puede resultar más fidedigno, o por lo menos más honesto. El cálculo de los índices se ha efectuado mediante el paquete de software estadístico PAST (Hammer *et al.*, 2001), en su versión preliminar 3.x para Mac (PastProject) y siguiendo las indicaciones proporcionadas por Hammer & Harper (2008).

Los análisis propuestos por Wisshak *et al.* (2011) no se han aplicado al caso de estudio del Plioceno por considerarse que las muestras eran mucho más dispares que en el ejemplo del Pleistoceno. Sí se ha llevado a cabo un pequeño análisis a partir de porcentajes de presencia de las distintas icnoespecies para comparaciones puntuales.

## **4. MICROBIOEROSIÓN EN CONCHAS DE INVERTEBRADOS DEL PLIOCENO DEL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL.**

### **4.1. Introducción**

En este capítulo se estudian las microperforaciones identificadas en conchas de invertebrados marinos (bivalvos y braquiópodos) de algunas de las cuencas marinas de edad Plioceno inferior (Zancleense) del Mediterráneo occidental. Se trata sobretodo de un trabajo exploratorio, cuya principal finalidad ha sido proporcionar las bases para profundizar a partir de ahora en estas distintas cuencas.

El análisis de los procesos de microbioerosión en materiales del Neógeno no se ha abordado de manera generalizada. Existe por tanto un hueco importante a nivel mundial respecto a este periodo, tanto por lo que se refiere al Mioceno como -en especial- al Plioceno. Esta situación contrasta con la cantidad ingente de artículos publicados sobre macrobioerosión neógena en todo el mundo en los últimos años. Memorias como la de Radtke (1991) son las escasas excepciones a esta situación. Hasta este momento, se han publicado muy pocos artículos que traten la microbioerosión en materiales marinos del Plioceno ibérico o mediterráneo, entre los que cabe mencionar Robba & Ostinelli (1976), Mayoral (1988a) y Molinu *et al.* (2015). De hecho, este último artículo, dedicado a la microbioerosión en un yacimiento de la cuenca del Alt Empordà, ha sido el inicio del estudio de estos procesos en el Plioceno del Mediterráneo occidental.

### **4.2. Situación geográfica y geología general de las cuencas estudiadas**

En el sector occidental del Mar Mediterráneo se reconocen numerosas cuencas marinas de edad Plioceno inferior (Zancleense). De N a S, las principales cuencas son las del Rosellón, Alt Empordà, Baix Llobregat, Baix Ebre, Bajo Segura, Cope, Águilas, Almería, Vélez-Málaga, Málaga y Estepona (continente europeo), y Tetuán y Bas Chélif (continente africano). En todas ellas quedaron registrados los procesos biológicos y sedimentarios inmediatamente posteriores a la crisis de salinidad messiniense que afectó el mar Mediterráneo hace 6 Ma y que marca el final del Mioceno. Su mayor desarrollo sedimentario tiene lugar en general sobre la plataforma marina, pero las facies más proximales afloran a lo largo de las costas sudoriental francesa, oriental ibérica y nordafricana. En este caso de estudio se han tomado como ejemplos las tres cuencas de

la costa NE de la Península Ibérica (Alt Empordà, Baix Llobregat y Baix Ebre) y las de Cope y Águilas, al SE (Fig. 4.1).



Fig. 4.1. Situación geográfica general a lo largo de la costa mediterránea de la Península Ibérica de las 4 cuencas consideradas en este estudio (mapa modificado a partir de Google Earth).

Todas estas cuencas pliocenas son bien conocidas desde antiguo y han sido objeto de intensa investigación, tanto geológica como paleontológica. A continuación se proporcionan sus características geológicas principales y se comentan los yacimientos de procedencia del material estudiado. Para una revisión geológica y/o paleontológica más profunda, véase Martinell (1982a; 1985), Martinell *et al.* (1984), Agustí *et al.* (1990), Viseras *et al.* (2004) y otras citas en este trabajo. Se proporciona así mismo información sobre el principal contenido macrofósilífero (fósiles corporales), mientras que los aspectos ligados a la macrobioerosión (icnofósiles) se comentan en el apartado siguiente (4.3).

### 4.2.1. Cuenca del Alt Empordà

Los yacimientos del Plioceno marino del Alt Empordà son conocidos desde finales del siglo XIX (Almera & Bofill, 1898). A partir de los años 70 del pasado siglo la cuenca ha sido objeto de numerosos estudios paleontológicos, principalmente micropaleontológicos, malacológicos e icnológicos (Martinell, 1973, 1976, 1977, 1982a,b,c, 1988; Martinell & Pedemonte, 1974; Martinell & Villalta, 1978; De Renzi & Martinell, 1979; Valle-Hernández, 1982; Martinell & Hoffman 1983; Martinell & Domènech, 1985; Domènech, 1986; Gibert & Martinell, 1992, 1993, 1999).

La subsidencia variable y los cambios globales del nivel del mar controlaron las características deposicionales de la cuenca del Alt Empordà durante el Neógeno. El suave relieve actual del área dificulta la localización de afloramientos y, cuando existen, presentan poco desarrollo horizontal y vertical. Por tanto, la estructura estratigráfica principal de la cuenca durante el Neógeno se ha establecido en base a puntos aislados, y sus relaciones espacial y estratigráfica se fundamentan principalmente en datos geométricos y fosilíferos (Agustí *et al.*, 1990). En esta cuenca se han reconocido 2 secuencias pliocenas: a) La secuencia del Plioceno inferior (el Zancleense marino y el Rusciniense continental), y b) La secuencia del Plioceno superior/Pleistoceno. Los sedimentos marinos de la cuenca se dataron mediante el nanoplancton calcáreo (Martinell, 1988).

Según Martinell & Domènech (1985), el contenido fosilífero de los depósitos zancleenses indican que el mar plioceno nunca superó los 50 m de profundidad en esta área. Estos sedimentos se han interpretado como depósitos marginales de ambientes marinos someros (ambientes de bahía), y en ellos se ha identificado 3 tipos de márgenes: a) de lóbulo deltaico, b) de acantilado, y c) de playa arenosa.

Para esta memoria, el material estudiado proviene de 3 distintos yacimientos: Prat d'En Cervera (conocido en la literatura también como Vilacolum) y Els Olivets (ambos en el término municipal de Vilacolum), y Vila-robau (una pedanía de Ventalló), situado en el margen derecho del río Fluvià. Martinell & Domènech (1986) describieron ampliamente todos estos yacimientos, y la microbioerosión del Prat d'En Cervera que ha sido estudiada parcialmente por Molinu *et al.* (2015).

El yacimiento de Prat d'En Cervera (Fig. 4.2) corresponde a la parte superior de una cantera tallada en traquitas de edad miocena. En la zona de Vilacolum (como también

en los alrededores de Palau de Santa Eulàlia y localidades cercanas), los sedimentos pliocenos marinos se disponen discordantemente sobre traquitas del Mioceno superior, las cuales fueron explotadas como material de construcción durante el periodo romano. Este contacto está especialmente bien expuesto en la cantera de Prat d'En Cervera. Una descripción completa de la serie puede hallarse en Agustí *et al.* (1990).

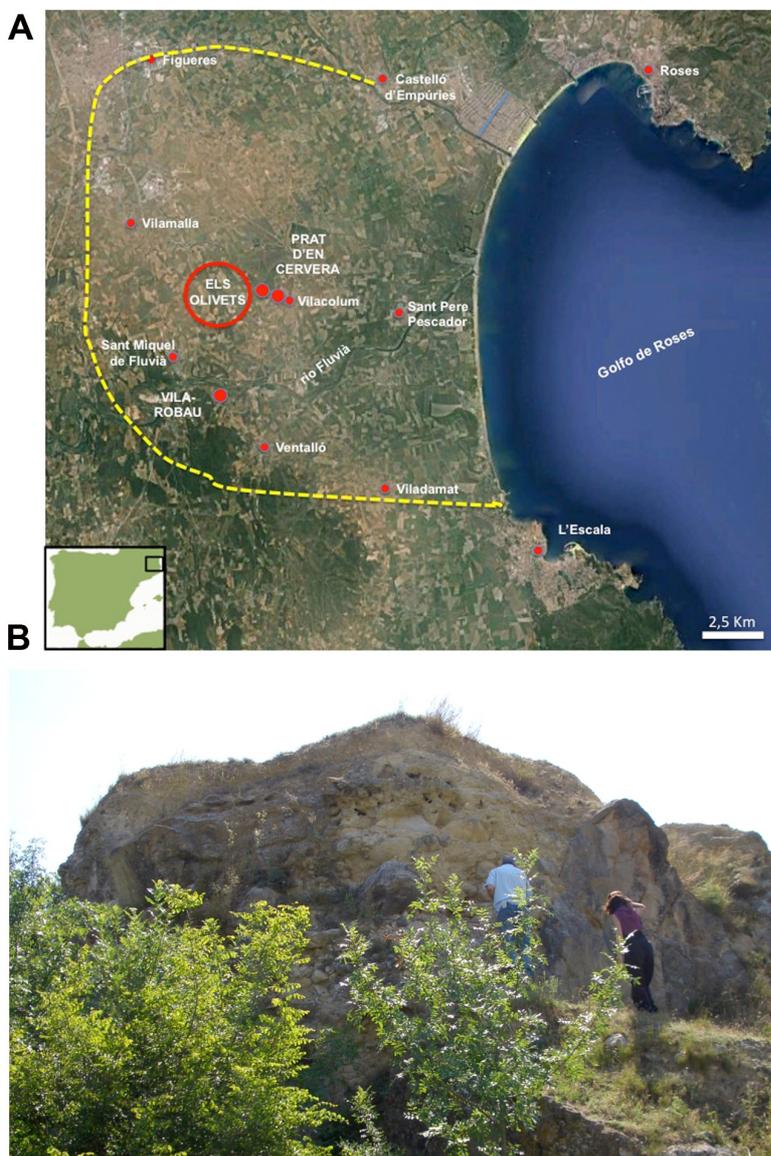


Fig. 4.2. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en la cuenca del Alt Empordà (Girona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general del yacimiento de El Prat d'En Cervera (Vilacolum).

Se trata de una pequeña hondonada (2-4 m de profundidad) de sección elíptica y con un diámetro máximo de 200 m. Las traquitas presentan un techo irregular que a veces está cubierto por bloques decimétricos de su misma composición. Los bloques de traquita y los conglomerados que se superponen presentan epilitos pliocenos, sobre todo balánidos, y perforaciones de esponja (*Entobia* spp.). Por encima se dispone una unidad

de arcillas arenosas con algunos cantos, conchas calcíticas de moluscos (*Isognomon*, *Aequipecten*, *Chlamys*, *Epitonium*) y moldes de otros moluscos (gasterópodos, árcidos, venéridos). A techo aparece una unidad superior formada por 1-2 m de arcillas arenosas que incluyen una capa rica en braquiópodos (*Terebratula terebratula*, *Megathyris detruncata* y *Megerlia truncata*) en su base, y una lumaquela en la parte superior, con una potencia de 0,5 m, formada casi exclusivamente por conchas *Neopycnodonte cochlear*.

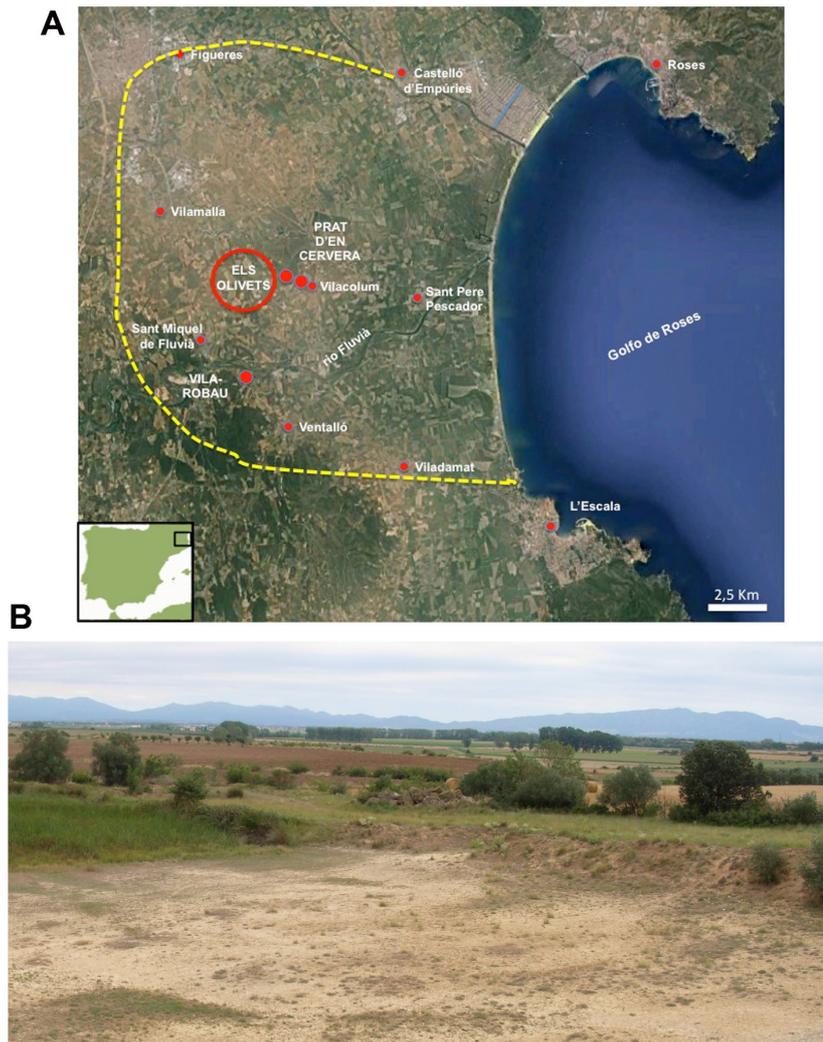


Fig. 4.3. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en la cuenca del Alt Empordà (Girona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general del yacimiento de Els Olivets.

El yacimiento de Els Olivets (Fig. 4.3) se sitúa en una pequeña elevación en la que afloran unos 3 m los sedimentos pliocenos a lo largo de unos 25 m. Este yacimiento está formado por arenas amarillas con un nivel de conglomerados intercalado, cuya potencia varía entre 30-70 cm (Martinell & Domènech, 1985). Los invertebrados predominantes son las ostras (*Ostrea lamellosa*) y los pectínidos (*Pecten benedictus*, *Pecten* sp.,

*Aequipecten scabrella*), que aparecen diseminados por las arenas, con una concentración máxima de pectínidos a techo de la unidad. Las ostras sobre todo muestran un grado de alteración tafonómica (fragmentación, abrasión) bastante importante, así como una parte de los pectínidos. Además, puntualmente aparecen ejemplares de grandes dimensiones de *Terebratula terebratula*, con las valvas unidas. En los conglomerados sobresalen los procesos bioerosivos afectando tanto los cantos como la matriz de la roca, así como las valvas del pectínido *Hinnites ercolianianus* que aparecen fijados a ella. También se han identificado algunos cirrípedos sobre el conglomerado.

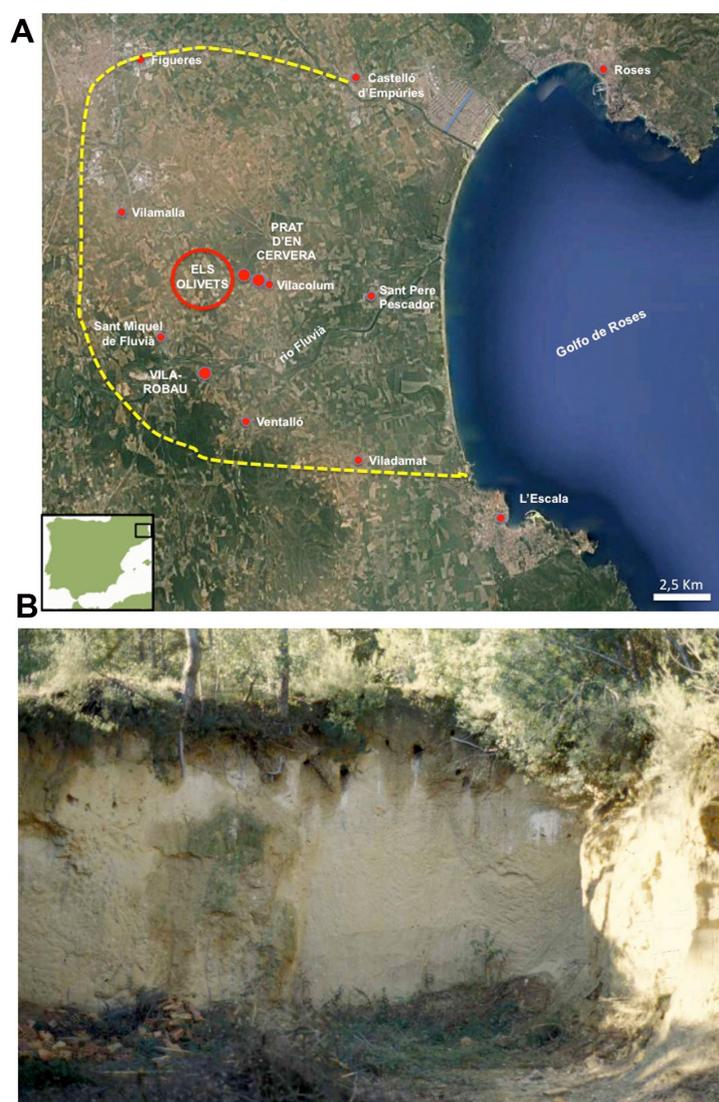


Fig. 4.4. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en la cuenca del Alt Empordà (Girona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general del yacimiento de Vila-robau.

Finalmente, el yacimiento de Vila-robau (Fig. 4.4) consiste en una pequeña cantera en el margen derecho del río Fluvià (a no más de 1 m por encima de su cauce). En ella y a

lo largo de unos 12 m afloran 9 m de limos arcillosos amarillentos con un importante contenido fosilífero. El grupo mejor representado es el de los bivalvos, con *Anadara diluvii*, *Glycymeris insubrica*, *Amusium cristatum*, *Ostrea lamellosa*, *Cardium hians* (= *C. indicum*), *Glossus humanus*, *Venus multilamella*, *Circomphalus foliaceolamellosus*, *Callista chione*, *Pelecypora brocchi*, *P. islandicoides*, *Timoclea ovata* y *Corbula gibba* entre las especies mejor representadas (Martinell & Domènech, 1982; Domènech, 1986). El yacimiento también se caracteriza por contener corales solitarios (*Flabellum avicola*) y decápodos (*Cancer sismondai*) (Via et al., 1983).

#### 4.2.2. Cuenca del Baix Llobregat

Los yacimientos del Plioceno marino del Baix Llobregat son conocidos desde finales del siglo XIX, gracias en especial a los trabajos de Almera (1894) y Almera & Bofill (1898). Desde entonces la cuenca ha sido objeto de numerosos estudios paleontológicos que abarcan desde el nanoplancton (Matias & Martinell, 1984), los microforaminíferos (Civis, 1975, 1977) y el polen (Valle-Hernández, 1982) hasta los moluscos (Martinell & Marquina, 1982; Marquina, 1988) y la icnología (Gibert & Martinell, 1992, 1993; Gibert, 1996). Su situación dentro del área metropolitana de Barcelona es responsable de la desaparición de muchos yacimientos debido a la presión urbanística e industrial.

La sedimentación pliocena en el Baix Llobregat tuvo lugar en un contexto de bahía-estuario en el que se pueden identificar diversas facies sedimentarias de transición y marinas. Las facies continentales se reconocen en el sector más interior de la cuenca (zona de Castellbisbal). Las facies marinas son las dominantes y constituyen a) depósitos de canales y lagunas de llanura deltaica formados por lutitas y arenas, y b) depósitos de bahía con arcillas, lutitas arenosas y arenas de elevado contenido fosilífero (en especial, foraminíferos y moluscos).

El material estudiado procedente de esta cuenca se recolectó en dos yacimientos distintos: el de El Papiol y el de la Pedrera Ana, situados respectivamente en los márgenes izquierdo y derecho del río Llobregat.

El de El Papiol (Fig. 4.5) es un yacimiento clásico en la cuenca, uno de los más estudiados y visitados de la zona, aún puede observarse parcialmente en los alrededores de los polígonos industriales de esta población. Está constituido por una serie de unos 15 m

aflorantes de arcillas azules y amarillas, las primeras más netamente marinas y las segundas, con restos vegetales que evidencian la influencia continental.

En general, estos materiales se disponen discordantes sobre el zócalo paleozoico, que en El Papiol aflora puntualmente y presenta incrustaciones de ostras. Este hecho señala su actuación como acantilado rocoso durante el Plioceno. En la zona denominada Les Escletxes, el Plioceno se dispone sobre bioconstrucciones coralinas de edad miocena.

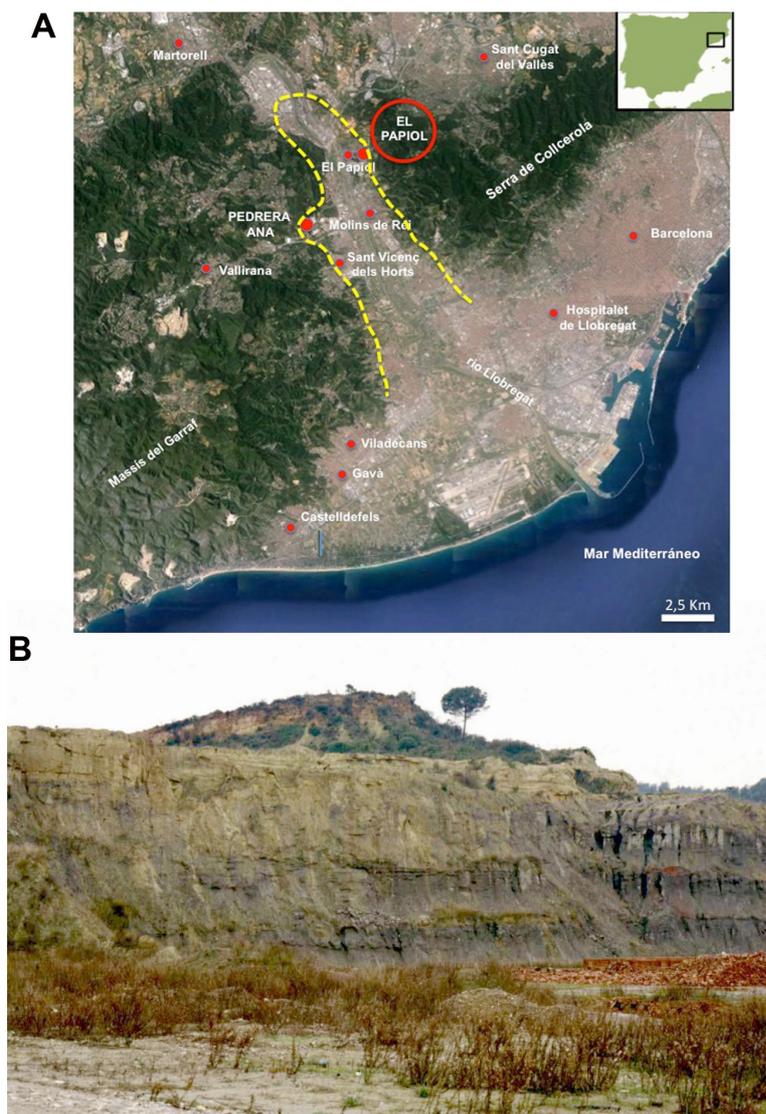


Fig. 4.5. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en la cuenca del Baix Llobregat (Barcelona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general (histórica) del yacimiento de El Papiol.

Las arcillas azules del yacimiento presentan un elevado contenido en macrofósiles de invertebrados, principalmente moluscos, y hacia techo de las arcillas se hace evidente una fuerte actividad bioturbadora, también presente aunque en menor cantidad a techo de las arenas suprayacentes. La serie está coronada por arcillas rojas del Cuaternario continental.

Por su parte, el yacimiento de Pedrera Ana (Fig. 4.6) constituye la parte actualmente visible del yacimiento conocido clásicamente como Sant Vicenç dels Horts (Martinell & Marquina, 1981). Las actividades extractivas hicieron retroceder el frente de cantera hasta su posición actual, donde afloran los materiales pliocenos adosados al relieve Paleozoico y Triásico subyacente. La explotación de la cantera está detenida en el punto de procedencia de los fósiles recolectados, pero el aspecto de su frente sigue variando en función de trabajos colaterales activos.

La potencia del afloramiento se sitúa sobre los 10 m y consisten en arcillas azuladas que lateral y verticalmente pasan a arenas amarillentas, con un buzamiento de las capas de 10°. Dentro de las arcillas se presentan hasta tres capas de brechas cementadas cuya potencia oscila entre pocos y 25 cm. Dentro de las arcillas aparecen también bloques heterométricos (entre pocos cm y más de 1 m de diámetro) de areniscas y calizas triásicas que se depositaron al pie del acantilado plioceno.

En las arcillas aparece una abundante macrofauna de moluscos, habiéndose identificado hasta 98 especies de gasterópodos y 32 de bivalvos. Por su exclusividad dentro de la cuenca, destaca la relativa abundancia en las arcillas del gasterópodo *Persististrombus coronatus*, especie pliocena propia de aguas cálidas. Las areniscas muestran incrustaciones de ostras (*Neopycnodonte cochlear* y *Ostrea lamellosa*), además de anélidos, corales, y perforaciones de esponjas, anélidos y bivalvos litófagos, principalmente (véase apartado 4.3). Igualmente, se encuentran restos de decápodos, braquiópodos, equínidos irregulares, dientes de seláceos y de osteictios y macrorestos vegetales.

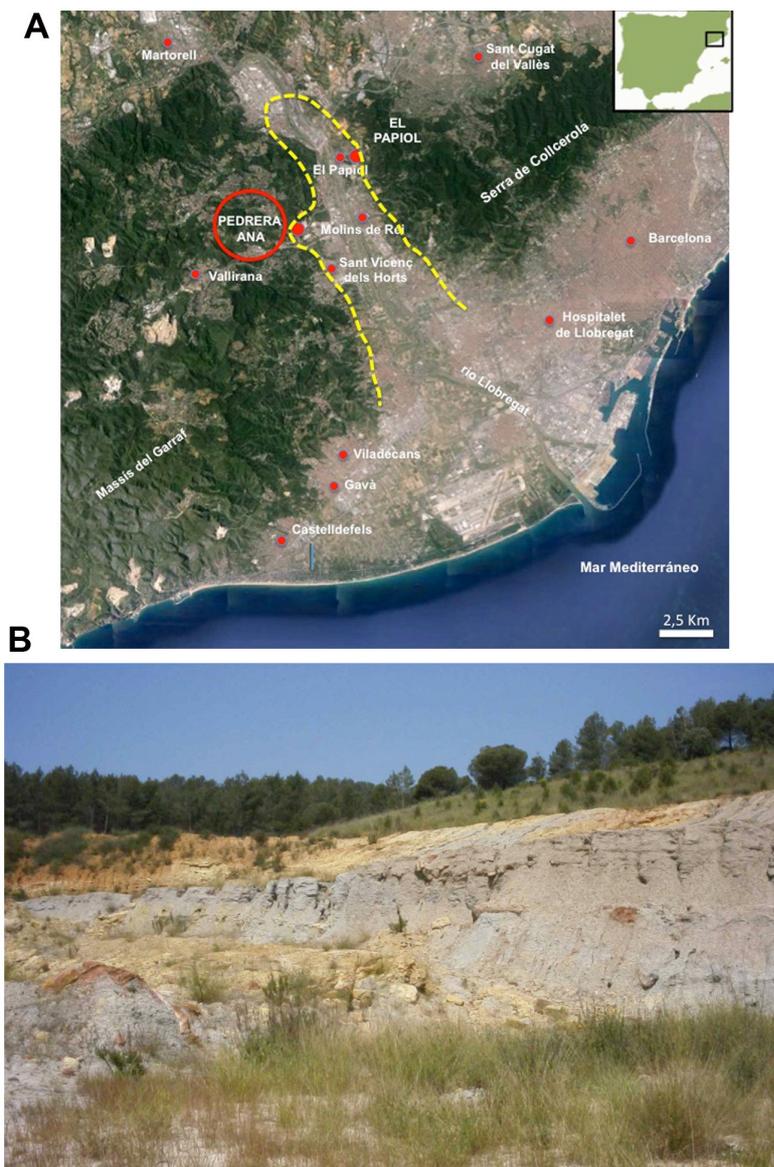


Fig. 4.6. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en la cuenca del Baix Llobregat (Barcelona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general del yacimiento de Pedrera Ana.

### 4.2.3. Cuenca del Baix Ebre

Los sedimentos pliocenos del Baix Ebre son conocidos desde principios del siglo XX (Gignoux & Fallot, 1922). Los estudios más recientes en ella realizados tratan de paleontología de micromamíferos (Agustí *et al.*, 1983; Agustí, 1985), moluscos marinos (Martinell & Domènech, 1984), estratigrafía y sedimentología (Martinell, 1988; Arasa, 1990), icnología (Martinell & Domènech, 1995; Gibert & Martinell, 1998; Gibert *et al.*, 1998), y paleoecología (Aguirre *et al.*, 2014).

Los sedimentos del Plioceno inferior afloran especialmente en los alrededores de lo que fue la ermita de Sant Onofre (Fig. 4.7) y son explotados en diversas canteras para su uso

en la construcción. Estos depósitos descansan discordantes sobre conglomerados infrayacentes pre-pliocenos y se distinguen 4 unidades litoestratigráficas informales (Arasa, 1990; Fleta *et al.*, 1991; Gibert, 1996; Gibert & Martinell, 1997, 1998; Aguirre *et al.*, 2014):

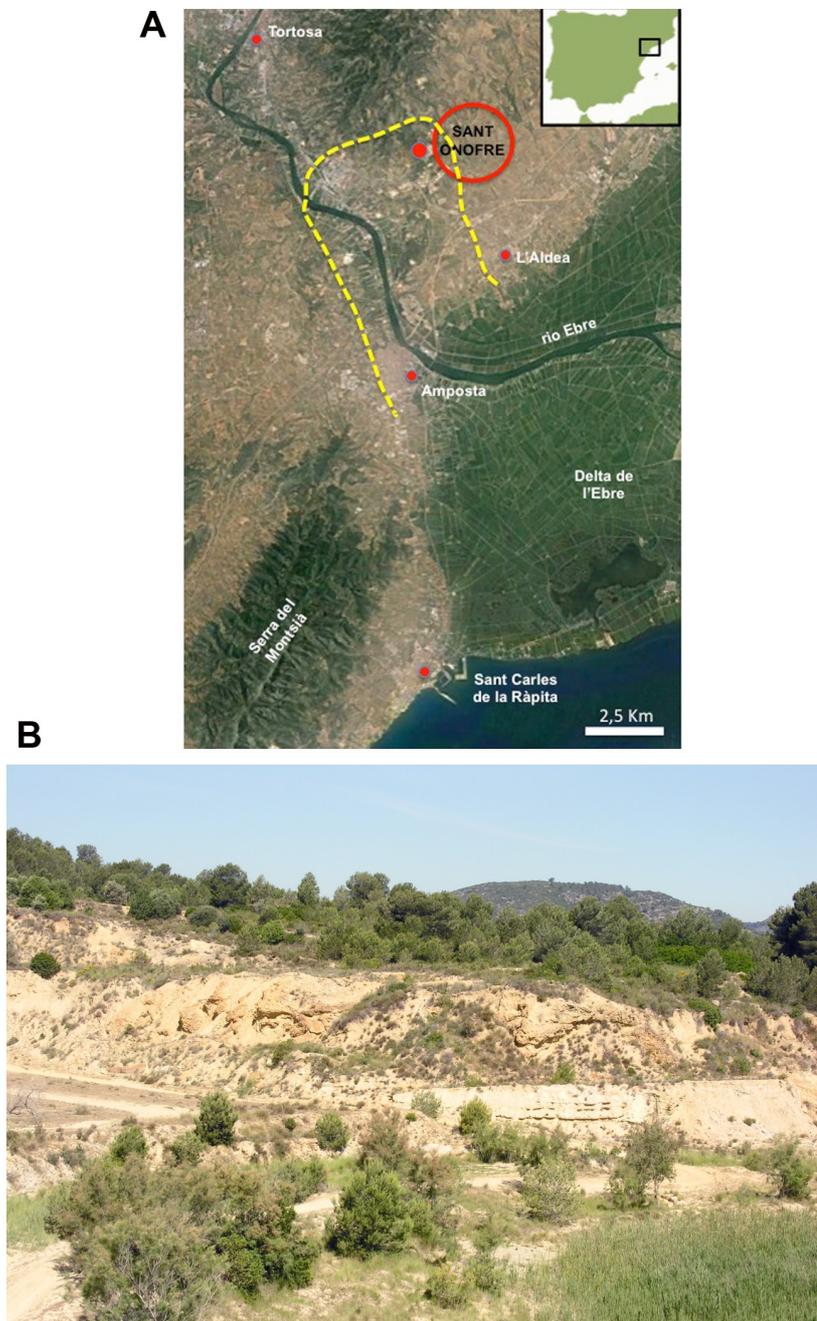


Fig. 4.7. A) Situación geográfica del yacimiento de Sant Onofre (cuena del Baix Ebre, Tarragona) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuenas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth); B) Vista general del yacimiento.

a) Una unidad basal detrítica litoral formada por areniscas masivas y conglomerados con los cantos perforados e incrustados por invertebrados marinos;

b) Una unidad carbonática formada principalmente por algas coralinas (*Spongites fructiculosus*), foraminíferos incrustantes y verméticos (*Dendropoma*) desarrollada sobre un paleorelieve rocoso, a su vez perforado por litófagos e incrustado por pectínidos (*Hinnites ercolanianus*), ostreidos (*Neopycnodonte cochlear*), cirrípedos, etc. a lo largo la pendiente del paleorelieve, y a la que también están asociados pectínidos como *Manupecten pesfelis* y *Chlamys multistriata*, corales coloniales (*Cladocora* sp.), cirrípedos (pyrgomátidos, *Balanus trigonus*) y equínidos irregulares;

c) Una unidad compleja de arcillas azules de 65 m de potencia, formada por arcillitas y areniscas (Unidad Campredó) con bioturbación en su parte basal arenosa, moluscos marinos y continentales (melanópsidos y potámidos) entre otros invertebrados en el término medio arcilloso, y moluscos, equinodermos, restos vegetales y bioturbación en las arenas a su techo; y

d) Una unidad carbonática de origen lacustre-palustre en su parte superior, con trazas de raíces y girogonitos de caráceas y micromamíferos que le asignan una edad Rusciniense (Agustí *et al.*, 1983; Agustí, 1985).

La serie en la cuenca finaliza con un nivel de conglomerados continentales rojos, de edad Plioceno superior.

El material estudiado en esta cuenca fue recolectado en un banco discontinuo de *Neopycnodonte cochlear*, de 2 m de potencia máxima, que se mantiene adherido a un paleoislole plioceno rodeado a su vez por arcillas marinas azuladas (unidad c, o unidad Campredó, antes definida).

#### 4.2.4. Cuencas de Águilas y Cope

A lo largo de la costa murciana y delimitadas por los relieves del Arco de Águilas (Cordillera Bética) se distribuyen diversas pequeñas cuencas contemporáneas, entre las que destacan la de Águilas y la de Cope, situadas al SO y NE respectivamente de la localidad de Águilas (Montenat, 1973; Montenat *et al.*, 1978; Bardají *et al.*, 1999).

Ambas cuencas presentan secuencias sedimentarias transgresivas de plataforma somera, en cuya zona menos profunda se formaron calcarenitas, mientras que las facies más profundas están representadas por arcillas, limos y arenas finas. En todos estos niveles destaca la presencia de fósiles de invertebrados marinos (anélidos, artrópodos, moluscos, briozoos, braquiópodos, equinodermos) (Brébion *et al.* 1978) así como de

trazas de bioturbación y de bioerosión.

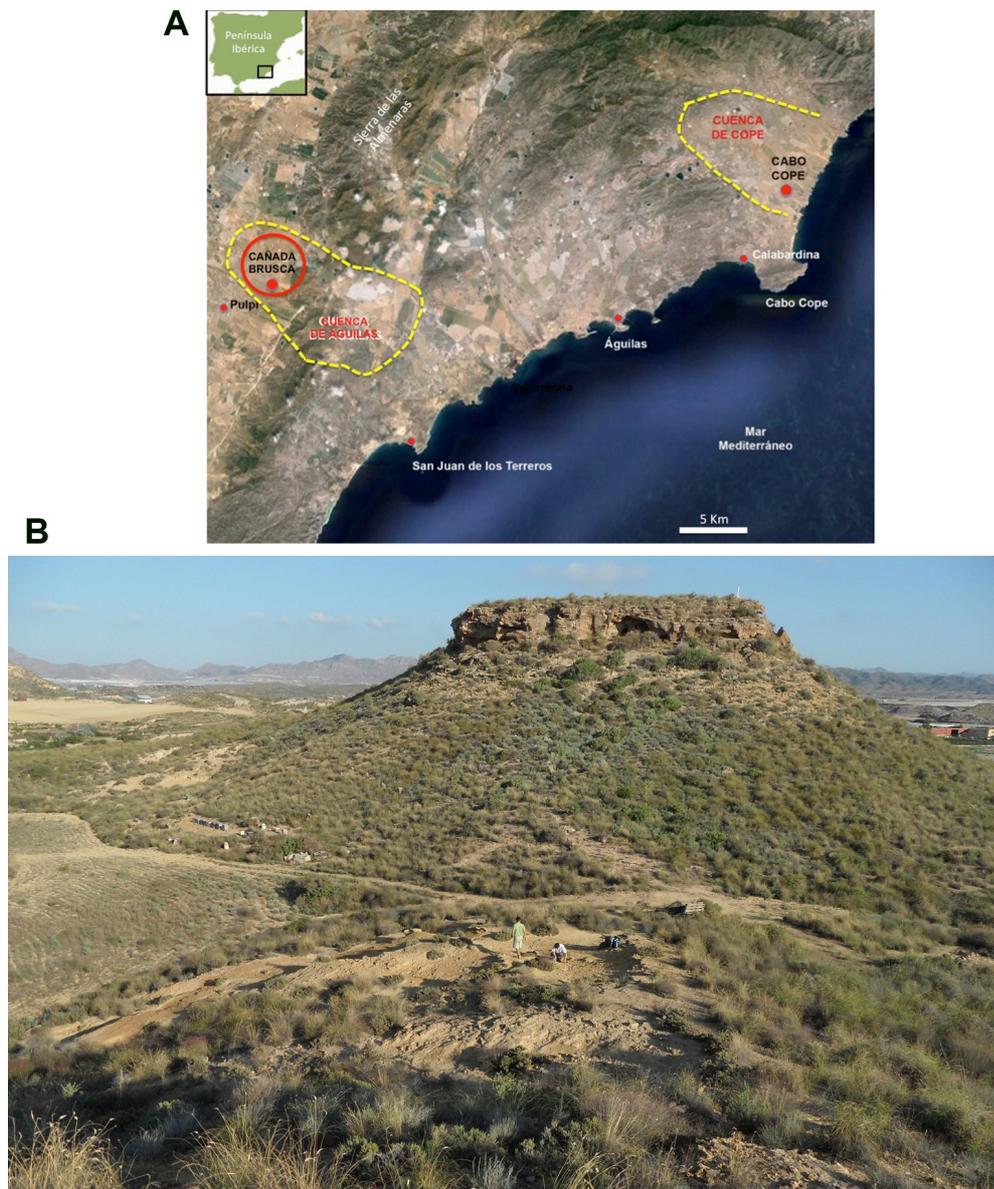


Fig. 4.8. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en las cuencas de Cope y Águilas (Murcia) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth).; B) Vista general del yacimiento de Cañada Brusca (cuena de Águilas).

En el área de Cañada Brusca (cuena de Águilas) (Fig. 4.8) resalta un nivel basal de unos 1,5 m de potencia constituido en gran parte por acumulaciones esqueléticas multiepisódicas de invertebrados que oscilan desde dispersas hasta densamente empaquetadas, en las que claramente dominan las conchas del braquiópodo *Terebratula calabra* Seguenza, 1871. La presencia en estos sedimentos del foraminífero planctónico *Globorotalia puncticulata* indica una edad Plioceno inferior alto.

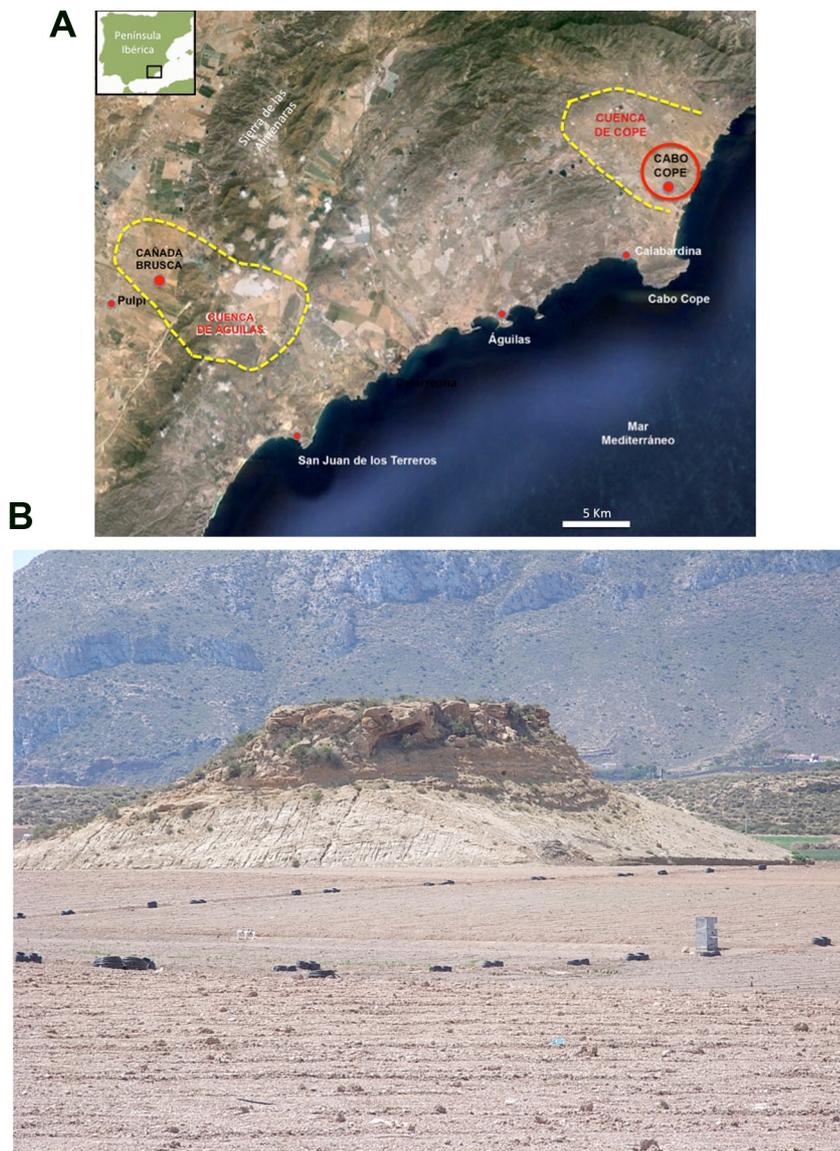


Fig. 4.9. A) Situación geográfica de los yacimientos considerados en las cuencas de Cope y Águilas (Murcia) (En amarillo se señalan los límites aproximados de las cuencas pliocenas) (mapa modificado a partir de Google Earth).; B) Vista general del yacimiento de Cabo Cope II (cuenca de Cope).

El yacimiento de Cabo Cope (cuenca de Cope) (Fig. 4.9) es un relieve residual (30 m de altura) de la plataforma lutítica instalada durante el Plioceno temprano en la cuenca de Cope. La identificación del foraminífero planctónico *Globorotalia margaritae* en estos sedimentos indica una edad Plioceno inferior. En el tramo medio del cerro abundan niveles de acumulación centimétricos con fósiles de diversos grupos de invertebrados, resaltando los pectínidos y, entre ellos, *Aequipecten scabrella*.

### 4.3. Macrobioerosión en esqueletos de invertebrados de las cuencas estudiadas

#### 4.3.1. Cuenca del Alt Empordà

Entre todas las consideradas, es en esta cuenca donde se han estudiado con mayor intensidad los procesos de macrobioerosión sobre conchas y sustrato rocoso (Martinell, 1982a,b,c; Martinell *et al.*, 1982; Hoffman & Martinell, 1984; Martinell & Domènech, 1986, 1987, 1995, 2009; Gibert *et al.*, 1998).

Por lo que se refiere a los dos yacimientos analizados en esta memoria, Martinell & Domènech (1986) estudiaron las perforaciones sobre conchas de *Neopycnodonte cochlear* de Prat d'En Cervera (Vilacolum), identificando los siguientes taxones, producidos por invertebrados: *Entobia* isp., *Caulostrepsis taeniola* (\*), *Maeandropolydora sulcans*, *Oichnus simplex* (\*), *Podichnus centrifugalis*, *Finichnus* (=Leptichnus) *peristoma* y *Gnatichnus pentax* (con \* se señalan los taxones más abundantes) (Fig. 4.10).

Por otra parte, en el yacimiento de Els Olivets identificaron *Circolites kotoncensis* y *Gastrochaenolites* isp. en el sustrato rocoso eoceno; *Entobia* isp., *Caulostrepsis taeniola* (\*), *Oichnus paraboloides*, *Gastrochaenolites* isp., *Podichnus centrifugalis* (\*), *Finichnus* (=Leptichnus) *peristoma*, *Pinaceocladichnus* isp., *Pennatichnus* isp. y *Gnatichnus pentax* (\*) en las conchas de bivalvos epibentónicos (*Ostrea lamellosa*, *Pecten benedictus* y *Aequipecten scabrella*) y braquiópodos (*Terebratula terebratula*) de las arenas suprayacentes; y *Entobia* isp. (\*), *Caulostrepsis taeniola*, *Maeandropolydora sulcans*, *Gastrochaenolites lapidicus* (\*), *G. torpedo*, *Centrichnus eccentricus* (sobre *Hinnites ercolanianus* incrustados), en los conglomerados (con \* se señalan los taxones más abundantes) (Fig. 4.10). En este yacimiento, el estudio de la macrobioerosión contribuyó a identificar una pulsación transgresiva durante la regresión general que tuvo lugar durante el Plioceno inferior, y que no se había detectada con anterioridad en la cuenca (Martinell & Domènech, 1986).

Tanto en estos dos yacimientos como en otros puntos de la cuenca se han podido también estudiar los procesos bioerosivos ligados a las costas rocosas, tal como se ha comentado en el caso de Els Olivets (Martinell & Domènech, 1995; Gibert *et al.*, 1998).

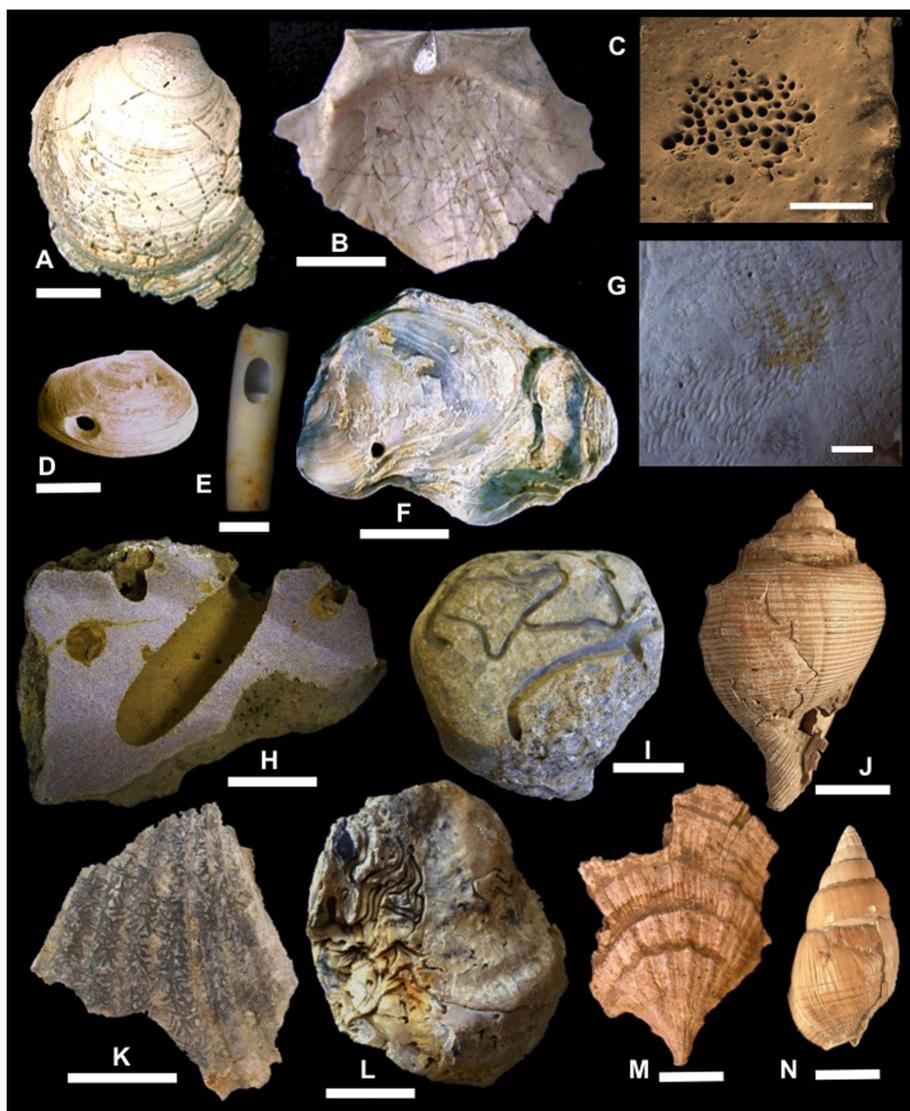


Fig. 4.10. Algunos ejemplos de macrobioerosión en sustrato esquelético y lítico procedente de las cuencas del Alt Empordà (AE), Baix Llobregat (BL) y Baix Ebre (BE): A) *Entobia* isp. en una valva de venérido, AE; B) *Terebripora* en una valva de pectínido BL; C) *Podichnus centrifugalis* en una valva de ostra, Els Olivets, AE; D) *Oichnus paraboloides* en *Corbula gibba*, Cementiri de Siurana, AE; E) *Oichnus ovalis* en tubo del poliqueto *Ditrupa arietina*, Cementiri de Siurana, AE; F) *Oichnus simplex* en una valva de *Neopycondonte cochlear*, Prat d'En Cervera, AE; G) *Radulichnus inopinatus*, en una valva de ostra, Els Olivets, AE; H) *Gastrochaenolites torpedo* en un canto calcáreo, Els Olivets, AE; I) *Maeandropolydora sulcans* en un canto calcáreo, Els Olivets, AE; J) Rotura por fauna carcínica, reparada, en *Galeodea echinophora*, Cementiri de Siurana, AE; K) *Gnatichnus pentax* sobre un fragmento de pectínido, Els Olivets, AE; L) *Caulostrepsis taeniola*, sobre una valva de ostra, Els Olivets, AE; M) *Sulcichnus*, en el coral solitario *Flabellum*, Vila-robau, AE; N) Rotura por fauna carcínica, reparada, en *Nassarius elatus*, Cementiri de Siurana, AE. Escala gráfica: A-B,F,H-L=2 cm; D,N-M=0,5 cm; E,C=1 mm; G =250  $\mu$ m.

#### 4.3.2. Cuenca del Baix Llobregat

Si bien los procesos macrobioerosivos (Fig. 4.10) en esta cuenca son conocidos y están bien documentados en colecciones paleontológicas, hay poca información publicada acerca de ellos. Referente a la bioerosión en costas rocosas, se puede

consultar Gibert *et al.* (1998; 2012). En cuánto a bioerosión en sustrato esquelético, Martinell *et al.* (1982) analizaron las trazas de depredación producidas por crustáceos decápodos sobre conchas de moluscos (gasterópodos y bivalvos) y Martinell & Marquina (1980) estudiaron la depredación sobre gasterópodos del yacimiento de Molins de Rei.

#### 4.3.3. Cuenca del Baix Ebre

Los procesos bioerosivos en la cuenca del Baix Ebre son conocidos a partir de los años 90 del siglo pasado, básicamente sobre la paleocosta rocosa y en los conglomerados (Martinell & Domènech, 1995; Gibert & Martinell, 1996). La macrobioerosión más evidente afecta la pendiente del paleoislo que aflora en la zona, con *Gastrochaenolites torpedo*, *Entobia* isp. e *Iramena*. Igualmente, los cantos de los conglomerados basales alojan una importante cantidad de macrotrazas, como *Entobia* isp., *Gastrochaenolites torpedo*, *Trypanites weisei*, *Maeandropolydora sulcans*, *Caulostrepsis taeniola* y trazas de erosión por la actividad de gasterópodos herbívoros.

Las conchas de *Neopycnodonte cochlear* prácticamente presentan superficies prístinas, sin evidencias de macrobioerosión.

#### 4.3.4. Cuencas de Cope y Águilas

La macrobioerosión en estas cuencas se encuentra aún al inicio de su estudio; por el momento sólo se ha publicado un artículo al respecto (Martinell *et al.*, 2012) relativo a las trazas de bioerosión identificadas en esqueletos del poliqueto *Ditrupa arietina*. En cualquier caso, cabe comentar que la bioerosión en el yacimiento de Cabo Cope es escasa y poco diversa (*Entobia* isp., *Oichnus ovalis*, *O. simplex*) (Fig. 4.11), mientras que en Cañada Brusca aumenta la diversidad taxonómica (*Entobia* isp., *Maeandropolydora sulcans*, *Renichnus* isp., *Centrichnus concentricus*, *Oichnus simplex*, *Podichnus centrifugalis*, *Gnatichnus pentax*), si bien con abundancia moderada (R. Domènech y J. Martinell, com. pers.).

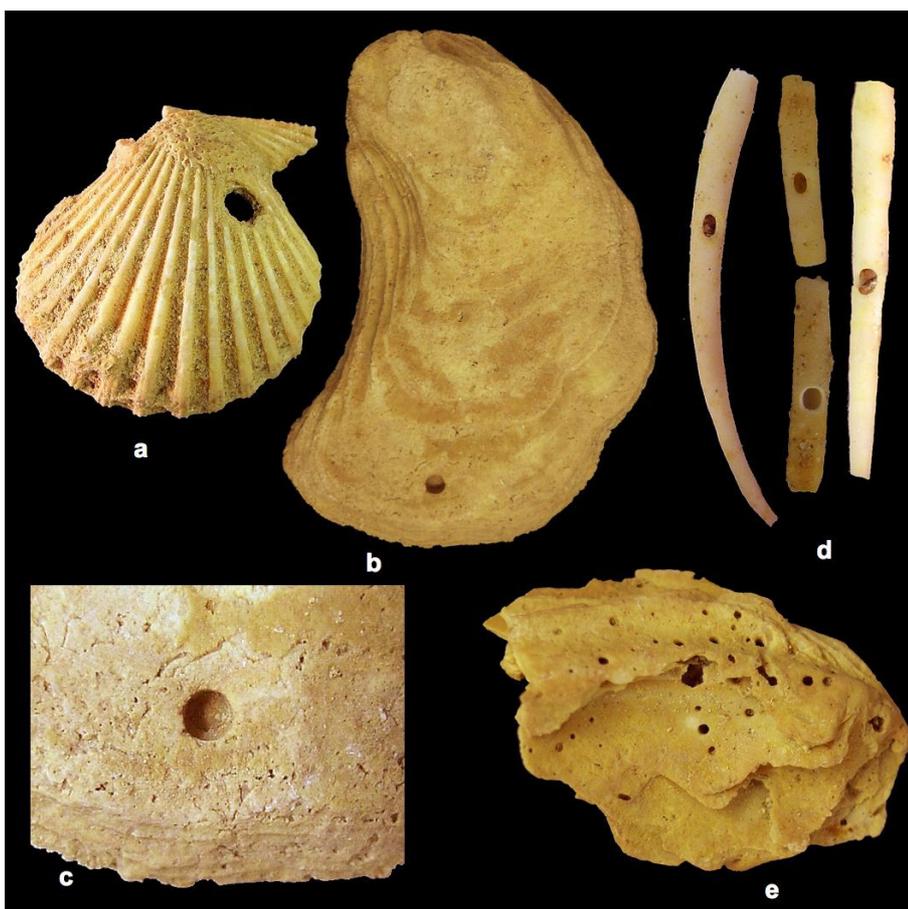


Fig. 4.11. Trazas de macrobioerosión sobre esqueletos fósiles de la sucesión pliocena de Cabo Cope: a) *Oichnus simplex* en una valva derecha de *A. scabrella*. b) *O. simplex* en una valva derecha de *Ostrea lamellosa*. c) Detalle de b. d) *O. simplex* en esqueletos de *D. cornea*. e) *Entobia* isp. en un fragmento de valva de *O. lamellosa*.

## 4.5. Material estudiado

### 4.5.1. Introducción

Las microperforaciones han sido analizadas en todos los casos en conchas de taxones epibentónicos (ostras, pectínidos y braquiópodos) recolectados en las distintas cuencas. En el caso de los bivalvos, la elección del grupo se basa en su abundancia y su presencia recurrente en todas las cuencas. Los braquiópodos son especialmente característicos en algunos yacimientos del Alt Empordà y de Àguilas, y su condición de epibentónicos también les convierte en buen material para este estudio. A continuación se comentan las principales características de las especies cuyas conchas sirvieron de sustrato para los perforantes. Cuando es relevante para el análisis de la microbioerosión, se proporciona también información sobre sus rasgos tafonómicos en los yacimientos considerados.

Las muestras han sido tratadas en laboratorio siguiendo los procedimientos estándar,

y observadas, medidas y fotografiadas mediante microscopio electrónico de barrido, tal como se expone en el apartado de Metodología.

#### 4.5.2. *Aequipecten scabrella* (Fig. 4.12A)

*Aequipecten scabrella* es un bivalvo del grupo de los pectínidos de dimensiones medianas, muy frecuente y localmente abundante en los yacimientos neógenos del Mediterráneo. Se trata de una especie epibentónica suspensívora cuyos miembros presentaban forma de vida sésil por lo menos durante su fase juvenil.

*A. scabrella* ha sido objeto de mucha discusión y comparaciones debido a su alta plasticidad fenotípica, que ha llevado a conocerla bajo distintos nombres específicos (*scabrella*, *bollenensis*, *sub-bollenensis*, *seniensis*, entre otros) y a la nominación de numerosas variedades.

Su distribución estratigráfica comprende desde el Mioceno al Pleistoceno, siendo desconocida en los mares actuales. Se ha identificado en los depósitos de estas edades a lo largo de toda la costa perimediterránea y mares próximos (Marruecos, Túnez, Argelia, Libia, Turquía, Egipto, Siria, Portugal, Holanda, Bélgica, Polonia, Austria, Hungría, Inglaterra, Italia, Francia, España, Mar del Norte) (Lozano-Francisco, 1997).

Para este estudio se ha utilizado valvas de *A. scabrella* procedentes de los yacimientos: a) Vila-robau (Alt Empordà); b) Els Olivets (Alt Empordà); y c) Cabo Cope (Cope, Murcia). En todos los casos, los ejemplares proceden de arcillas arenosas amarillas.

#### 4.5.3. *Terebratula calabra* (Fig. 4.12B)

*Terebratula calabra* es un braquiópodo terebratúlido de la clase Rhynchonellata caracterizado por su concha ovalada y biconvexa, con pliegues longitudinales más o menos marcados.

El género *Terebratula* comprende una serie de especies cuyas complejas relaciones, descripciones y validez han sido abordadas por distintos autores (por ejemplo, García-Ramos, 2006; Ruggiero *et al.*, 2008). Entre ellas, se ha nominado *T. terebratula*, *T. scillae*, *T. ampulla*, *T. maugerii*, *T. sinuosa* o *T. calabra* por ejemplo. Sin embargo, no se ha llegado a un consenso en las sinonimias entre los especialistas.

Para este estudio se ha utilizado valvas de *T. calabra* procedentes de la coquina de

braquiópodos del yacimiento de Cañada Brusca (Águilas, Murcia).

#### 4.5.4. *Megerlia truncata* (4.12C)

*Megerlia truncata* es otro braquiópodo terebratulido de la clase Rhynchonellata, cuya concha presenta un perfil subcircular alado, con valvas ligeramente convexas y ornamentadas con suaves costillas y cordones irregulares. Aparece en el Mioceno y llega a la actualidad. Se ha citado en diversas localidades del Neógeno peri-mediterráneo como Polonia, Italia, Ucrania, Austria, Hungría y España. Actualmente habita en una amplia zona que comprende el Mediterráneo y los Océanos Atlántico, Índico y Pacífico y se la encuentra entre 100 y 1.100 m de profundidad. Martinell & Domènech (1986) ya resaltan que estos datos batimétricos actuales no concuerdan con los del registro fósil, donde esta especie aparece en sedimentos mucho más litorales.

Para este estudio se ha utilizado valvas de *M. truncata* procedentes del yacimiento de Prat d'En Cervera (Vilacolum, Alt Empordà), donde aparecen formado parte de una bolsa de arcillas arenosas rica en braquiópodos, de una potencia de 0,5 m. Los braquiópodos de este nivel se caracterizan por sus pequeñas dimensiones (< 1,5 cm) y por aparecer a menudo con las valvas cerradas y vacías en su interior (Encinas & Martinell, 1992).

#### 4.5.5. *Ostrea lamellosa* (Figs. 4.12D-E)

*Ostrea lamellosa* es un bivalvo ostreoideo de la familia Ostreidae que se caracteriza por su perfil entre ovalado y redondeado, lamelas concéntricas más o menos acusadas e irregulares, la valva inferior (izquierda) mayor y más convexa que la superior (derecha), casi plana. Como todos los representantes de su orden, se trata de una especie epibentónica suspensívora sésil cementante de fenotipo muy plástico que se adapta al medio en el que vive. Esto ha condicionado su correcta nominación e identificación. No todos los autores aceptan que sea una especie distinta a la actual *O. edulis* y, por ejemplo, bases de datos como WoRMS (World Register of Marine Species) no la acepta y la sinonimiza a la forma actual. Como *O. lamellosa* ha sido citada desde el Mioceno hasta el Cuaternario en las cuencas marinas peri-mediterráneas.

Para este estudio se ha utilizado valvas de *O. lamellosa* procedentes de las arenas amarillas del yacimiento de Els Olivets (Vilacolum, Alt Empordà).

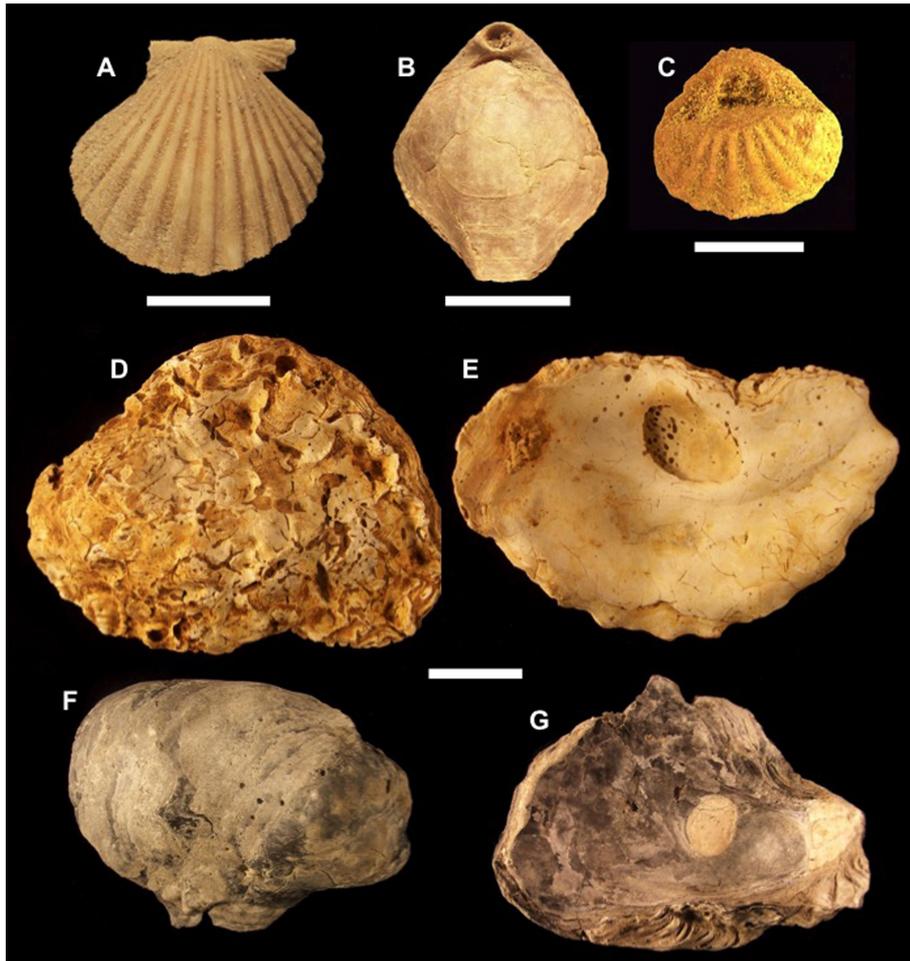


Fig. 4.12. Ejemplares de conchas de los distintos invertebrados analizados: A) *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Alt Empordà; B) *Terebratulina calabra*, Cañada Brusca, Àguilas; C) *Megerlia truncata*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà; D-E) *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Alt Empordà; F-G) *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre. Escalas gráficas: C: 1 cm, resto: 2 cm.

#### 4.5.6. *Neopycnodonte cochlear* (Figs. 4.12F-G)

*Neopycnodonte cochlear* es igualmente un bivalvo ostreoideo, en este caso de la familia Gryphaeidae, con registro fósil desde el Mioceno. Se trata de una especie epibentónica sésil, de hábito alimentario suspensívoro, que se halla generalmente a profundidades entre 20 y 1.500 m, con preferencia más allá de los 90 m (Wisshak *et al.*, 2009; Van Rooij *et al.*, 2010), sólidamente fijada a substratos duros (Videt, 2003). En ocasiones coloniza aguas más someras, en especial grietas y cuevas (Arko-Pijevac *et al.*, 2001; Hrs-Brenko & Legac, 2006). Su registro fósil, sin embargo, indica que hasta por lo menos el Plioceno formaba grandes biohermos en aguas someras, cerca de la costa. En la actualidad habita las aguas del Océano Atlántico Norte, Mar del Norte, Mar Mediterráneo y Mar Rojo, aunque también ha sido citado en Angola (Océano Atlántico Sur); Madagascar, Mozambique e Índia (Océano Índico) y en las Filipinas, China y

Japón (Océano Pacífico).

Para este estudio se ha utilizado valvas de *N. cochlear* procedentes de los yacimientos: a) Prat d'En Cervera (Vilacolum, Alt Empordà), b) El Papiol y Pedrera Ana (Baix Llobregat), y c) Sant Onofre (Baix Ebre). En el primer caso, los ejemplares proceden de una coquina de 1,5 m de potencia situada a techo de la serie estratigráfica pliocena. Los ejemplares de El Papiol y Pedrera Ana se recolectaron en las arcillas azules a muro de la serie marina aflorante. Los de Sant Onofre formaban parte de un banco discontinuo de dimensiones métricas constituido por densas concentraciones de individuos, fijados en bloques calcáreos en la base del talud del pequeño paleorelieve submarino plioceno.

#### **4.6. Resultados icnotaxonómicos para las distintas cuencas**

En este apartado se detallan las muestras estudiadas y se proporcionan los resultados de la identificación de las microperforaciones. Los taxones identificados en las distintas cuencas se hallan listados en la Tabla 4.1, donde se ordenan por cuencas-localidades-huéspedes y se señala su abundancia relativa.

##### *4.6.1. Cuenca del Alt Empordà*

Se ha estudiado material procedente de tres yacimientos del Alt Empordà: Prat d'En Cervera (Vilacolum) (*Neopycnodonte cochlear* y *Megerlia truncata*), Vila-robau (*Aequipecten scabrella*) y Els Olivets (*A. scabrella* y *Ostrea lamellosa*). La microbioerosión en *Neopycnodonte cochlear* del yacimiento de Prat d'En Cervera ha sido objeto de una publicación (Molinu *et al.*, 2015) y aquí se ofrece sólo un resumen del trabajo realizado. En el yacimiento de Vilacolum el grado de erosión es alto, del nivel 3; en Vila-robau el grado de erosión es bajo, en el nivel 1; en Els Olivets el grado de erosión es medio, en el nivel 2.

Huéspedes y Localidades

Icnotaxones	Alt Empordà				B.Llob.				B.E.		Murcia		Tipo	Productor Actual
	NV	MV	AO	OO	AV	NP	NA	NS	AC	TC				
Fotoautótrofos	x			x		x							Cyanobacteria	<i>Plectonema terebrans</i> Bornet & Flahault, 1889
	x				x								Cyanobacteria	<i>Hyella caespitosa</i> Bornet & Flahault, 1889
													Cyanobacteria	<i>Hyella gigas</i> Lukas & Golubic, 1983
													Cyanobacteria	<i>Cyanosaccus piriformis</i> Lukas & Golubic, 1981
											xxxx		Cyanobacteria ?	desconocido
													Chlorophyta	<i>Ostreobium quekettii</i> Bornet & Flahault, 1889
	xx											x	Chlorophyta	<i>Phaeophila dendroides</i> (Crouan) Batters, 1902
	x												Chlorophyta	<i>Eugomontia sacculata</i> Kommann, 1960
	x												Chlorophyta	<i>Gomontia polytriza</i> (Lagerheim) Bornet & Flahault, 1888
	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxxx	xxx	xx	xxx				Fungi	<i>Dodgella priscus</i> Zebrowski, 1937
	x		xx										desconocido	desconocido
	x												Fungi	género <i>Phytophthora</i>
	x						xxx						Fungi	<i>Dodgella radicans</i> Zebrowski, 1937
	xx						x						Fungi	<i>Conchyliastrum</i> Zebrowski, 1937
	x						x						Fungi	<i>Gomontia polytriza</i> (Lagerheim) Bornet & Flahault, 1888
	x						x						Fungi	<i>Schizochytrium</i> (+)
	x												Foraminifera	<i>Globodendrina monile</i> Plewes et al., 1996
	x												Porifera	microesponja
	x												Porifera	microesponja
													Bryozoa	<i>Penetrantia</i> Silén, 1946
	xxxx	xxx	xxx	x	xx	xxxx	xx	xxxx	xxx	xxx			desconocido	desconocido
													desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
	x												desconocido	desconocido
Heterótrofos													desconocido	desconocido

Tabla 4.1. Listado de los microicnotaxones identificados, con indicación de su abundancia relativa por localidades y especies de bivalvos, y posibles productores actuales. *Abreviaturas*: NV = *N. cochlear*, Prat d'En Cervera (Vilacolum); MV = *M. truncata*, Prat d'En Cervera (Vilacolum); AO = *O. lamellosa*, Els Olivets; AV = *A. scabrella*, Vila-robau; NP = *N. cochlear*, El Papiol, NA = *N. cochlear*, Pedrera Ana; NS = *N. cochlear*, Sant Onofre; AC = *A. scabrella*, Cabo Cope; TC = *T. calabra*, Cañada Brusca.  *Símbolos*: 0: ausente; x: muy raro; xx: raro; xxx: común; xxxx: abundante. Más (+) indica que este género clásicamente se ha atribuido a la actividad de hongos, pero algunos autores lo consideran causado por una microalga heterótrofa (p.e., Raghukumar, 2002).

Prat d'En Cervera (Vilacolum)

*Neopycnodonte cochlear* (Fig. 4.13): Las valvas de esta ostra pliocena constituyen más del 95% de los fósiles esqueléticos del nivel superior del yacimiento de Prat d'En Cervera (Vilacolum). Se estudiaron 92 muestras tomadas en 32 valvas de *N. cochlear* (Molinu *et al.*, 2015).

Se ha identificado un total de 26 microicnotaxones, atribuidos a cianobacterias (5, de cuales 1 dudoso), clorofitas (4), hongos (6), foraminíferos (1), microesponjas (2), briozoos (1), y otros productores desconocidos (7) (Fig. 4.14). Las principales perforaciones por abundancia son *Saccomorpha clava*, *Orthogonum lineare*, *Rhopalia catenata* y *Polyactina araneola*. Entre las perforaciones de autótrofos, cabe resaltar también la relativa abundancia de *Ichnoreticulina elegans*. Los procesos tafonómicos (corrosión, etc.) afectaron la superficie de las conchas haciendo que las identificaciones de las trazas no hayan resultado fáciles. Esta alteración también ha dificultado la obtención de buenas imágenes.

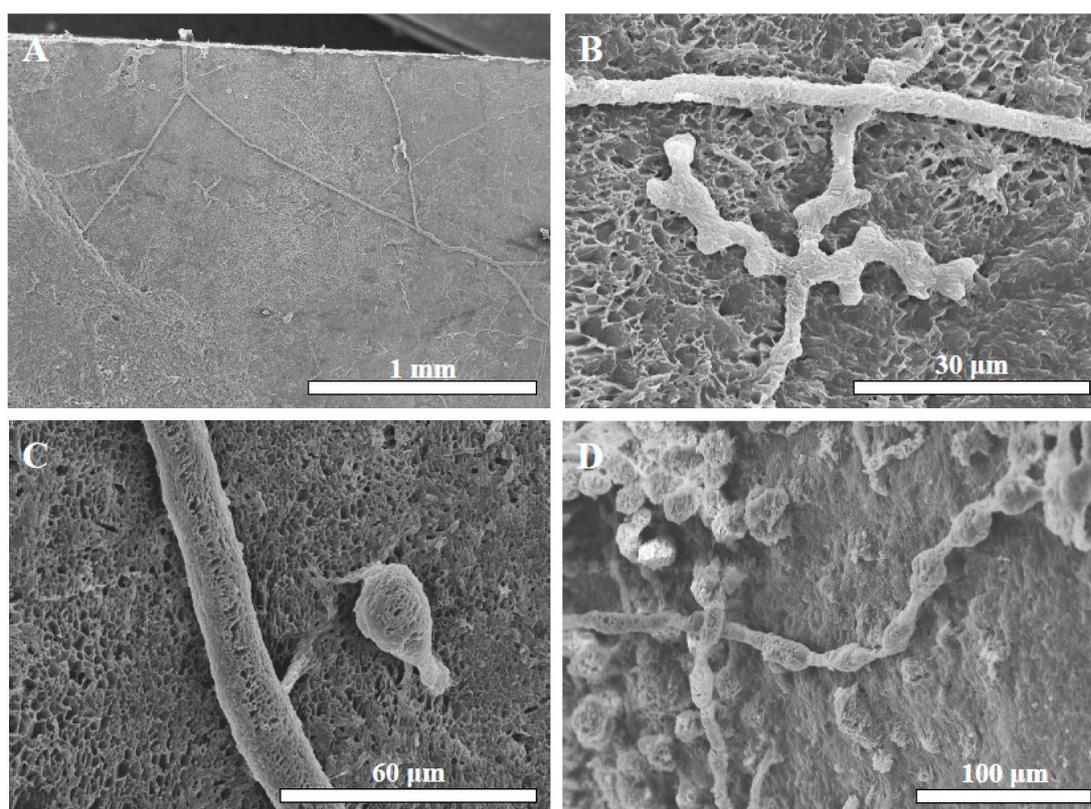


Fig. 4.13. Microbioerosión en *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum (Alt Empordà): A) *Orthogonum lineare*; B) *Ichnoreticulina elegans*; C) *Saccomorpha clava*; D) *Rhopalia catenata*.

*Megerlia truncata* (Fig. 4.15): Se ha analizado 47 muestras tomadas a 17 valvas de este braquiópodo. En ellas se ha identificado 6 icnoespecies de microperforantes, atribuidas a cianobacterias (1), clorofitas (2), hongos (1) y productores desconocidos (2) (Fig. 4.14). *Saccomorpha clava* y *Orthogonum lineare* son las trazas más conspicuas en *M. truncata*, mientras que *Ichnoreticulina elegans* aparece de manera esporádica. Resalta el hecho de que, aún habiendo una diversidad baja, el 50% de las icnoespecies identificadas corresponden a perforaciones de fotoautótrofos.

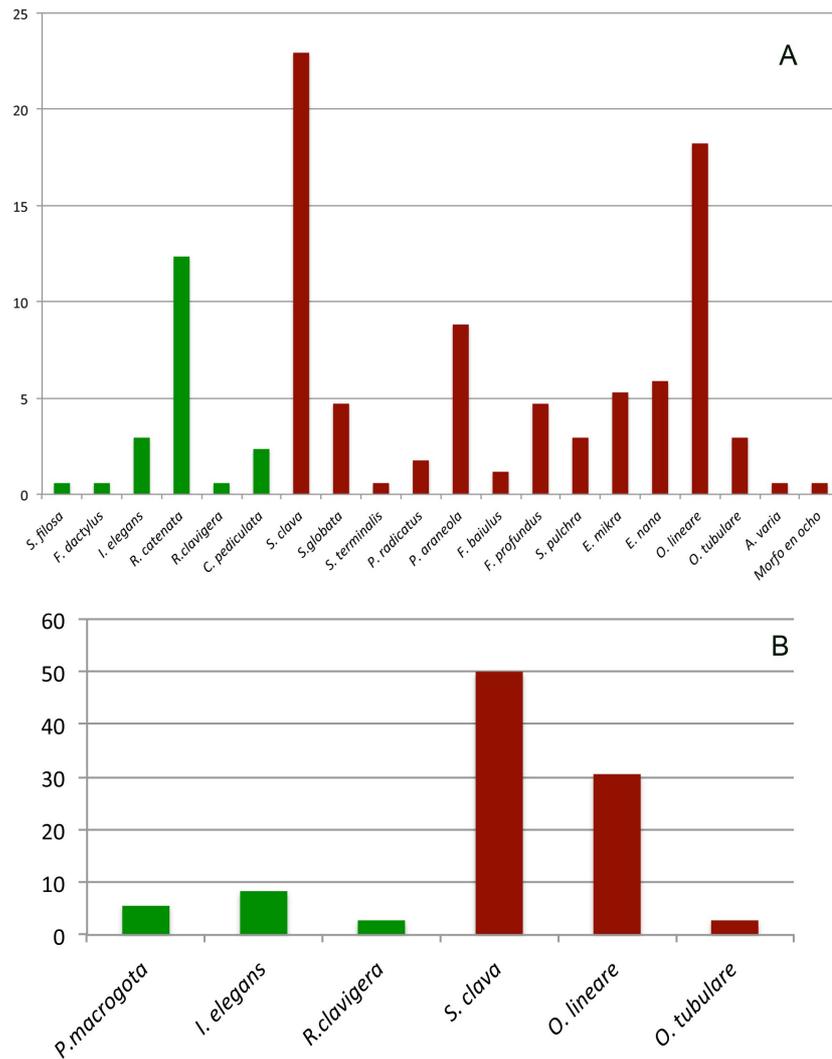


Fig. 4.14. Icnospecies identificadas en fósiles de Prat d'En Cervera, Vilacolum (Alt Empordà) representadas por sus porcentajes de muestras para cada especie: A) *Neopycnodonte cochlear*; B) *Megerlia truncata* (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

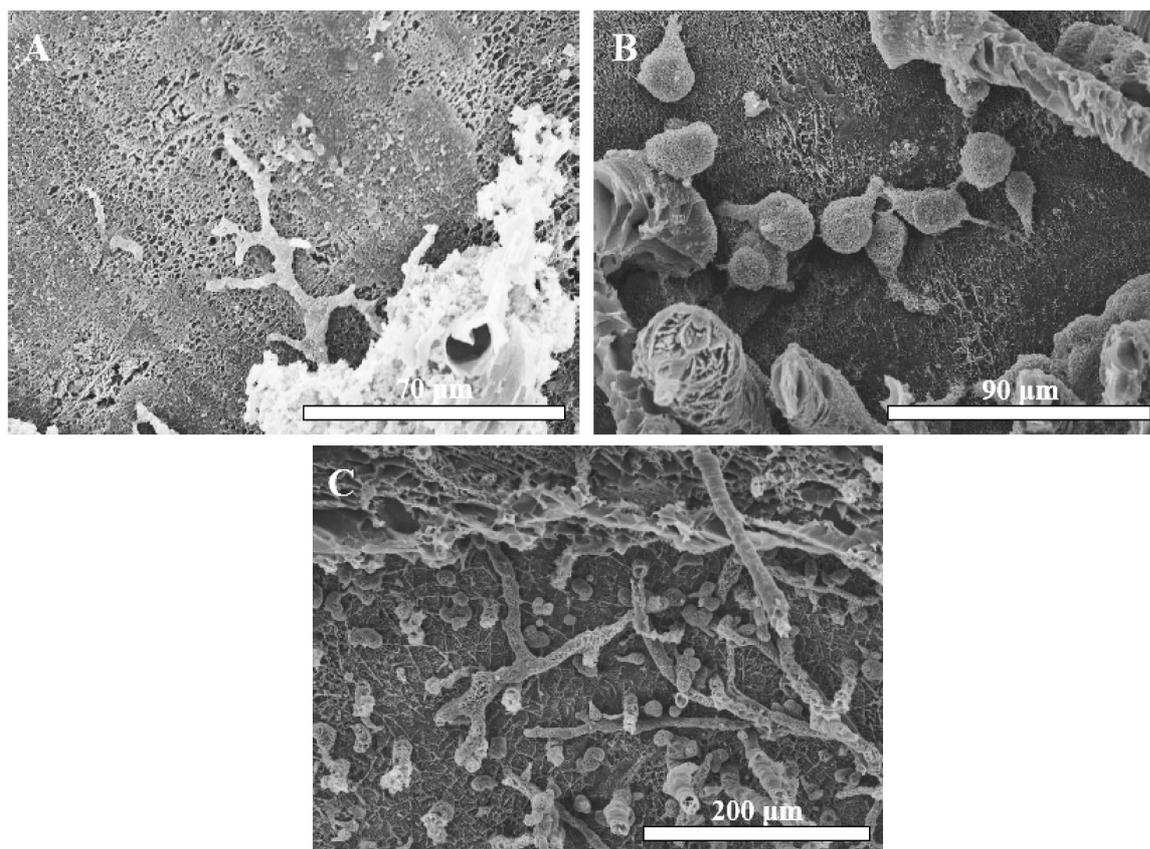


Fig. 4.15. Microbioerosión en *Megerlia truncata*, Prat d'En Cervera, Vilacolum (Alt Empordà): A) Algunos pocos especímenes de *Ichnoreticulina elegans*; B) *Saccomorpha clava*; C) *Orthogonum lineare*.

### Vila-robau

*Aequipecten scabrella* (Fig. 4.16): Se ha estudiado 8 muestras obtenidas a partir de 3 valvas de este pectínido. Se ha identificado 9 icnoespecies producidas por cianobacterias (1), clorofitas (1), hongos (5) y de origen desconocido (2) (Fig. 4.19). La perforación más abundante ha resultado ser *Saccomorpha clava*, que está presente en más del 45% de las muestras analizadas, seguida de *Polyactina araneola*, también de origen fúngico.

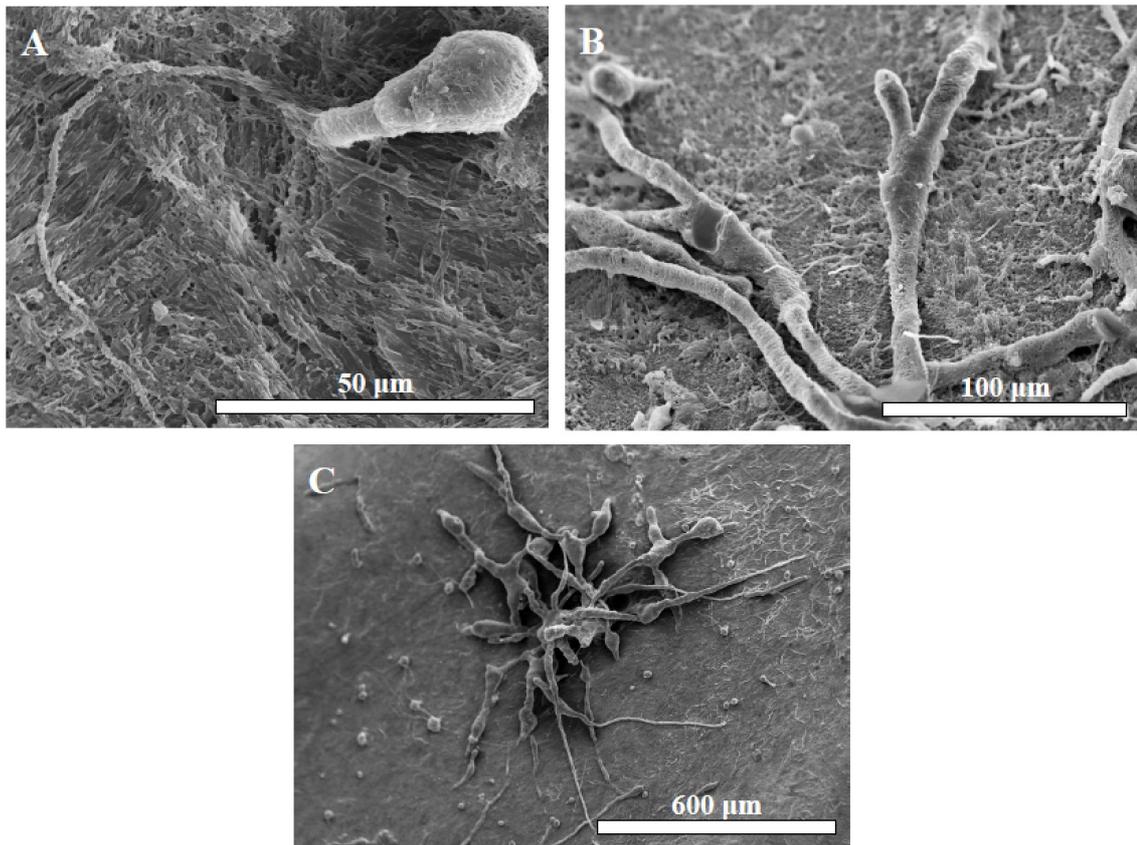


Fig. 4.16. Microbioerosión en *Aequipecten scabrella*, Vila-robau (Alt Empordà): A) *Saccomorpha clava*; B) Detalle de un ejemplar del morfo dendroide; C) *Polyactina araneola* y morfo dendroide.

### Els Olivets

*Aequipecten scabrella* (Fig. 4.17): Este pectínido es abundante en el nivel superior arenoso del yacimiento, si bien sus atributos tafonómicos (alteración superficial de las valvas, principalmente) ha dificultado la obtención de buenas muestras. Se han podido estudiar 20 de ellas, procedentes de 7 valvas. Se ha identificado 8 icnoespecies, atribuidas a la actividad de cianobacterias (2), clorófitas (2), hongos (1), y a productores heterótrofos desconocidos (2) (Fig. 4.19). Las trazas muestran un nivel bajo de preservación, lo que ha dificultado su identificación. Las dos más abundantes han resultado ser *Ichnoreticulina elegans* y *Saccomorpha clava*, con una presencia también importante de *S. globata*.

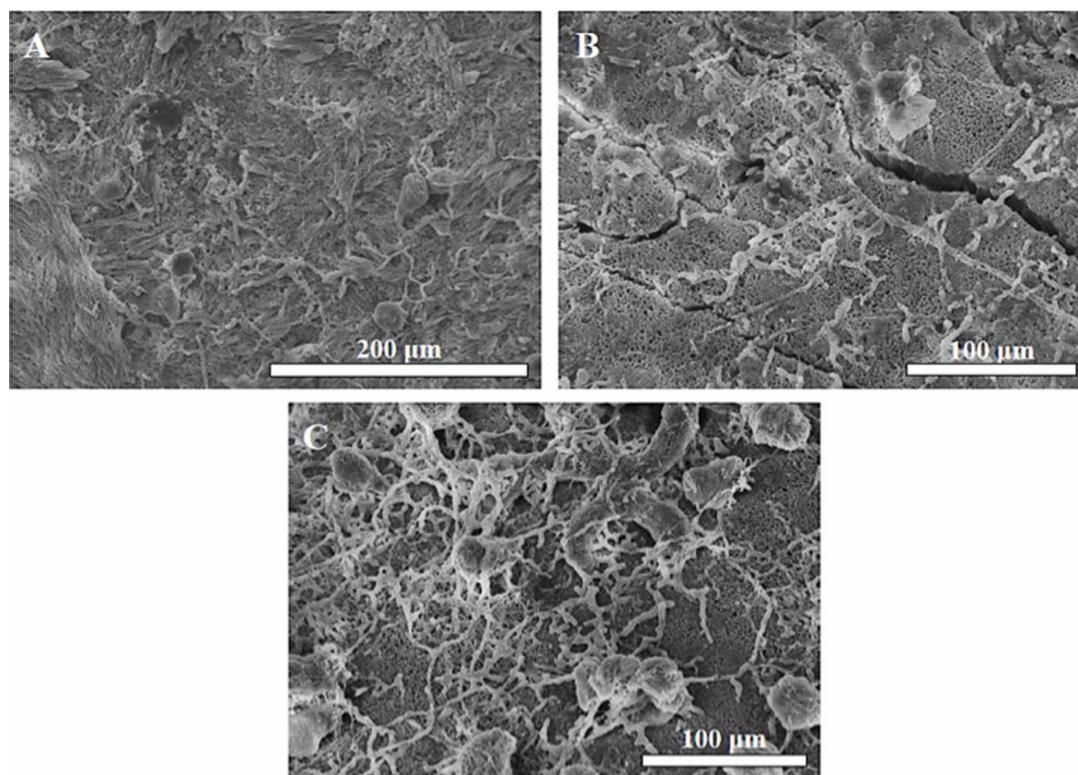


Fig. 4.17. Microbioerosión en *Aequipecten scabrella*, Els Olivets (Alt Empordà): A-C) Distintos ejemplares de *Ichnoreticulina elegans*.

*Ostrea lamellosa* (Fig. 4.18): Se han estudiado 44 muestras tomadas a 14 valvas de *O. lamellosa*. Las conchas proceden de un nivel de arenas medias poco cementadas, de unos 2 m de potencia, que se sobreponen a unos conglomerados litorales con incrustantes y perforaciones abundantes. Las valvas de las ostras muestran un alto grado de macrobioerosión y de abrasión, lo que ha dificultado la obtención de buenos ejemplares. Debido a estas afectaciones, la preservación de las microperforaciones es regular en este material por lo que las identificaciones no siempre resultas seguras.

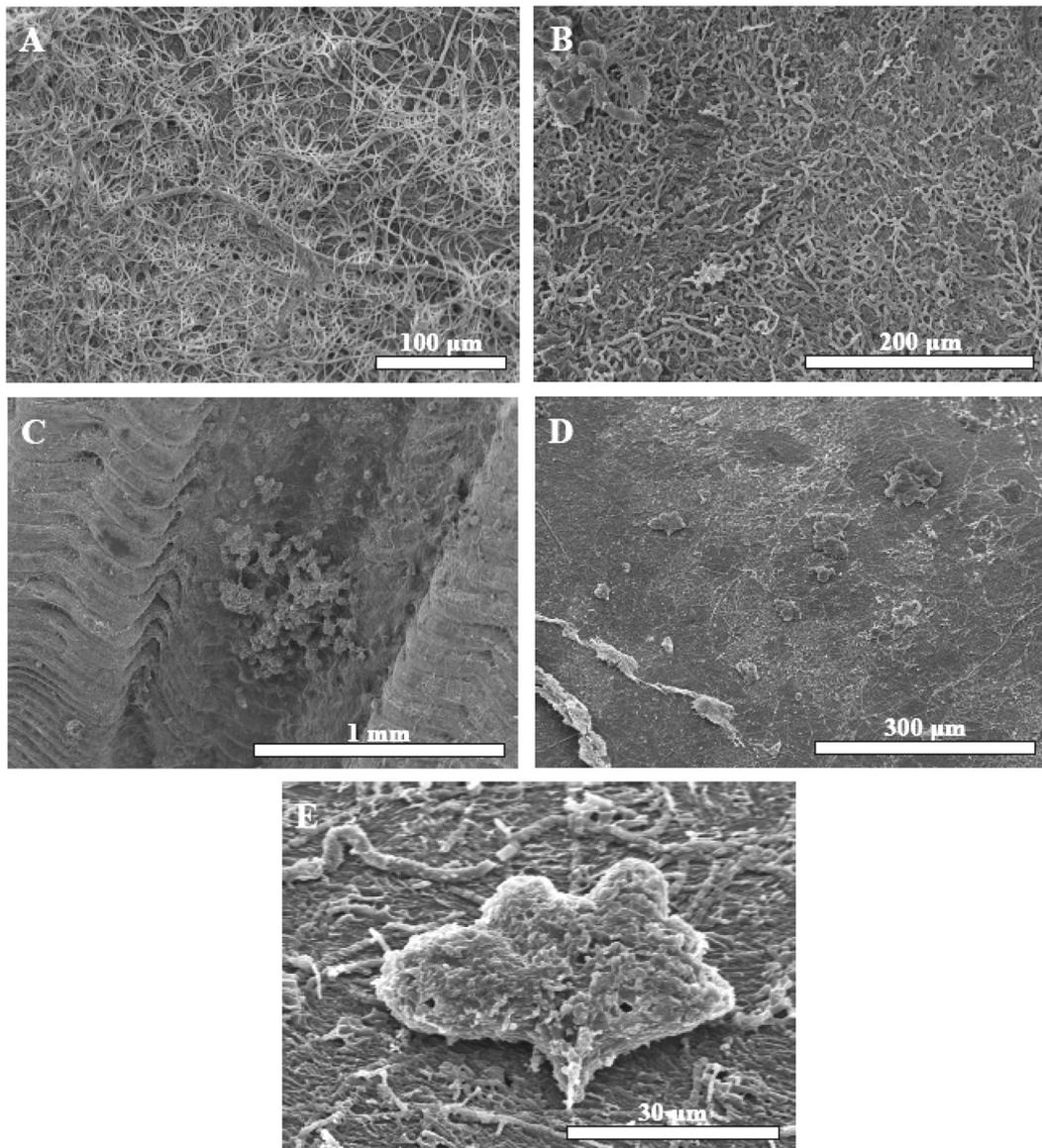


Fig. 4.18. Microbioerosión en *Ostrea lamellosa*, Els Olivets (Alt Empordà): A) *Scolecia filosa*; B) *Ichnoreticulina elegans*; C) *Semidendrina pulchra*; D) *Flagrichnus baiulus*; E) Detalle de un ejemplar de *F. baiulus* de la fig D.

En cualquier caso, se ha identificado 11 icnoespecies en *O. lamellosa*, atribuibles a cianobacterias (2), clorófitas (2), hongos (4), foraminíferos (1) y a productores desconocidos (2) (Fig. 4.19). La trazas más comunes en estas ostras son *Ichnoreticulina elegans* y *Saccomorpha clava*, seguidas por *Flagrichnus profundus*. Además, cabe resaltar la presencia de *F. baiulus* y *Semidendrina pulchra*, dos microperforaciones producidas por heterótrofos propios de aguas frías.

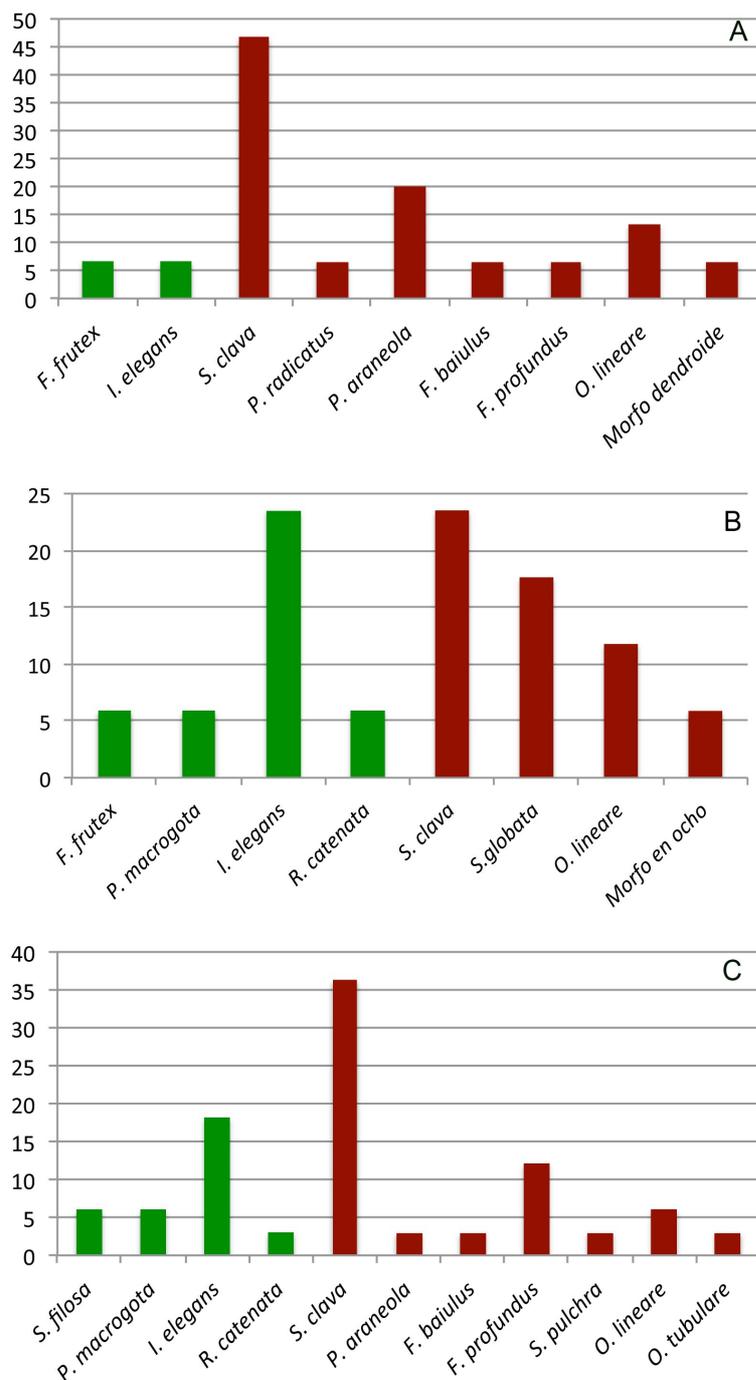


Fig. 4.19. Icnospecies identificadas en distintos yacimientos y conchas del Alt Empordà representadas por sus porcentajes: A) *Aequipecten scabrella*, Vila-robau; B) *A. scabrella*, Els Olivets; C) *Ostrea lamellosa*, Els Olivets. (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

#### 4.6.2. Cuenca del Baix Llobregat

En esta cuenca se han estudiado muestras de *Neopycnodonte cochlear* recolectadas en dos yacimientos, El Papiol y Pedrera Ana. En el yacimiento de El Papiol el grado de erosión es alto, del nivel 3; en Pedrera Ana el grado de erosión es bajo; en el nivel 1.

El Papiol

*Neopycnodonte cochlear* (Fig. 4.20): Se han estudiado 12 muestras tomadas a 4 valvas de esta ostra. Se han identificado en ellas 10 icnotaxones, atribuidos a cianobacterias (1), hongos (2), foraminíferos (1) y a productores desconocidos (6) (Fig. 4.21). Las perforaciones producidas por hongos son especialmente abundantes, sobre todo *Saccomorpha clava*, *Orthogonum lineare* y *Flagrichnus baiulus*, todas ellas debidas a la actividad de heterótrofos. Sólo se ha identificado una icnoespecie atribuida a fotoatótrofos, *Scolecia filosa*, debida a la acción de cianobacterias y que es relativamente abundante.

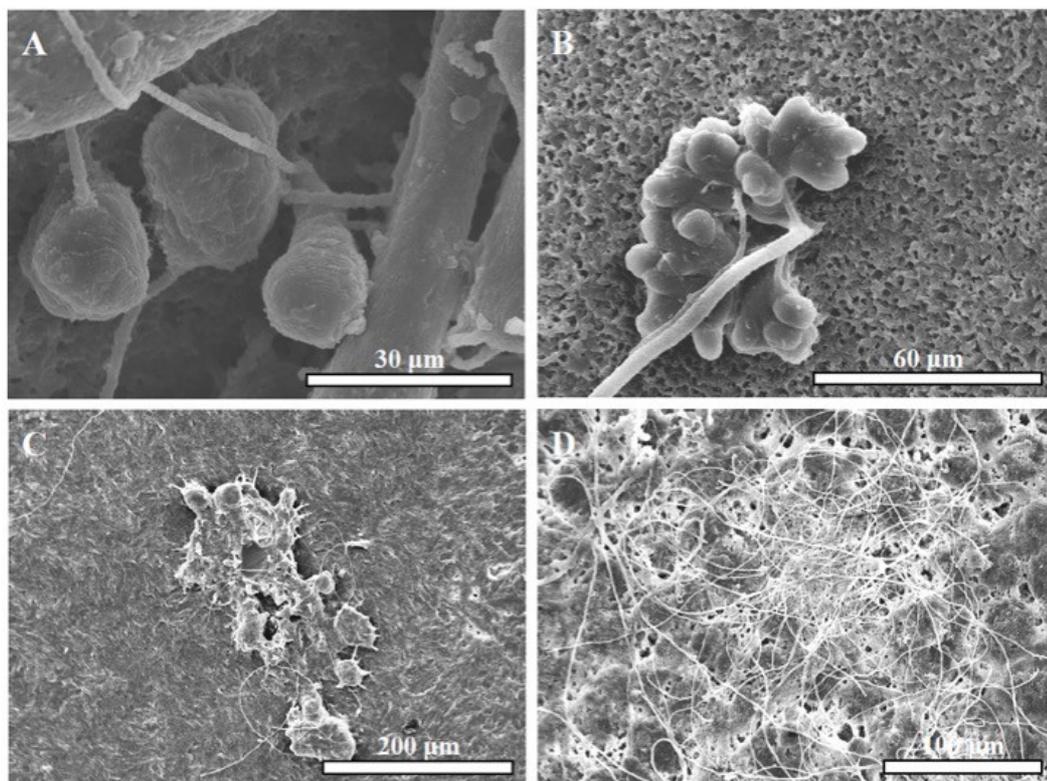


Fig. 4.20. Microbioerosión en *Neopycnodonte cochlear*, Papiol (Baix Llobregat): A) *Saccomorpha clava*; B) *Flagrichnus baiulus*; C) *Semidendrina pulchra*; D) *Scolecia filosa*.

Pedreira Ana

*Neopycnodonte cochlear* (Fig. 4.22): De este yacimiento se han analizado 9 muestras tomadas a 3 valvas de esta ostra. En ellas las microperforaciones son en global raras y sólo se ha identificado 4 icnoespecies producidas por hongos (3) y por heterótrofos no identificados (1) (Fig. 4.21). La microperforación más abundante es *Saccomorpha clava* y resalta la presencia de *Flagrichnus baiulus*, propia de aguas frías.

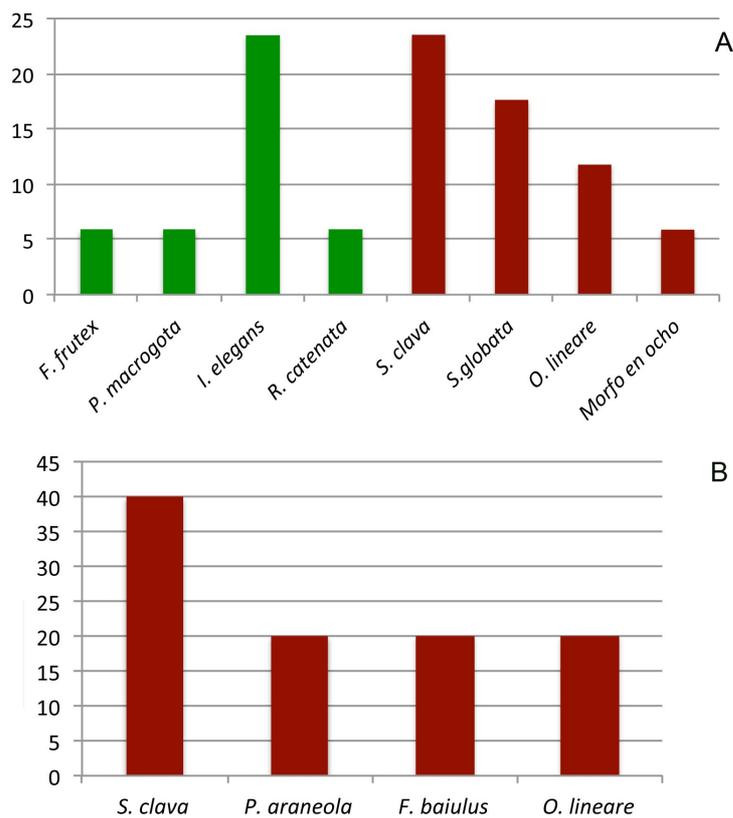


Fig. 4.21. Icnospecies identificadas en valvas de *Neopycnodonte cochlear* del Baix Llobregat representadas por sus porcentajes en cada localidad: A); Papiol; B) Pedrera Ana (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

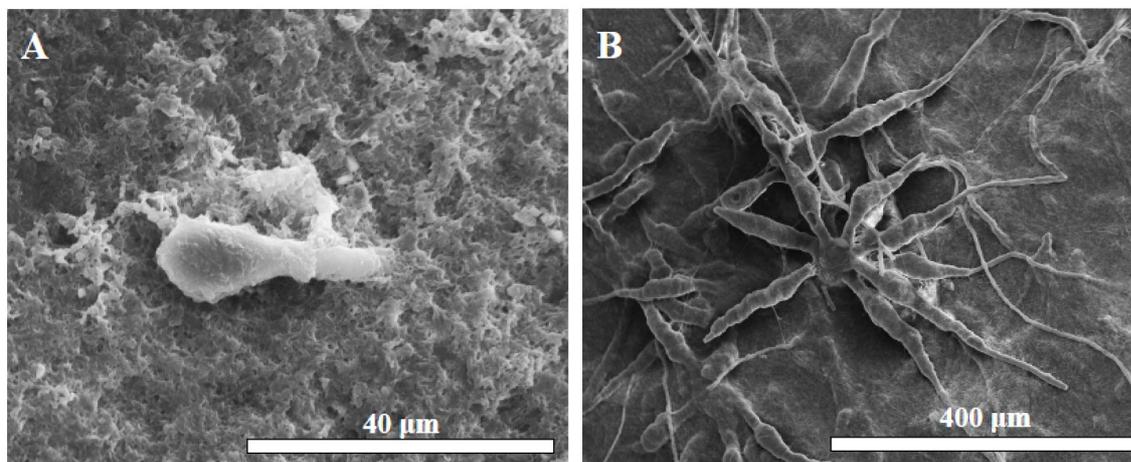


Fig. 4.22. Microbioerosión en *Neopycnodonte cochlear*, Pedrera Ana (Baix Llobregat): A) *Saccomorpha clava*; B) Varios ejemplares de *Polyactina araneola*.

### 4.6.3. Cuenca del Baix Ebre

#### Sant Onofre

*Neopycnodonte cochlear* (Fig. 4.23): Se han estudiado 12 muestras obtenidas a partir de 4 valvas de recolectadas en un banco de ostras. Aquí el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

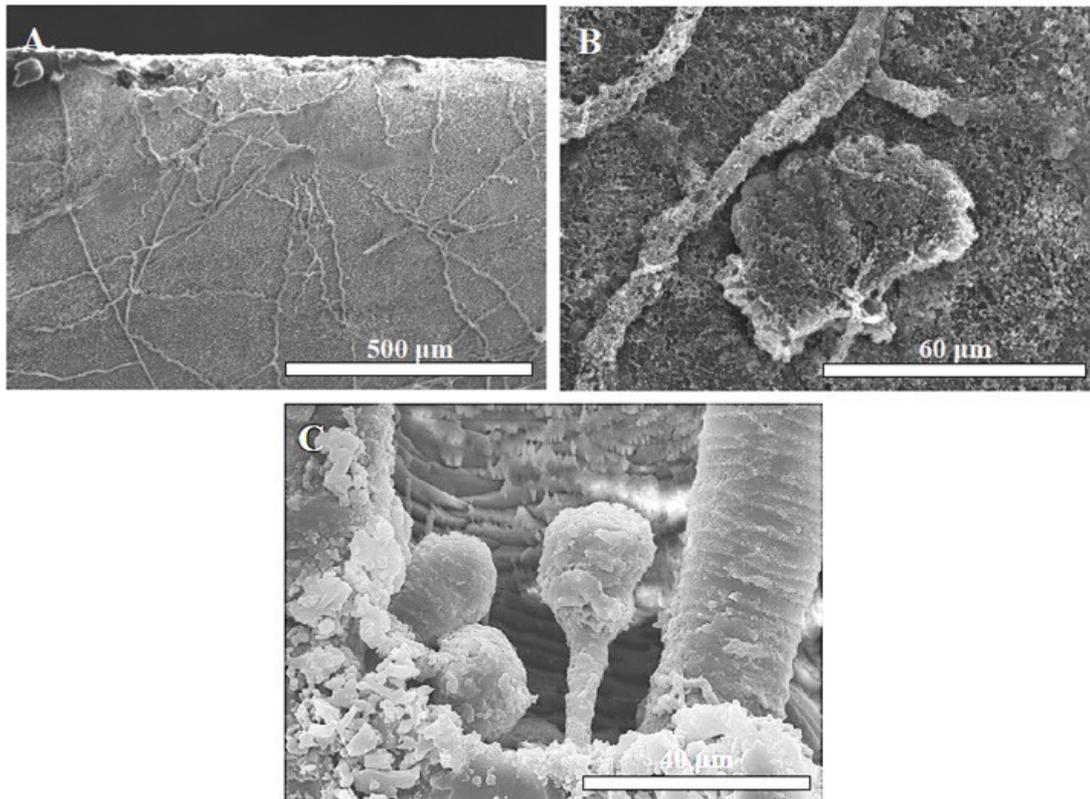


Fig. 4.23. Microbioerosión en *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre (Baix Ebre): A) *Orthogonum lineare*; B) *Flagrichnus baiulus*; C) *Saccomorpha clava*.

En estas muestras se ha identificado 10 distintos icnotaxones, correspondientes a la actividad de hongos (5), foraminíferos (1), y productores heterótrofos desconocidos (4) (Fig. 4.24). La microperforación de largo más abundante en estas muestras es *Orthogonum lineare* (casi el 30%), mientras que las demás aparecen en proporciones relativamente bajas y similares (entre el 6 y el 12%).

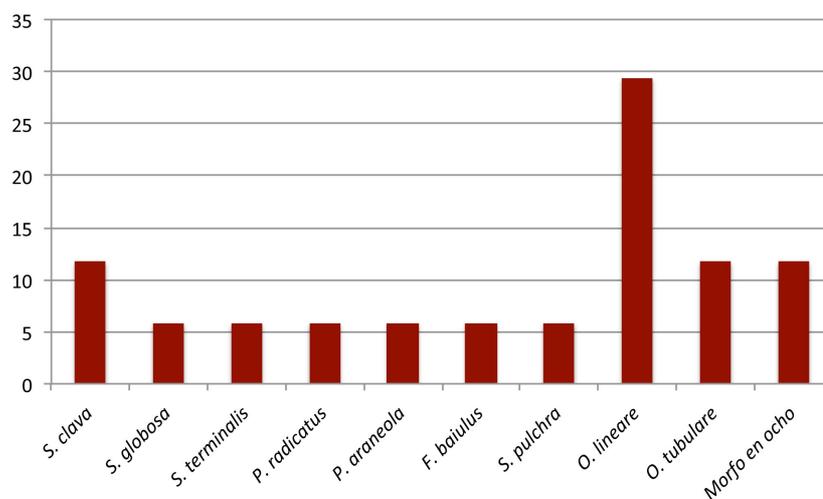


Fig. 4.24. Icnospecies identificadas en valvas de *Neopycnodonte cochlear* del yacimiento de Sant Onofre, (Baix Ebre) representadas por sus porcentajes (granate: heterótrofos).

#### 4.6.4. Cuencas de Cope y Águilas

Si bien el aspecto macroscópico de las conchas procedentes de ambas cuencas es bueno, el análisis microscópico revela una conservación mediana de las microperforaciones. No obstante, se ha logrado identificar una cierta biodiversidad en microendolitos. Resalta el dominio numérico de las perforaciones de hongos, en especial en las muestras procedentes de Cañada Brusca. En Cañada Brusca el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

*Aequipecten scabrella* (Fig. 4.25): Se han estudiado 11 muestras obtenidas a partir de 4 valvas de este pectínido del afloramiento de Cabo Cope (cuenca de Cope). En ellas se han identificado perforaciones producidas por clorófitas (1), hongos (1), y productores heterótrofos desconocidos (1) (Fig. 4.26). En Cabo Cope el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

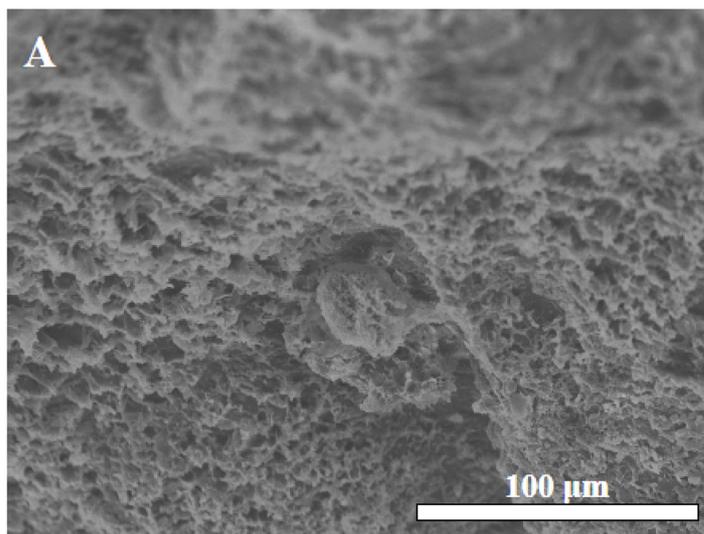


Fig. 4.25. Microbioerosión en *Aequipecten scabrella*, Cabo Cope, Cope (Murcia): A) *Saccomorpha clava* (en mal estado de preservación).

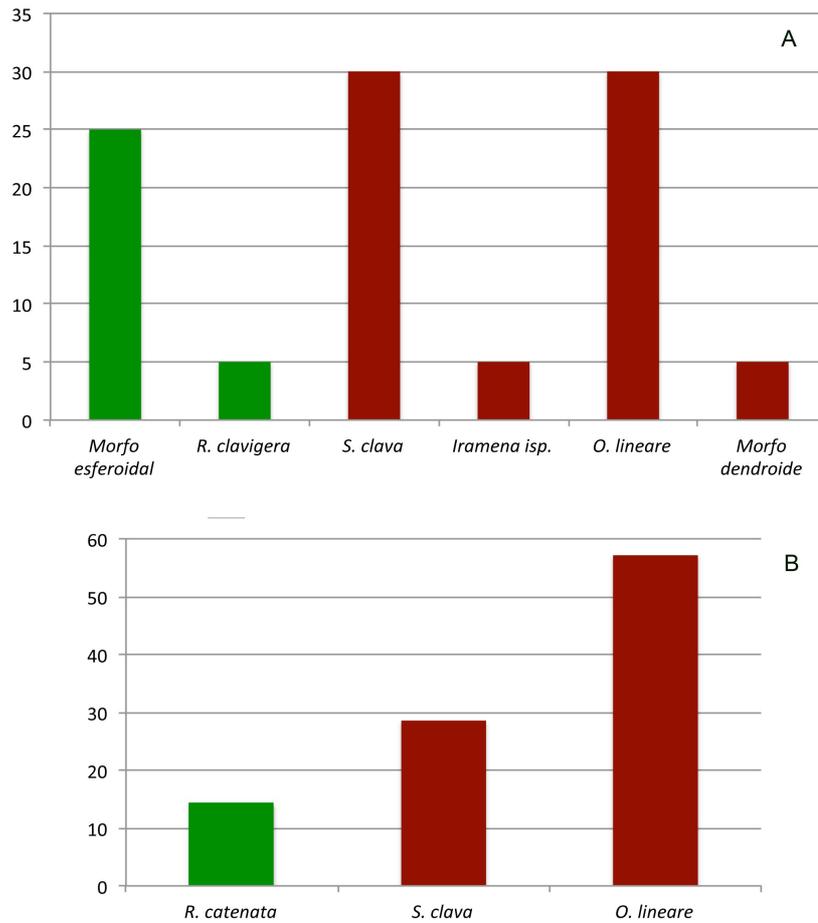


Fig. 4.26. Cuencas de Cope y Águilas (Murcia): A) *Aequipecten scabrella*, Cabo Cope; B) *Terebratula calabra*, Cañada Brusca (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

*Terebratula calabra* (Fig. 4.27): Se han considerado 19 muestras obtenidas a partir de 10 valvas de este braquiópodo de Cañada Brusca (cuena de Águilas). Las muestras están dominadas por microperforaciones de hongos (1), además de otras producidas por cianobacterias (1), clorófitas (1), foraminíferos (1), y microendolitos desconocidos (2) (Fig. 4.26).

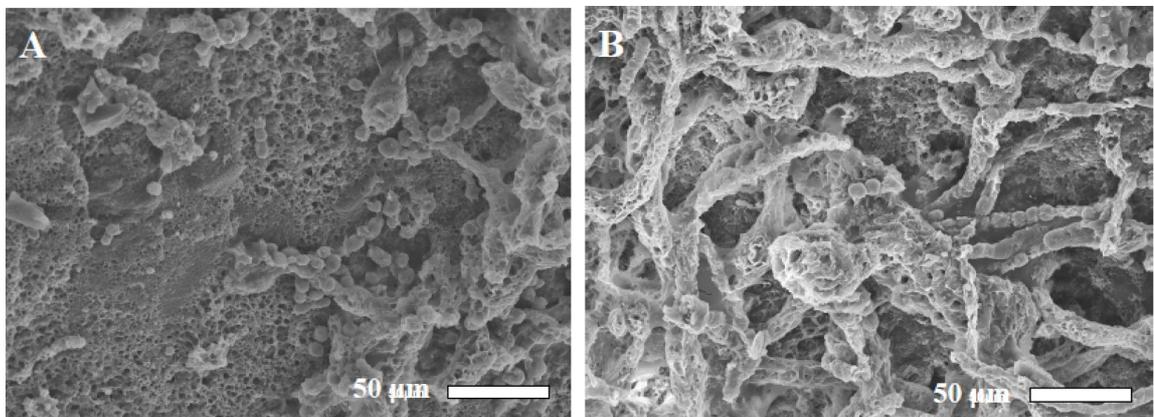


Fig. 4.27. Microbioerosión en *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, cuena de Águilas (Murcia): A-B) Morfo esferoidal.

## **4.7. Inferencias paleoambientales para las distintas cuencas**

### *4.7.1. Consideraciones generales*

La elaboración de inferencias paleoambientales requeriría en todo caso un número de muestras mucho más elevado del que se ha considerado en este trabajo, el cual, como se indica en la introducción, sólo pretende ser una introducción al estudio de la microbioersión en esta cuenca. Las muestras analizadas son muy puntuales, tomadas en grupos taxonómicos muy concretos de manera que las inferencias que se puedan proponer no serían generalizables para todas la cuencas. Pero este primer paso en el campo de la microbioerosión, junto con el resto de datos paleontológicos conocidos, permite algunas precisiones interesantes que más adelante se podrán corroborar con nuevas muestras.

Por todo ello, no se elaborarán para este apartado unas conclusiones, sino que el estudio finalizará con el análisis de los datos proporcionados por la microbioerosión en las diferentes cuentas consideradas.

Las dos únicas microperforaciones presentes en todos los yacimientos y sustratos estudiados son *Saccomorpha clava* y *Orthogonum lineare*. Ambas icnoespecies son producidas por heterótrofos y constituyen una asociación típicamente afótica, aunque su rango batimétrico es amplio y no permite usarlas como indicadores de profundidad.

Por otra parte, las perforaciones de fotoautótrofos sólo son diversas y relativamente abundantes en las muestras del Alt Empordà. Una primera aproximación permitiría deducir las condiciones más someras (o mejor iluminadas) de estas zonas en el mar plioceno.

A continuación se comentan los datos paleobatimétricos (paleolumínicos) para las distintas cuencas y yacimientos estudiados. Finalmente, se dedican dos subapartados a comentar los resultados sobre conchas de *Neopycnodonte cochlear* y *Aequipecten scabrella*, por ser las 2 especies de moluscos estudiadas en 4 y 3 yacimientos distintos, respectivamente. Con ello se pretende obtener información del comportamiento de sustratos equivalentes bajo posibles distintas condiciones ambientales.

### *4.7.2. Cuenca del Alt Empordà*

#### Prat d'En Cervera (Vilacolum)

Por el momento, este yacimiento es el más estudiado desde el punto de vista de la

microbioerosión. La información referente a las perforaciones en *Neopycnodonte cochlear* ha sido publicada en Molinu *et al.* (2015), y ahora se han añadido los datos proporcionados por las conchas de *Megerlia truncata*.

*Neopycnodonte cochlear* actualmente habita en un rango batimétrico entre 25 y 1.500 m (Videt, 2005), tanto en fondos blandos finos como fijado a sustratos duros. Por ello, no constituye un buen indicador batimétrico.

En las conchas de *N. cochlear* de este yacimiento son diversas las microperforaciones producidas por endolitos fotoautótrofos, aunque no abundantes. Las dos icnoespecies dominantes son *Saccomorpha clava* y *Orthogonum lineare*, ambas de productores heterótrofos no dependientes de la luz. Sin embargo, destaca la presencia de trazas de fotoautótrofos y, en especial, de *Ichnoreticulina elegans* y *Rhopalia catenata*.

Las cosmopolitas *Saccomorpha clava* y *Orthogonum lineare* regularmente aparecen asociadas. Aunque estas perforaciones son características de una amplia gama de profundidades, la asociación es típica de la zona afótica y se utiliza como indicadora paleobatimétrica cuando hay sólo la presencia de trazas de hongos y se presentan claramente con microperforaciones típicas de zonas profundas.

Por su parte, *Ostreobium quekettii* es el productor actual de *Ichnoreticulina elegans*. Esta clorófita cosmopolita habita en ambientes de luz reducida y es indicativa de la zona fótica inferior (Glaub, 1994; Wisshak *et al.*, 2005b). Sus perforaciones aparecen en la zona eufótica profunda así como en la zona disfótica, donde es la única especie de clorófita. Como tal, *I. elegans* es un icnoespecie clave para la identificación de las zonas eufótica profunda y disfótica (Wisshak, 2012).

*Rhopalia catenata* es una traza altamente tolerante a diferentes condiciones de luz y aparece en todos los sustratos y hábitats. Se considera un icnotaxón clave válido de la zona eufótica superficial hasta la zona eufótica profunda, dado que presenta un amplio rango estratigráfico y geográfico (Wisshak, 2012).

Por paleogeografía y situación a techo de la serie, las conchas de *N. cochlear* no podrían haber sido transportadas desde aguas más profundas que las de la zona donde se formó la lumaquela y el hecho de aparecer tanto valvas derechas como izquierdas señala un desplazamiento en todo caso limitado (Martinell & Domènech, 1986). La gran abundancia de perforaciones de hongos en *N. cochlear* invalida la idea de que las conchas se hallaran en la zona eufótica más superficial. Del mismo modo, la presencia

de perforaciones raras de cianobacterias anula la idea de que estuvieran en una zona sin luz. La escasez de cianobacterias es relevante porque la mayoría de las cianobacterias modernas prefieren aguas poco profundas, donde la intensidad de la luz es mayor, y disminuye con la reducción de la luz. Por lo tanto, las perforaciones de cianobacterias dominan las zonas eufóticas poco profundas, mientras que su presencia disminuye en la zona más profunda eufótica (Glaub *et al.*, 2001). Además, la rara presencia de *Ichnoreticulina elegans* es indicativa de condiciones de baja intensidad de luz (Le Champion-Alsumard *et al.*, 1995).

En toda esta discusión se debe considerar que las condiciones de sedimentación ligadas a la lumaquela podrían haber influido localmente en el grado de iluminación. Los hongos y otros microperforantes que no dependen de la luz se habrían podido establecer en zonas de sombra dentro de la concentración de conchas de *N. cochlear*. También, la existencia de los deltas cercanos a esta área (Agustí *et al.*, 1990) sin duda contribuyó a un aumento de los sedimentos en suspensión, lo que determinaría una reducción en la intensidad de la luz. El mismo pequeño tamaño de las conchas en relación a las que se conocen de otras localidades cercanas también podría ser resultado de la inestabilidad ligada a las influencias de los deltas.

Todas estas consideraciones llevan a proponer la hipótesis que la perforación de las conchas se produjo bajo condiciones eufóticas poco profundas, con sectores de sombra locales (lo que correspondería a la zona poco profunda en términos de luz) inducidos por la fábrica de la lumaquela (disposición de las conchas básicamente) y / o los sedimentos en suspensión.

Los datos de la macrobioersión en estas ostras (Martinell & Domènech, 1986) (véase apartado 4.3.1) también se ajustan a la consideración general de aguas poco profundas, con una plétora de trazas producidas por taxones muy diversos (esponjas, anélidos, gasterópodos, bivalvos, braquiópodos, equínidos).

La microbioerosión en las conchas de *Mergelia truncata*, procedentes del nivel equivalente al de la lumaquela, muestra una baja diversidad icnotaxonómica, pero con una presencia significativa (el 50%) de icnoespecies propias de fotoatótrofos. La única perforación debida a hongos con buena representación es *Saccomorpha clava*. Esta situación permite inferir igualmente unas condiciones poco profundas (o relativamente bien iluminadas) para estos niveles de Prat d'En Cervera.

Els Olivets

En este yacimiento -situado a unos 300 m de distancia del de Prat d'En Cervera- se han analizado valvas de *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*. La presencia de *Ichnoreticulina elegans* y *Scolecia filosa* en las ostras es indicativa del área disfótica. Sin embargo, la presencia significativa de cianobacterias hace teorizar que se trataría de una zona más iluminada, quizás correspondiendo a la zona eufótica profunda. La presencia de perforaciones de hongos es más rara en las valvas de *A. scabrella* que en las de *O. lamellosa*, a parte de la muy alta presencia generalizada de *S. clava*. Teniendo en cuenta que los pectínidos proceden de un nivel superior al de las ostras, corroboraría el carácter netamente regresivo de los tramos finales del Plioceno marino de la cuenca.

Partiendo de la cercanía geográfica entre este yacimiento y el de Prat d'En Cervera, se puede hacer una aproximación paleoambiental en el sentido de relacionar el nivel de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) con el de *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) y el de *Megerlia truncata* (Prat d'En Cervera) con el de *Aequipecten scabrella* (Els Olivets). En efecto, los primeros presentan una diversidad mayor de perforaciones de hongos y otros heterótrofos, mientras que los segundos se ven muy poco afectados por ellos (excepción hecha de *S. clava* y *Orthogonum lineare*). Por tanto, en el primer caso se podría hablar de un ambiente disfótico mientras que en el segundo, de un ambiente eufótico profundo.

Vila-robau

Las conchas de *Aequipecten scabrella* estudiadas presentan diversidad de perforaciones debidas a heterótrofos, pero sólo dos icnoespecies de fotoautótrofos. *Ichnoreticulina elegans* indica unas condiciones de iluminación disfóticas; la presencia (reducida) de *Fascichnus frutex*, producida por una cianobacteria, es de identificación dudosa por lo que no se la tiene en consideración para la interpretación paleoambiental.

### 4.7.3. Cuenca del Baix Llobregat

El Papiol

En las muestras de *Neopycnodonte cochlear* de este yacimiento sólo se ha identificado una microperforación atribuible a cianobacterias, *Scolecia filosa*, cuyo productor tiene la característica de vivir en aguas con poca luz. La presencia diversa de perforaciones de hongos y su convivencia con *S. filosa*, hace pensar que se habrían producido en la zona disfótica.

### Pedreira Ana

En esta localidad las microperforaciones son raras, y la mayoría de ellas corresponden a la actividad de hongos (*Saccomorpha clava*, *Polyactina araneola* y *Flagrichnus baiulus*). Los hongos y la ausencia asociada de perforaciones de fotoautótrofos señalarían en principio una zona afótica. Sólo se encontró una traza de *F. baiulus* que suele usarse como indicador de aguas frías, pero sería necesario obtener más material para confirmar esta posibilidad. Por otra parte, la temperatura baja también podría atribuirse a unas aguas algo profundas. El yacimiento corresponde a un pie de acantilado, con bloques de la antigua costa rocosa incluidos en el sedimento arcilloso; la paleogeografía también parece indicar una cierta profundidad de las aguas. Sin embargo, por otra parte este es el único yacimiento de la cuenca situado en el margen derecho del río Llobregat en el que se han identificado gasterópodos del grupo de *Strombus*, género más bien propio de aguas cálidas. Si se conoce su presencia en los yacimientos clásicos del otro lado del río. Existe aquí pues un dilema que requiere mayor estudio para establecer claramente las condiciones ambientales.

#### 4.7.4. Cuenca del Baix Ebre

##### Sant Onofre

La presencia de sólo microperforaciones de hongos en las valvas de *Neopycnodonte cochlear* de este yacimiento haría pensar en aguas afóticas, pero previamente esta área fue investigada por otros autores que han descartado una zona profunda (Martinell & Domènech, 1884; Aguirre *et al.*, 2014). La presencia coetánea de perforaciones de invertebrados diversos, la presencia inmediatamente superior de una cobertera carbonática formada por rodofíceas y gasterópodos, por ejemplo, indican una paleogeografía muy litoral. Por lo tanto, la presencia de hongos se puede atribuir sólo a zonas de sombras creadas por la propia morfología del relieve, las cuales propiciarían la presencia de hongos sin necesidad de luz, y no de fotoautótrofos como podría corresponder por batimetría real. Por tanto, se considera que las perforaciones indican una zona disfótica, pero claramente no relacionada con profundidad de las aguas.

#### 4.7.5. Cuencas de Cope y Águilas

##### Cabo Cope

*Rhopalia catenata*, identificada en este yacimiento en valvas de *Aequipecten scabrella*, es una icnoespecie considerada clave para determinar el nivel eufótico

profundo. La abundante presencia de perforaciones de heterótrofos (principalmente hongos) no contradice esta asignación.

#### Cañada Brusca

En este yacimiento se presentan algunas microperforaciones producidas por clorofitas (*Rhopalia clavigera*), un taxón atribuible a cianobacterias (morfo esferoidal), y hay sólo una (*Saccomorpha clava*) atribuible a hongos. Sin embargo, el amplio rango batimétrico de su productor permite que aparezca en zonas más iluminadas, junto a perforaciones de clorófitas. Todo ello también indicaría una zona eufótica profunda, como en el caso de Cabo Cope.

Las características tafonómicas y macrofósilíferas de los yacimientos sugieren unos ambientes de deposición poco profundos, por encima del nivel de tormentas, lo que combinado con la información proporcionada por la microbioerosión permite proponer para los niveles estudiados un (paleo)ambiente de aguas turbias que atenuarían la entrada de la luz solar.

#### 4.7.6. *Microperforaciones en Neopycnodonte cochlear* (Fig. 4.28)

Se han estudiado muestras de esta ostra recolectados en los yacimientos de Prat d'En Cervera (Vilacolum) (Alt Empordà), El Papiol y Pedrera Ana (Baix Llobregat), y Sant Onofre (Baix Ebre). Se puede apreciar una alta heterogeneidad en la distribución de las microperforaciones, que son muy diversas (21 microicnotaxones identificados). La asociación *Saccomorpha clava* / *Orthogonum lineare* es la dominante en todos los casos, si bien con proporciones distintas. Así, en Pedrera Ana domina por encima de todo *S. clava*, mientras que en Sant Onofre la traza sobresaliente es *O. lineare*. En las otras dos localidades, las proporciones entre ambas trazas están equilibradas. Respecto a los demás microicnotaxones, resalta la ausencia casi total de trazas de fotoatótrofos excepto en Prat d'En Cervera (Vilacolum), donde sólo *Rhopalia catenata* se significa, pero donde hay una cierta diversidad de formas. Esta situación está en sintonía con el hecho ya mencionado para el conjunto de sustratos de que los fotoautótrofos sólo tienen una presencia importante en los yacimientos del Alt Empordà, pudiéndose inferir unas condiciones de aguas mejor iluminadas que en los restantes ejemplos.

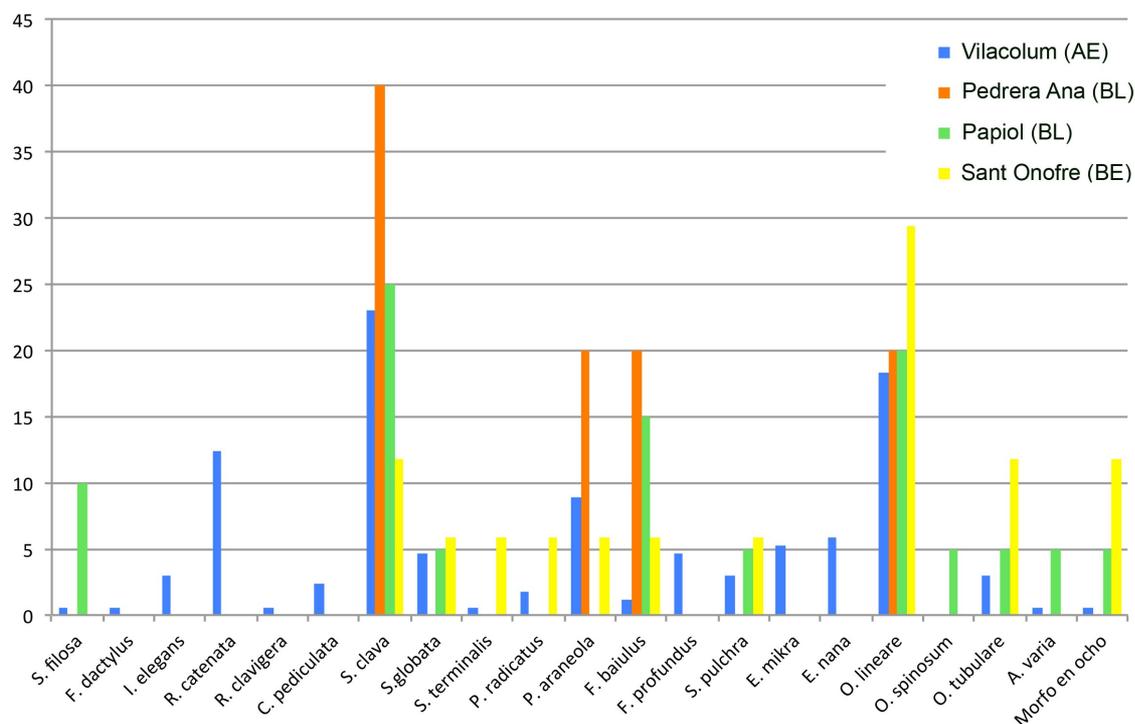


Fig. 4.28. Porcentajes de presencia de las distintas microperforaciones en conchas *Neopycnodonte cochlear* de los yacimientos de Prat d'En Cervera (Vilacolum) (Alt Empordà, Pedrera Ana y Papiol (Baix Llobregat) y Sant Onofre (Baix Ebre).

El taxón denominado morfo en ocho aparece en 3 de los yacimientos, estando sólo ausente en las ostras de Pedrera Ana (Baix Llobregat). Por otra parte, las trazas atribuidas a microesponjas (*Entobia mikra* y *E. nana*) así como *Flagrichnus profundus* se han identificado sólo en las ostras de Prat d'En Cervera. Ningún otro microtaxón aparece exclusivamente en un único yacimiento.

#### 4.7.7. Microperforaciones en *Aequipecten scabrella* (Fig. 4.29)

En el caso del pectínido, también se aprecia una clara heterogeneidad en la distribución de las trazas, aunque en este caso el número total de microicnotaxones identificados es menor que en el caso de *N. cochlear* (13). Esta diferencia podría ser artificial, en el sentido de que el muestreo ha sido más intensivo para las ostras que para los pectínidos y, en este caso, se ha tenido en cuenta un yacimiento menos.

La icnodiversidad es muy baja en las valvas de Cabo Cope (3) y máxima en las de Vila-robau (9), donde dominan claramente las perforaciones de hongos y las de fotoautótrofos sólo pertenecen a 2 icnoespecies, poco representadas (<10%). Las valvas del yacimiento de Els Olivets, en cambio, son diversas en trazas de fotoautótrofos (4 icnoespecies), lo que se corresponde con el carácter netamente litoral de su nivel de

procedencia.

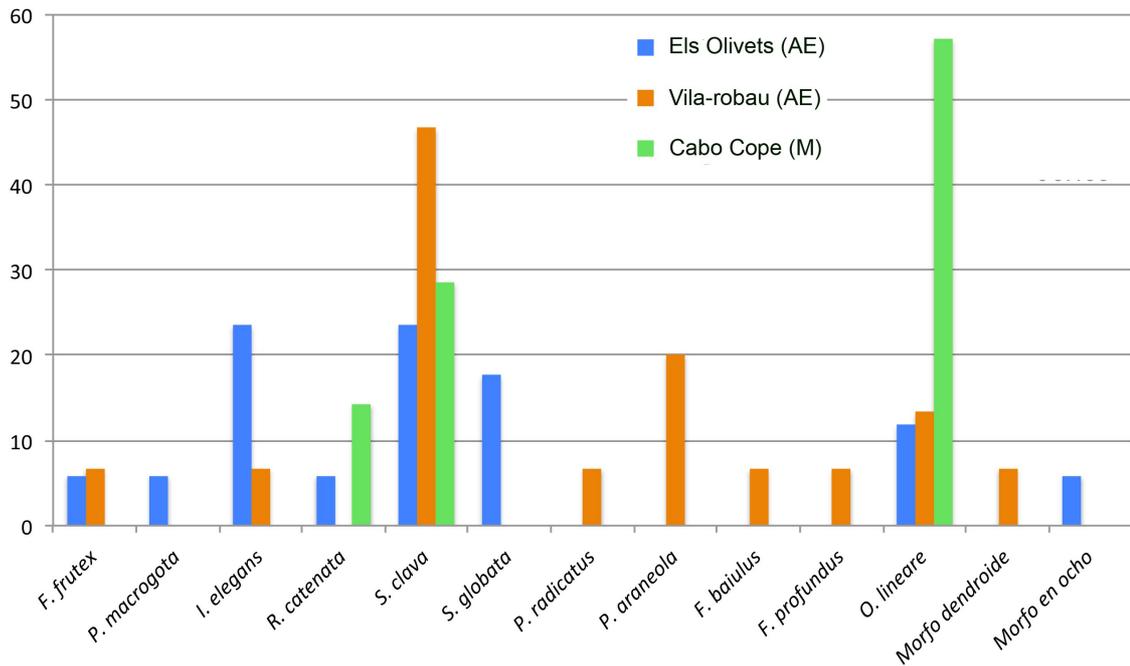


Fig. 4.29. Porcentajes de presencia de las distintas microperforaciones en conchas *Aequipecten scabrella* de los yacimientos de Els Olivets y Vila-robau (Alt Empordà) y Cabo Cope (Murcia).

En el yacimiento de Vila-robau resalta el dominio porcentual de *Saccommorpha clava*, de origen fúngico, mientras que el Cabo Cope casi el 60% de las muestras presentan *Orthogonum lineare*, de productor autótrofo desconocido.



## 5. MICROBIOEROSIÓN EN CONCHAS DE MOLUSCOS DEL WÜRM (PLEISTOCENO SUPERIOR)

### 5.1. Introducción

En la plataforma marina de la costa noroccidental ibérica existen depósitos sedimentarios submarinos bastante extensos con abundantes restos de moluscos marinos que vivieron durante el periodo glacial Würm (Pleistoceno superior), el último periodo frío europeo que corresponde al estadio final del piso climático Dryas (Dryas reciente o *Younger Dryas*) y que tuvo lugar entre hace 12.800 y 11.500 años, aproximadamente (Berger, 1990). Estos fósiles pleistocenos han sido estudiados desde el punto de vista taxonómico (Martinell & Julià, 1973; Domènech & Martinell, 1980; Martinell *et al.*, 1986) y de la macrobioerosión (Martinell & Domènech, 1981; Martinell *et al.*, 1986). La disponibilidad de conchas permite ahora un estudio detallado de la microbioerosión, que sólo había sido citada puntualmente en un artículo (Wisshak & Porter, 2006).

### 5.2. Situación geográfica

Los depósitos würmienses del NE de la Península Ibérica son indirectamente accesibles en los cañones submarinos o en los abanicos deltaicos, varias millas mar adentro.

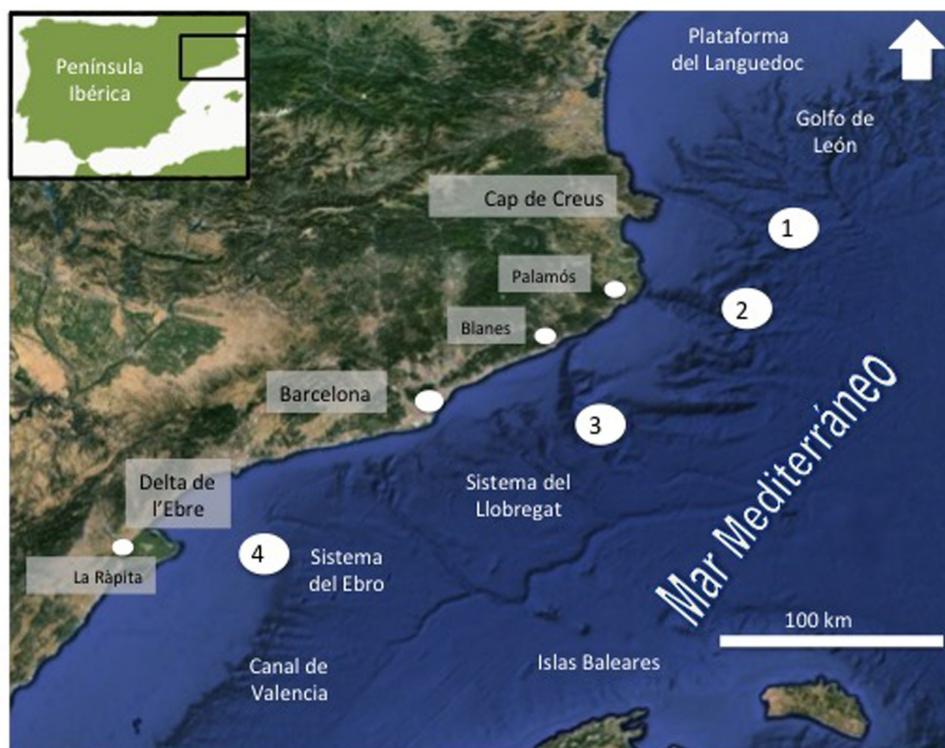


Fig. 5.1: Situación aproximada de las zonas de muestreo en la plataforma marina del NE del Mar Mediterráneo: 1) Cap de Creus; 2) Palamós; 3) Blanes; 4) Delta de l'Ebre.

Cuatro localidades principales han sido la fuente de material fósil para los estudios de bioerosión. De norte a sur, se trata de los cañones de Cap de Creus y Palamós (Alt Empordà), el cañón de Blanes (la Selva) y los lóbulos deltaicos del Delta de l'Ebre (Montsià-Baix Ebre) (Fig. 5.1).

### 5.3. Información geológica

La plataforma continental del NE de la península ibérica ha sido largamente estudiada desde las perspectivas geomorfológica, estructural, sedimentológica o oceanográfica, en especial durante la última década (Canals *et al.*, 2006; Palanques *et al.*, 2006; Lastras *et al.*, 2007; De Geest *et al.*, 2008; Durán *et al.*, 2013, 2014, entre otros). Gracias a ello, se dispone de gran cantidad de información sobre las corrientes marinas, el transporte de sedimento a lo largo de la costa y abajo en los cañones submarinos, los efectos en cascada, etc. No siendo este el tema de la memoria, se hace referencia a las citas anteriores para profundizar en tales aspectos.



Fig. 5.2: Vista general del Cap de Creus (Alt Empordà).

Esta plataforma se caracteriza por numerosos, largos y a veces profundos cañones que cortan el talud continental, cuyo origen en gran parte se atribuye a procesos erosivos ligados al descenso de la línea de costa durante el último periodo glacial en Europa. Estos cañones se han excavado en distintos tipos de materiales, incluyendo sedimentos blandos depositados durante el Würm, y están bajo un constante proceso de desmantelamiento a causa de las corrientes marinas.

El cañón del Cap de Creus se sitúa en el extremo sudoccidental del Golfo de León (Fig. 5.2). La plataforma continental en este golfo es ancha y aparece cortada por

numerosos cañones, aunque se estrecha muy rápidamente hacia el cabo del Cap de Creus, situado en la su parte sudoccidental. El cañón de Palamós (también conocido como La Fonera) se halla en sus cercanías, unos 50 km hacia el SSW, y las conchas fueron recolectadas en el transecto Begur-Palamós, entre 1 y 4 millas de la costa. En ambos casos, el material proviene de profundidades entre 250 y 425 m.

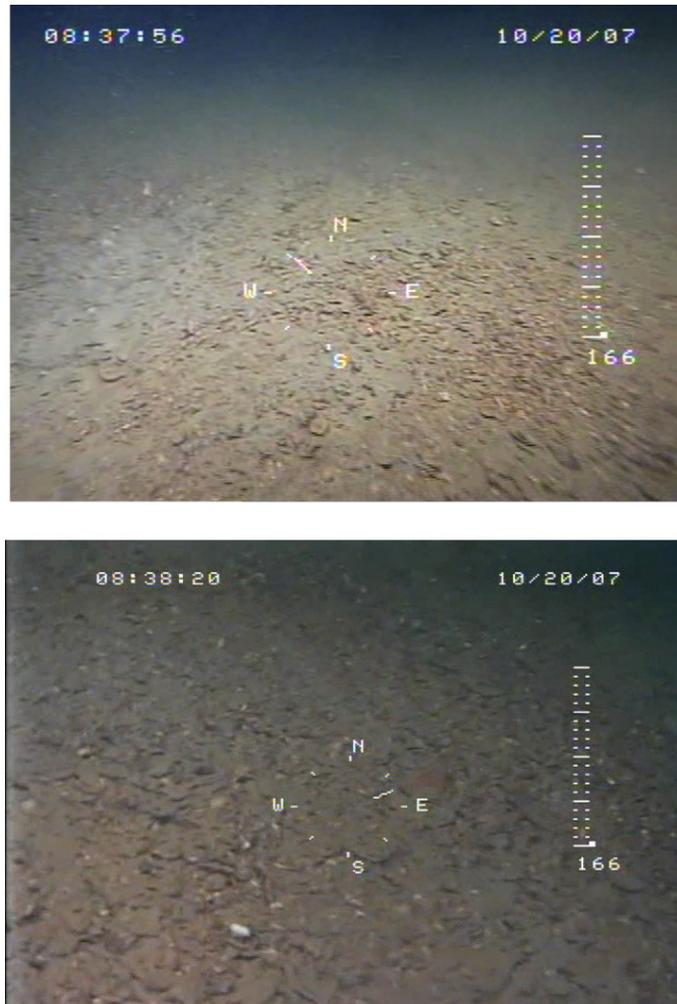


Fig. 5.3: Acumulaciones de conchas a -166 m. Imágenes adquiridas por ROV-MAXROVER BIO HESPERIDES, Octubre 2007. Cortesía del GRC Geociències Marines (UB).

La tercera localidad considerada es el cañón de Blanes, uno de los más anchos del Mar Catalán (Canals *et al.*, 2004), situado unos 60 km al SW de Palamós. En él, los materiales pleistocenos consisten principalmente en una lumaquela de moluscos bastante consolidada (Barbaza, 1971).

Finalmente, la localidad del Delta de l'Ebre es la más meridional de las cuatro, identificada por primera vez por Verdaguer (1983). Los lóbulos deltaicos würmienses se hallan en la actualidad sobre la plataforma continental, a unos 70 m de profundidad (Martinell *et al.*, 1986).

Froget *et al.* (1972) obtuvieron una edad de -12.000 AP para las conchas del cañón de Cap de Creus. Este resultado sitúa efectivamente las muestras al final del último periodo glacial europeo (Würm). Verdaguer (1983) dató los lóbulos deltaicos fosilíferos del Delta de l'Ebre también como würmienses (concretamente, del Würm IV), e Matías y Alborch (*in* Martinell *et al.*, 1986) identificaron nanoplancton marino y foraminíferos típicos de aguas frías en sedimentos extraídos del interior de conchas cerradas de *Arctica islandica* procedentes de esos lóbulos.

## 5.4 Material estudiado

Como ya se ha indicado, este estudio se ha llevado a cabo sobre conchas de bivalvos procedentes de cuatro localidades submarinas del NE de la costa ibérica (los cañones de Cap de Creus, Palamós, Blanes y los lóbulos deltaicos del Delta de l'Ebre) (Fig. 5.3). Se ha tenido en cuenta cuatro especies de bivalvos, que se comentan a continuación.

*Arctica islandica* Linnaeus, 1767 (*ocean quahog* o almeja oceánica) ha sido la principal especie-huésped considerada gracias a su abundancia local, su presencia en todas las localidades estudiadas y la existencia de un número suficientemente bien preservado. *A. islandica* es un bivalvo veneroideo (Familia Arctidae) de hábito endobentónico, bien conocido por su longevidad, su interés paleoambiental y como recurso pesquero, que vive en fondos submareales de aguas entre templadas y boreales en ambas costas del Océano Atlántico (Schöne, 2013), lo que le confiere su carácter ártico. Actualmente no vive en el Mar Mediterráneo, si bien lo hizo durante el Plioceno superior y el Pleistoceno, apareciendo sus restos fósiles en facies de aguas profundas (por ejemplo, Cerulli-Irelli, 1908; Gignoux, 1913; Raffi, 1986; Emig & Geistdoerfer, 2004; Nilsen *et al.*, 2006).

Otras conchas de bivalvos recolectadas, como las correspondientes a las especies de ostreoideos *Chlamys islandica* (Müller, 1776) (*Iceland scallop*, vieira de Islandia) y *Pseudamussium septemradiatum* (Müller, 1776) (Familia Pectinidae), son también localmente abundantes, pero sólo en pocos casos las conchas presentan un grado de preservación suficientemente bueno como para llevar a cabo estudios de microbioerosión. Sin embargo, se consideró interesante incluir la información que proporcionan, puesto que también se trata de especies boreales actualmente ausentes del Mar Mediterráneo pero de hábito de vida epibentónico. De esta manera, se han podido realizar comparaciones sobre la colonización de las conchas por diferentes microendolitos en base a la forma de vida del huésped. *Chlamys islandica* habita

actualmente a profundidades entre 20 y 60 m en el Atlántico Norte (Pedersen, 1994, por ejemplo), mientras que *P. septemradiatum* lo hace en la plataforma externa, hasta 200 m de profundidad.

Por último, se han preparado algunas muestras con conchas del bivalvo veneroideo endobentónico *Glossus humanus* (Linnaeus, 1758) (Familia Glossidae). Esta especie ocupa substratos fangosos o de arena fina a profundidades de 7 a 250 m, pero especialmente por debajo de los 50 m. Aunque también se trata de una especie característica de aguas frías, aún habita actualmente en aguas profundas del Mar Mediterráneo. Por tanto, las conchas recolectadas podrían corresponder a individuos más recientes que los claramente würmienses. Los datos que han proporcionado se han utilizado sólo a efectos de verificación.

### 5.5 Metodología

Las conchas estudiadas se obtuvieron gracias a la actividad pesquera llevada a cabo por barcos basados en los puertos de Palamós y Blanes (Baix Empordà) (Figs. 5.4-5.5), y Sant Carles de la Ràpita (Montsià). En todos los casos, el material fue recolectado mediante técnicas de arrastre destinadas a la captura de la gamba roja de profundidad [*Aristeus antennatus* (Risso, 1816)] en las localidades septentrionales, y el langostino [*Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758)] en la zona del Delta de l'Ebre. Durante el arrastre, las redes también capturan conchas pleistocenas en los niveles fosilíferos pleistocenos que afloran en profundidad.



Fig. 5.4: Imagen del puerto pesquero de Palamós (Alt Empordà).

El material estudiado es acumulativo, es decir, no procede de un solo día de pesca sino que forma parte de numerosos lotes recolectados en momentos distintos durante las últimas décadas.



Fig. 5.5: Imagen del puerto pesquero de Blanes (la Selva).

Las conchas incorporadas al estudio se seleccionaron en base a sus características de macropreservación. Las conchas afectadas por macrobioerosión, corrosión u otros procesos tafonómicos no son adecuadas para estudios de microbioerosión. Incluso una actividad intensiva por parte de los microbioendolitos va en detrimento de una correcta observación e identificación de las trazas. Las conchas seleccionadas fueron tratadas tal como se indica en el apartado 3.3 (Metodología cuantitativa) de esta memoria. Cada valva proporcionó un mínimo de 3 muestras, correspondientes a diferentes cortes del esqueleto, totalizándose 45 valvas y 166 muestras. Finalmente, se identificó y midió (longitud, diámetro de los tubos, ramificaciones, etc.) las trazas con ayuda del microscopio electrónico de barrido. Las identificaciones se han basado principalmente en los trabajos publicados por Radke (1991), Radke & Golubic (2005) y Wisshak *et al.* (2005b).

Todas las microperforaciones se han distribuido en cuatro clases de abundancia semicuantitativas y los resultados se han representado gráficamente en base a valores porcentuales y a análisis numéricos sencillos en vistas a comparaciones, y para evaluar los valores de la afinidad y la icnodiversidad. Se ha calculado la riqueza en icnoespecies ( $S$ ) como valor simple e inmediato, el índice Dice de afinidad faunística para comparar taxonómicamente las distintas localidades, el índice de Simpson ( $D$ ), que indica el grado de dominio de una o más especies sobre el conjunto, y el índice de diversidad de

Shannon ( $H$ ), calibrado mediante el índice de equitabilidad ( $J$ ) que nos indica la relación entre la diversidad calculada y la máxima posible para el mismo número de taxones (véase el apartado 3.3 [Metodología cuantitativa] para mayor detalle).

## 5.6 Consideraciones tafonómicas

El método de obtención de las conchas (dragado mediante las artes de los pescadores del área) resulta de un gran uso práctico, pero implica importantes cuestiones a tener en cuenta (Domènech *et al.*, 1982).

En primer lugar, es difícil de determinar detalladamente la localización de las muestras ya que el área barrida por los pescadores a lo largo de las jornadas de trabajo es amplia tanto en extensión superficial como en batimetría.

En segundo lugar, no es fácil diferenciar entre las conchas correspondientes a organismos actuales muertos y los representantes fósiles del Würm puesto que se hallan mezcladas. La mezcla podría tener uno o dos orígenes distintos: los sedimentos contienen tafocenosis promediadas por el tiempo (*time-averaged*, *sensu* Kidwell & Bosence, 1991) y conchas actuales infiltradas y/o se han mezclado en las redes de los aparejos de pesca. Por tanto, cuando se consideran especímenes que corresponden a especies con representantes actuales que aún habitan actualmente en el Mar Mediterráneo, cualquier precaución es poca. *Glossus humanus* es un ejemplo de ello, ya que esta especie boreal también se encuentra viviente en aguas profundas del Mediterráneo. Debido a ello, algunas conchas de esta especie se han analizado para comparar, pero los resultados no se incluyen en las conclusiones.

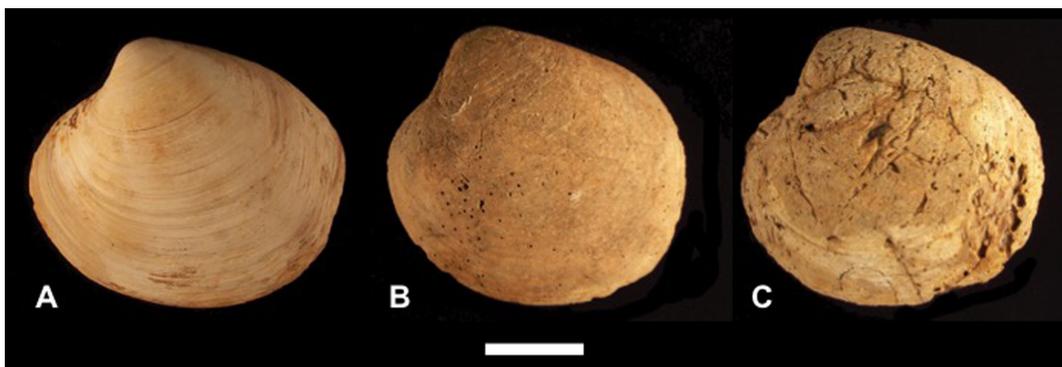


Fig. 5.6: Valvas izquierdas de *Arctica islandica* en distintos estados de conservación: A) Valva de superficie prístina; B) Valva ligeramente abrasionada y erosionada; C) Valva con un grado elevado de afectación por bioerosión y abrasión física. Escala gráfica: 2 cm.

Otras restricciones tafonómicas tienen que ver con la naturaleza de los depósitos. Las conchas recuperadas aparecen de distintos estados de preservación. Sólo en el Delta de

l'Ebre los bivalvos se encuentran con las valvas cerradas (tanto las formas endobentónicas como las epibentónicas), lo cual indica un grado bajo o nulo de transporte bioestratinómico y seguramente un enterramiento rápido.

En las restantes localidades, las conchas aparecen enteras pero a menudo están abrasionadas y/o incrustadas por epiesqueletozoos, y/o exhiben macrobioerosión. Para el estudio de la microbioerosión se requiere material bien preservado puesto que tanto los incrustantes como los macroerosionadores podrían alterar o destruir microtrazas previas (Fig. 5.6). Incluso, un exceso de bioerosión inhabilita las muestras por enmascarar unas trazas con las otras. Por tanto, el material idóneo es aquel que tiene un nivel de alteración nulo o muy bajo, la cual cosa impide el uso de gran parte del material conquiológico disponible.

Además, los niveles pleistocenos considerados son básicamente sedimentos no consolidados que pueden por ello sufrir los efectos de las corrientes, lo cual significa un transporte más o menos significativo a lo largo del talud, y el efecto de los bioerosionadores actuales, puesto que los fósiles siguen en contacto con aguas marinas. Por todas estas razones, las interpretaciones han de ser muy cautelosas.

### **5.7 La malacofauna wurmiana y la macrobioerosión**

La fauna malacológica wurmiana del área de Cap de Creus fue descubierta a mediados del siglo XX (véase Martinell & Domènech, 1981, y Martinell *et al.*, 1986, para un resumen de su historia), y las publicaciones más recientes sobre ella son las de Domènech & Martinell (1980, 1982), quienes describieron 13 especies de moluscos pleistocenos a partir del material proporcionado por los pescadores de los puertos de Palamós y Blanes (Baix Empordà y la Selva). En el Delta de l'Ebre, el material proporcionado por los pescadores del puerto de Sant Carles de la Ràpita comprende 9 especies de moluscos típicas de aguas frías, junto con varias especies más aún presentes en el Mediterráneo en aguas profundas (Martinell *et al.*, 1986).

La Tabla 5.1 enumera las asociaciones malacológicas identificadas en los niveles submarinos pleistocenos de cada localidad. En conjunto, representa una asociación claramente de aguas frías, con huéspedes boreales como *Arctica islandica*, *Panopaea norvegica*, *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum*, *Buccinum undatum* y *Neptunea contraria* como principales componentes (Domènech & Martinell 1980; Martinell *et al.* 1986) (Fig. 5.7).

	CC	P	B	DE
<i>Capulus hungaricus</i> (Linnaeus, 1758)	*	*		
<i>Lunatia helicina</i> Brocchi, 1714	*			
<i>Buccinum undatum</i> Linnaeus, 1785	*	*		*
<i>Buccinum humphreysianum</i> Bennett, 1825	*	*		*
<i>Sipho islandicus</i> (Chemnitz, 1780)		*		*
<i>Neptunea contraria</i> (Linnaeus, 1771)		*		*
<i>Modiolus modiolus</i> (Linnaeus, 1758)	*	*		*
<i>Chlamys islandica</i> (Müller, 1776)	*	*		*
<i>Pseudamussium septemradiatum</i> (Müller, 1779)	*	*	*	
<i>Acanthocardia echinata</i> Linnaeus, 1758	*	*	*	
<i>Arctica islandica</i> (Linnaeus, 1767)	*	*	*	*
<i>Glossus humanus</i> (Linnaeus, 1758)	*	*		*
<i>Circomphalus casina</i> (Linnaeus, 1767)	*	*		
<i>Panopaea norvergica</i> Spengler, 1793	*	*	*	

Tabla 5.1: Fauna malacológica recolectada en las localidades submarinas pleistocenas del NE de la costa ibérica (información actualizada a partir de Domènech & Martinell, 1980).

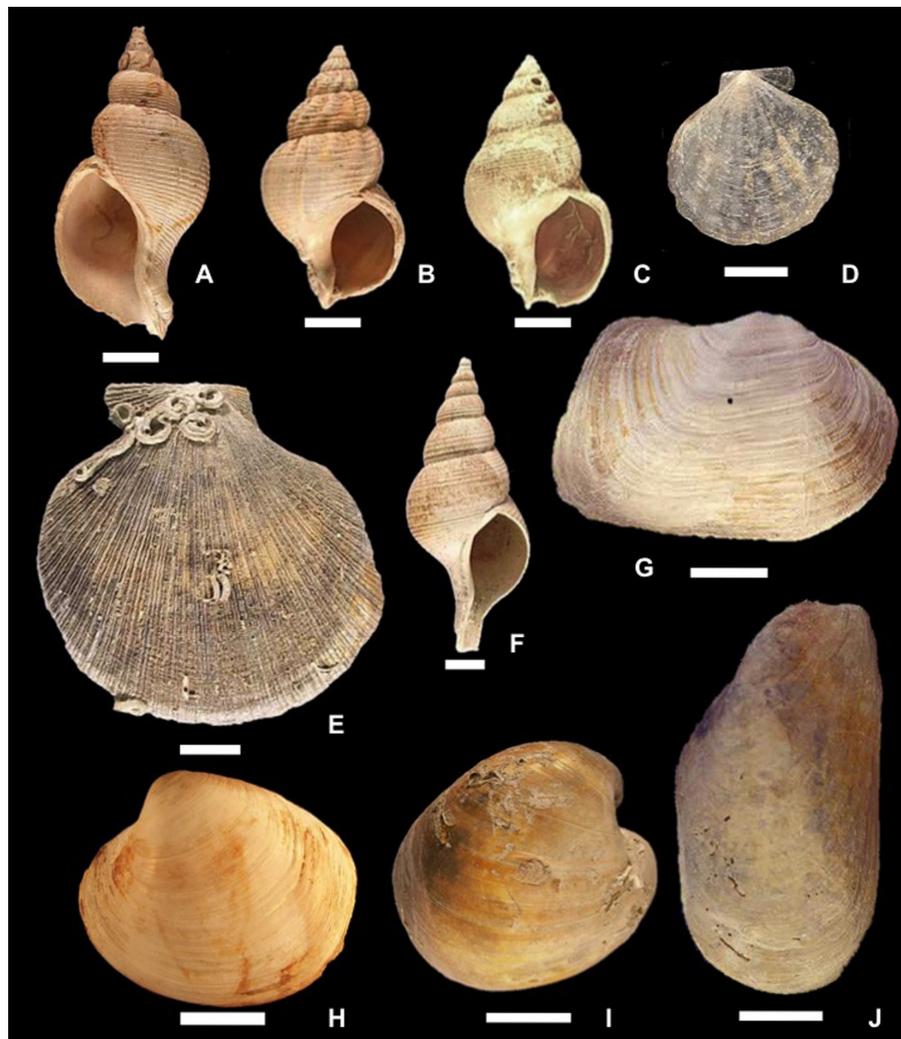


Fig. 5.7: Fauna malacológica wurmiense del NE de la Península Ibérica: A) *Neptunea contraria*; B) *Buccinum undatum*; C) *Buccinum humphreysianum*; D) *Pseudamussium septemradiatum*; E) *Chlamys islandica*; F) *Sipho islandicus*; G) *Panopaea norvergica*; H) *Arctica islandica*; I) *Glossus humanus*; J) *Modiolus modiolus*. Escalas gráficas: 2 cm.

La malacofauna fósil está acompañada por restos de otros invertebrados, como corales coloniales ahermatípicos, otros moluscos y briozoos. Siguiendo las consideraciones tafonómicas mencionadas antes, cabe señalar que algunos especímenes de esta fauna acompañante podrían corresponder a comunidades holocenas establecidas después de la recuperación del periodo glacial, pero su discriminación resulta imposible.

Martinell & Domènech (1981), Martinell *et al.* (1986) y Bromley & Martinell (1990) estudiaron la macrobioerosión en esas conchas y los resultados por localidades están resumidos en la tabla 5.2. Las macroicnoespecies más comunes a lo largo de la costa resultan ser *Entobia* isp., *Maeandropolydora* isp., *Caulostrepsis taeniola*, *Radulichnus* isp., *Umbichnus inopinatus*, *Gastrochaenolites* isp., *Finichnus* isp. (= *Leptichnus* isp.), *Centrichnus concentricus* y *C. eccentricus*, así como perforaciones atribuibles a la actividad de forónidos. Cabe resaltar la presencia de *Gnatichnus pentax*, sólo identificado en conchas de *Modiolus modiolus* y *Arctica islandica* que previamente habían estado afectadas por esponjas clionaidas. Algunos ejemplos se pueden ver en la Fig. 5.8.

### **5.8. Resultados taxonómicos para las distintas localidades**

A continuación, se proporcionan y comentan por localidades los datos sobre la microbioerosión identificada. La Tabla 5.3 contiene el listado completo de los 22 microicnotaxones identificados, con indicación de su abundancia relativa y de los productores actuales conocidos. Hay que señalar la presencia de trazas producidas por microeuendolitos fotoautótrofos, algunas de las cuales están representadas en la Fig. 5.9.

Atendiendo al hecho de que el muestreo no fue uniforme para todas las localidades, las abundancias relativas deben entenderse dentro de cada una de ellas.

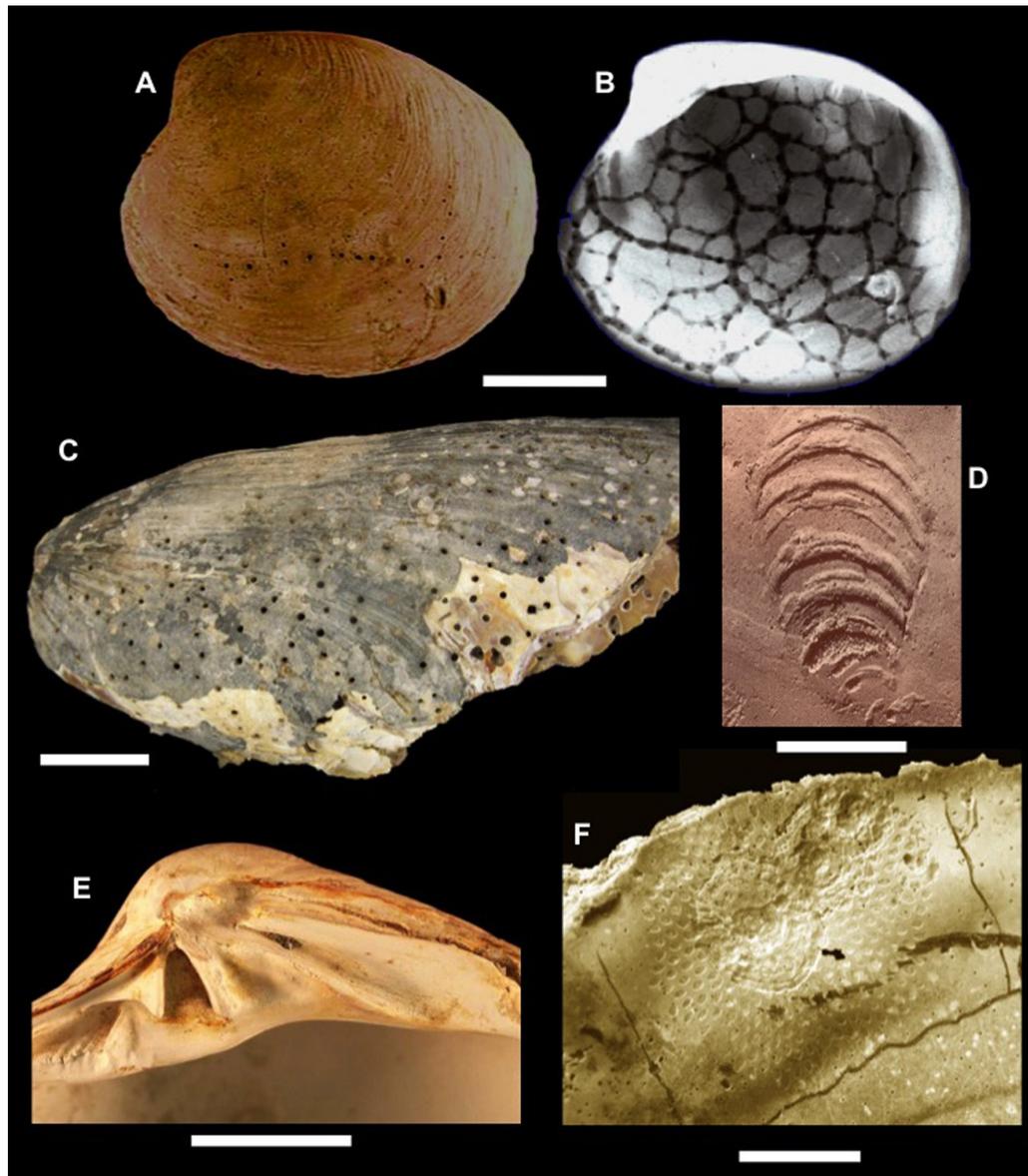


Fig. 5.8: Algunos ejemplos de macroperforaciones en conchas wurmienses del NE de la Península Ibérica: A) Vista externa de *Entobia* isp. en una valva izquierda de *Arctica islandica*; B) Radiografía de una valva izquierda de *A. islandica* con *Entobia* isp.; C) *Entobia* isp. en un fragmento de *Modiolus modiolus*; D) *Centrichnus eccentricus* en una valva de *Glossus humanus*; E) *Umbichnus inopinatus* en la charnela de una valva derecha de *A. islandica*; F) *Leptichnus* isp. y *Centrichnus concentricus* en el margen interno de una valva de *A. islandica*. Escalas gráficas: A-C) 2 cm; D,F) 0,5; cm E) 1 cm.

### 5.8.1. Cañón de Cap de Creus (CC)

Esta ha sido la segunda localidad más productiva, gracias a una recolección intensa que ha proporcionado gran cantidad de conchas, muchas de buena calidad. Las observaciones se han realizado en muestras de *Pseudamussium septemradiatum*, *Arctica islandica* y *Glossus humanus* (Figs. 5.9A-5.10). En este yacimiento el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

	Icnotaxones					Productor Actual				
	CA	CP	CG	PA	PC	PP	B	D	Grupo	
Fotoautótrofos										
<i>Scolecia filosa</i> Radtke, 1991		xxx					x		Cyanobacteria	<i>Plectonema terebrans</i> Bonnet & Flahault, 1889
<i>Scolecia serrata</i> Radtke, 1991		x							Bacteria	desconocido
<i>Fascichnus</i> cf. <i>parvus</i> (Radtke, 1991)		xx							Cyanobacteria	<i>Hyella pyxis</i> Lukas & Hoffman, 1984
<i>Ichnoreticulina elegans</i> (Radtke, 1991)					xxx		x		Chlorophyta	<i>Ostreobium quekettii</i> Bonnet & Flahault, 1889
? <i>Cavernula pediculata</i> Radtke, 1991		x							Chlorophyta	<i>Gomontia polytricha</i> (Lagerheim) Bonnet & Flahault, 1888
<i>Saccomorpha clava</i> Radtke, 1991	xxxx	xxx	xxxx	xxxx	xx	xxxx	xxxx	xxxx	Fungi	<i>Dodgella priscus</i> Zebrowski, 1937
<i>Saccomorpha globata</i> n.sp.							x		desconocido	desconocido
<i>Saccomorpha stereodiktylon</i> Golubic et al., 2014		xxxx			xxxx				desconocido	?
<i>Planobola radicans</i> Schmidt, 1992		xx						xx	Fungi	<i>Dodgella radicans</i> Zebrowski, 1937
<i>Polyactina araneola</i> Radtke, 1991		x	xxx				xx	x	Fungi	<i>Conchyliastrum</i> Zebrowski, 1937
<i>Flagrichnus baiulus</i> Wisshak & Porter, 2006		x			xxxx		x	x	Fungi	<i>Gomontia polytricha</i> (Lagerheim) Bonnet & Flahault, 1888
<i>Flagrichnus profundus</i> Wisshak & Porter, 2006		x					x	x	Fungi	<i>Schizochytrium</i> (+)
<i>Semidendrina pulchra</i> Bromley et al., 2007		xxxx	xx		x	x	x	x	Foraminifera	<i>Globodendrina monile</i> Plewes et al., 1996
<i>Entobia mikra</i> Wisshak, 2008		x	xx		xx	x	x	xx	Porifera	microesponja
<i>Entobia nana</i> Wisshak, 2008			xx		x	x	x	xx	Porifera	microesponja
<i>Iramena</i> isp. Boeckschoten, 1970					xxx		x	x	Porifera	<i>Penetrantia</i> Silen, 1946
<i>Orthogonum lineare</i> Glaub, 1994				x	xxx			xx	desconocido	desconocido
<i>Orthogonum spinosum</i> Radtke, 1991								x	desconocido	desconocido
<i>Orthogonum tubulare</i> Radtke, 1991								x	desconocido	desconocido
Morfo dendroide								x	desconocido	desconocido
Morfo piriforme								x	desconocido	desconocido
Morfo en forma de ocho								x	desconocido	desconocido

Tabla 5.3: Listado de los microicnotaxones identificados, con indicación de su abundancia relativa por localidades y especies de bivalvos, y posibles productores actuales. Abreviaturas: CA = *A. islandica* de Cap de Creus; CP = *P. septemradiatum* de Cap de Creus; CG = *G. humanus* de Cap de Creus; PA = *A. islandica* de Palamós; PC = *Ch. islandica* de Palamós; PAP = *P. septemradiatum* de Palamós; B = Blanes; D = Delta de l'Ebre. Símbolos: 0: ausente; x: muy raro; xx raro; xxx: común, xxxx: abundante. Más (+) indica que este género clásicamente se ha atribuido a la actividad de hongos, pero algunos autores lo consideran causado por una microalga heterótrofa (p.e., Raghu Kumar, 2002).

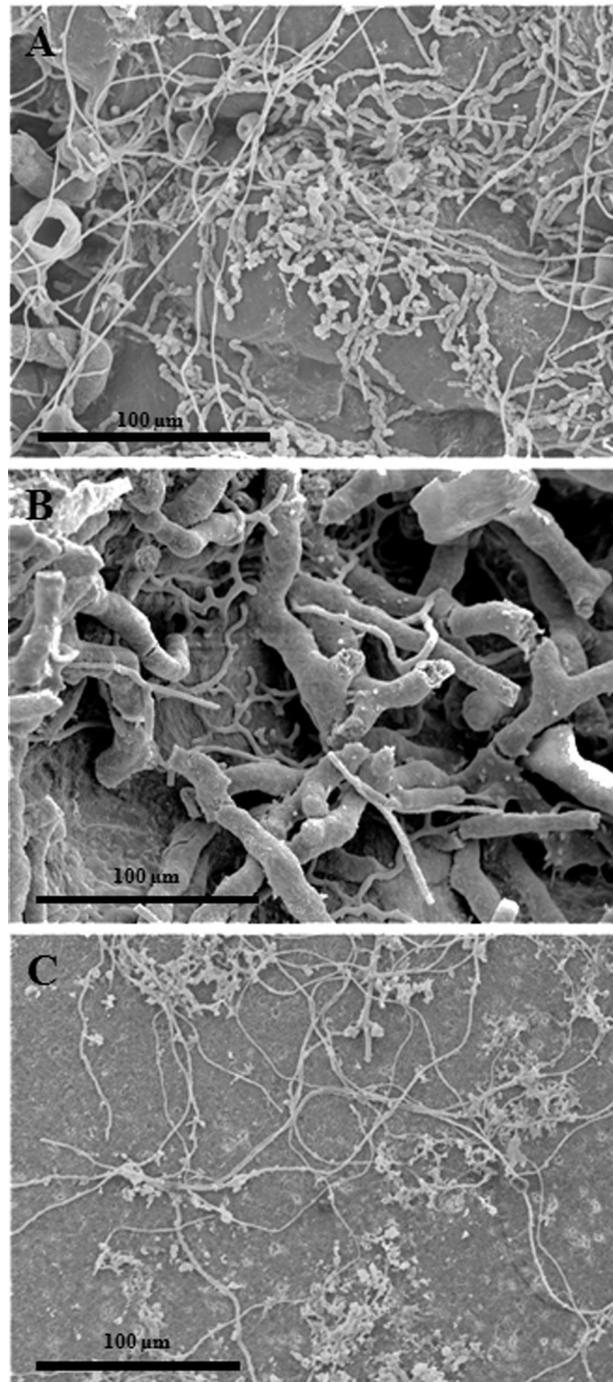


Fig. 5.9: Microperforaciones producidas por euendolitos fotoautótrofos: A) *Scolecia serrata* en una valva de *Pseudoamussium septemradiatum*, Cap de Creus; B) *Ichnoreticulina elegans* en una valva de *Chlamys islandica*, Palamós; C) Sistema de túneles de *Scolecia filosa* en una valva de *Arctica islandica*, Blanes.

La Fig. 5.11 representa la frecuencia relativa de icnotaxones en conchas de bivalvos de esta localidad.

En 6 valvas (16 muestras) de *Arctica islandica* se ha identificado 7 microicnotaxones: *Fascichnus parvus*, *Saccomorpha clava*, *Polyactina araneola*, *Flagrichnus baiulus*, *Flagrichnus profundus*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra*. *Saccomorpha clava* y

*Semidendrina pulchra* dominan la icnoasociación. Sólo una icnoespecie (*F. parvus*) corresponde a productores fotoautótrofos.

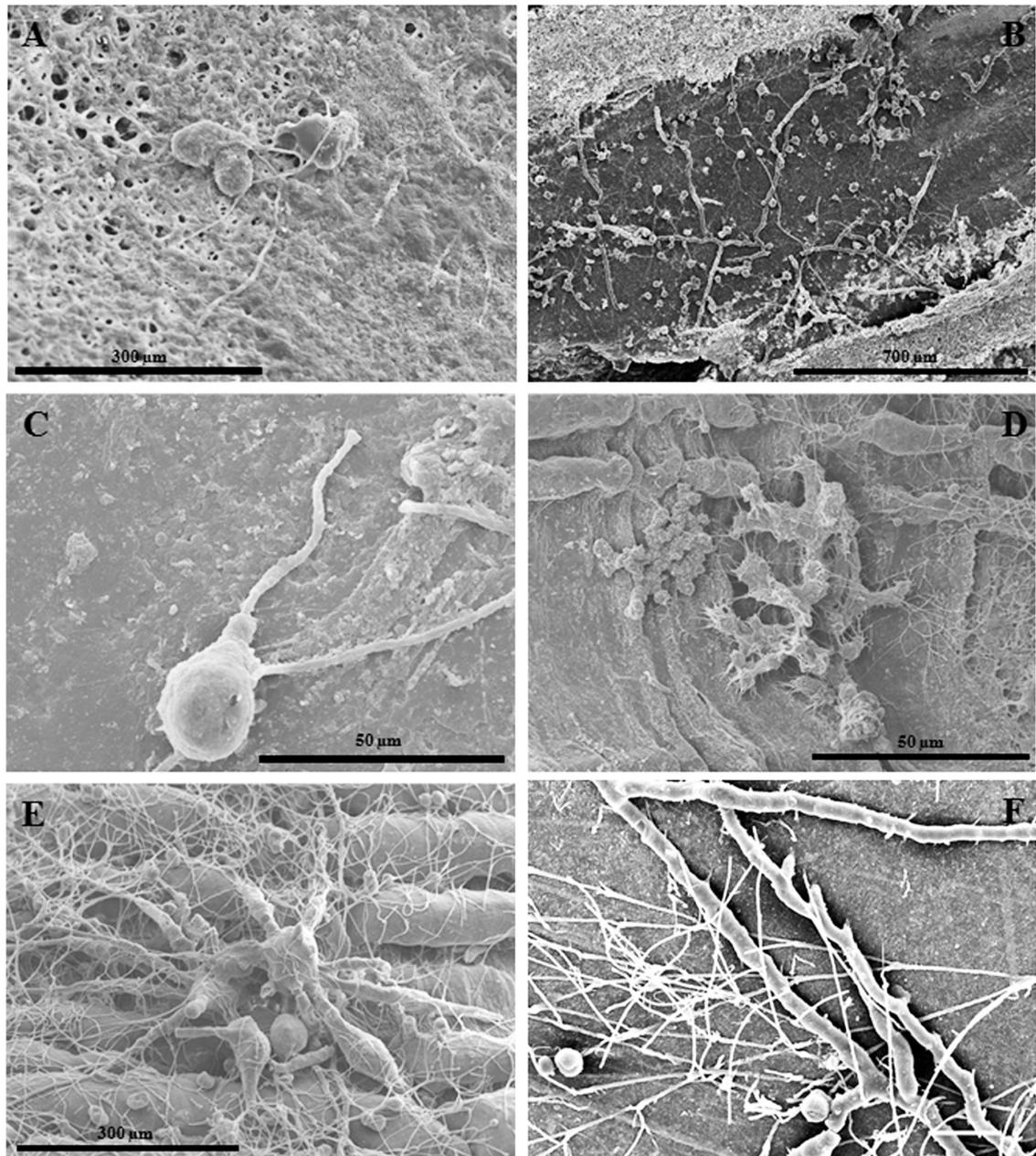


Fig. 5.10: Microperforaciones en conchas del cañón de Cap de Creus producidas por euendolitos heterótrofos: A) *Flagrichus baiulus* en *Arctica islandica*; B) *Saccomorpha clava* y *Orthogonum lineare* en *A. islandica*; C) *S. clava* en *Glossus humanus*; D) *Semidendrina pulchra*, traza producida por un microforaminífero, en *Pseudamussium septemradiatum*; E) *Polyactina araneola* en *P. septemradiatum*; F) *O. tubulare* *P. septemradiatum*.

En *Pseudamussium septemradiatum* (1 valva, 3 muestras) se ha identificado un total de 9 trazas de microbioerosión: *Scolecia filosa*, *Scolecia serrata*, ?*Cavernula pediculata*, *Saccomorpha clava*, *Saccomorpha stereodiktyon*, *Planobola radicans*, *Polyactina araneola*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra*. *Saccomorpha clava* y *S.*

*stereodiktyon* son las más comunes, y en el conjunto se identifican 3 icnoespecies atribuidas a productores fotoautótrofos, siendo *S. filosa* la más abundante.

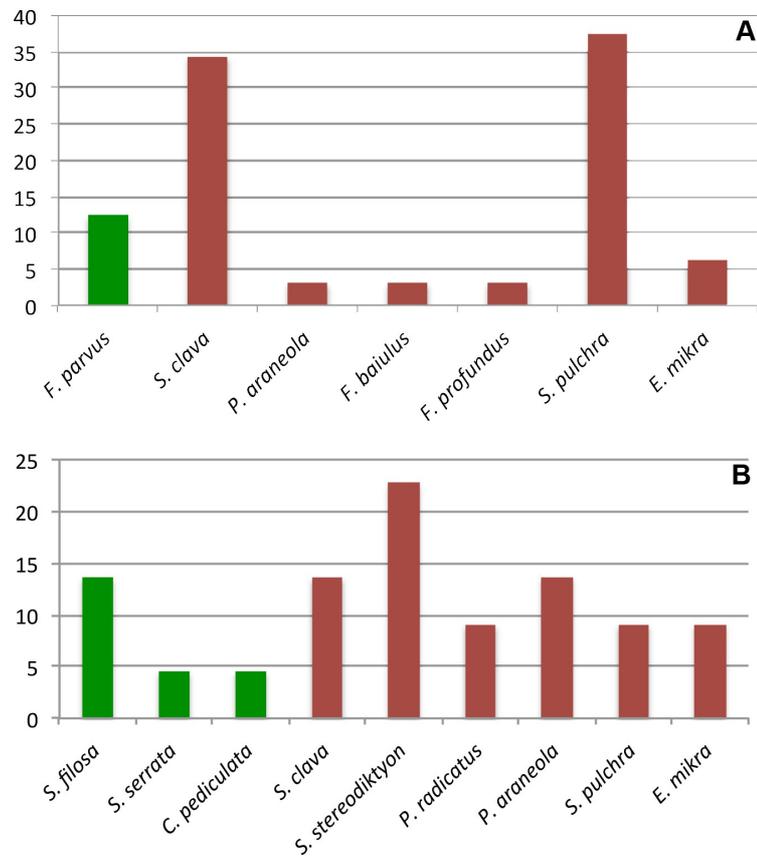


Fig. 5.11: Frecuencia relativa de icnotaxones en conchas de bivalvos del yacimiento de Cap de Creus, en conchas de: A) *Arctica islandica*; B) *Pseudamussium septemradiatum* (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

Finalmente, se ha identificado 6 microtrazas distintas en las conchas de *Glossus humanus*, a partir de 11 muestras de 4 valvas: *Saccomorpha clava*, *Flagrichnus baiulus*, *Flagrichnus profundus*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia mikra* y morfo dendroide. *Saccomorpha clava* y, en menor medida, *S. pulchra* y *E. mikra* han resultado ser las perforaciones más comunes en la concha de esta especie. No se ha identificado ninguna traza atribuible a la actividad de fotoautótrofos.

Las conchas de las dos especies endobentónicas (*Arctica islandica* y *Glossus humanus*) coinciden con 6 icnoespecies atribuibles a heterótrofos, 5 de las cuales son comunes. La gran diferencia radica en el hecho de que no han aparecido perforaciones de fotoautótrofos en *G. humanus*, mientras que hay una de este grupo identificada en las conchas de *A. islandica*. Comparando las trazas en las conchas de *A. islandica* y las de *Pseudamussium septemradiatum*, se observa que sólo hay 1 icnoespecies atribuible a

fotoautótrofos en el bivalvo endobentónico, mientras que en el epibentónico aparecen hasta 3 icnoespecies distintas de este grupo, ninguna de ellas común a ambos moluscos.

### 5.8.2. Cañón de Palamós (P)

Dragadas en esta localidad, se han estudiado 8 muestras de 3 valvas de *Arctica islandica*, 2 muestras de 1 valva de *Pseudamussium septemradiatum*, y 6 muestras de 2 valvas de *Chlamys islandica* (Figs. 5.9B-5.12). La Fig. 5.13 representa la frecuencia relativa de los icnotaxones identificados. En el yacimiento de Palamós el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

Las 6 icnoespecies halladas en las muestras de *Arctica islandica* son: *Saccomorpha clava*, *Flagrichnus baiulus*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia mikra*, *Entobia nana* y *Orthogonum lineare*. *Saccomorpha clava* y *Flagrichnus baiulus* son las perforaciones más comunes en estas muestras. Cabe destacar la abundante presencia de *F. baiulus*, junto a *Semidendrina pulchra*, a causa de su significado paleoambiental (véase el apartado de discusión). Tampoco se ha identificado trazas de fotoautótrofos en las conchas de este veneroideo.

En las conchas de *Chlamys islandica* se ha identificado un total de 7 microicnotaxones: *Ichnoreticulina elegans*, *Saccomorpha clava*, *Saccomorpha stereodiktyon*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia mikra*, *Entobia nana* y *Orthogonum lineare*. *Saccomorpha stereodiktyon* es la perforación más común en este bivalvo, y sólo una de ellas (*I. elegans*) es atribuible a la actividad de fotoautótrofos.

En las conchas de *Pseudamussium septemradiatum* se ha hallado 6 icnotaxones: *Saccomorpha clava*, *Polyactina araneola*, *Flagrichnus baiulus*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia mikra* y morfo en forma de ocho. *Saccomorpha clava* es la perforación dominante en la asociación y en este bivalvo no se han identificado trazas producidas por fotoautótrofos.

En esta localidad, las icnoespecies dominantes en las especies epibentónicas son del icnogénero *Saccomorpha*, mientras que en *A. islandica* (endobentónica) el dominio es compartido por *F. baiulus*. En cualquier caso, se trata siempre de perforaciones atribuidas a la actividad de hongos. Sólo el epibentónico *Ch. islandica* presenta microperforaciones producidas por un alga fotoautótrofa.

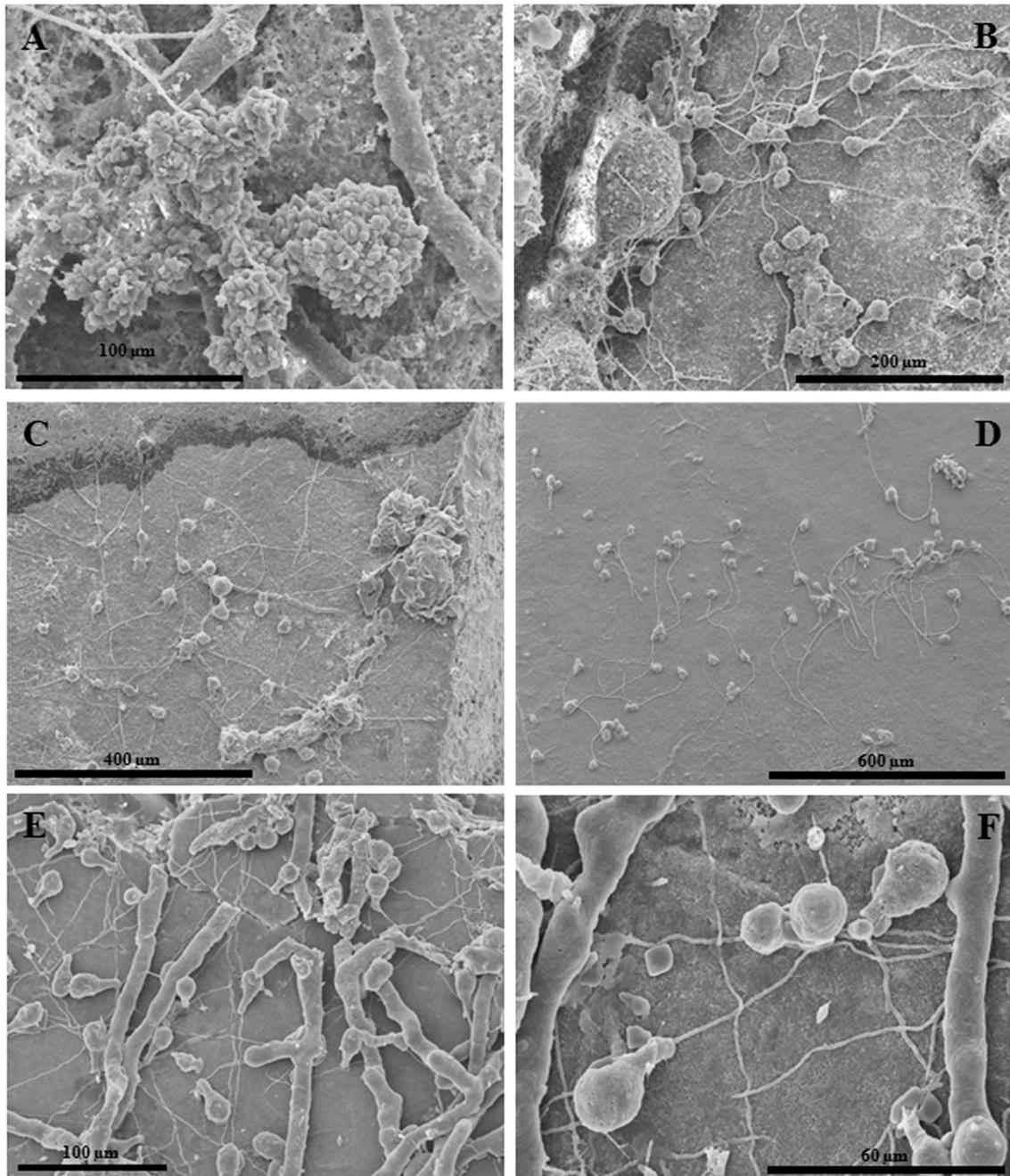


Fig. 5.12: Microperforaciones en conchas del cañon de Palamós producidas por euendolitos heterótrofos: A) *Entobia mikra*, formada por pequeñas cámaras con microornamentación botroidal, en *Arctica islandica*; B) Pequeño grupo de diversas *Saccomorpha clava* junto con *E. mikra* en *A. islandica*; C) Pequeño grupo de *S. clava* en una concha de *A. islandica*; D) *Flagrichus baiulus*, producido por hongos, en *A. islandica*; E) *S. clava* y *Orthogonum lineare* en *Chlamys islandica*; F) *S. clava* en *Ch. islandica*.

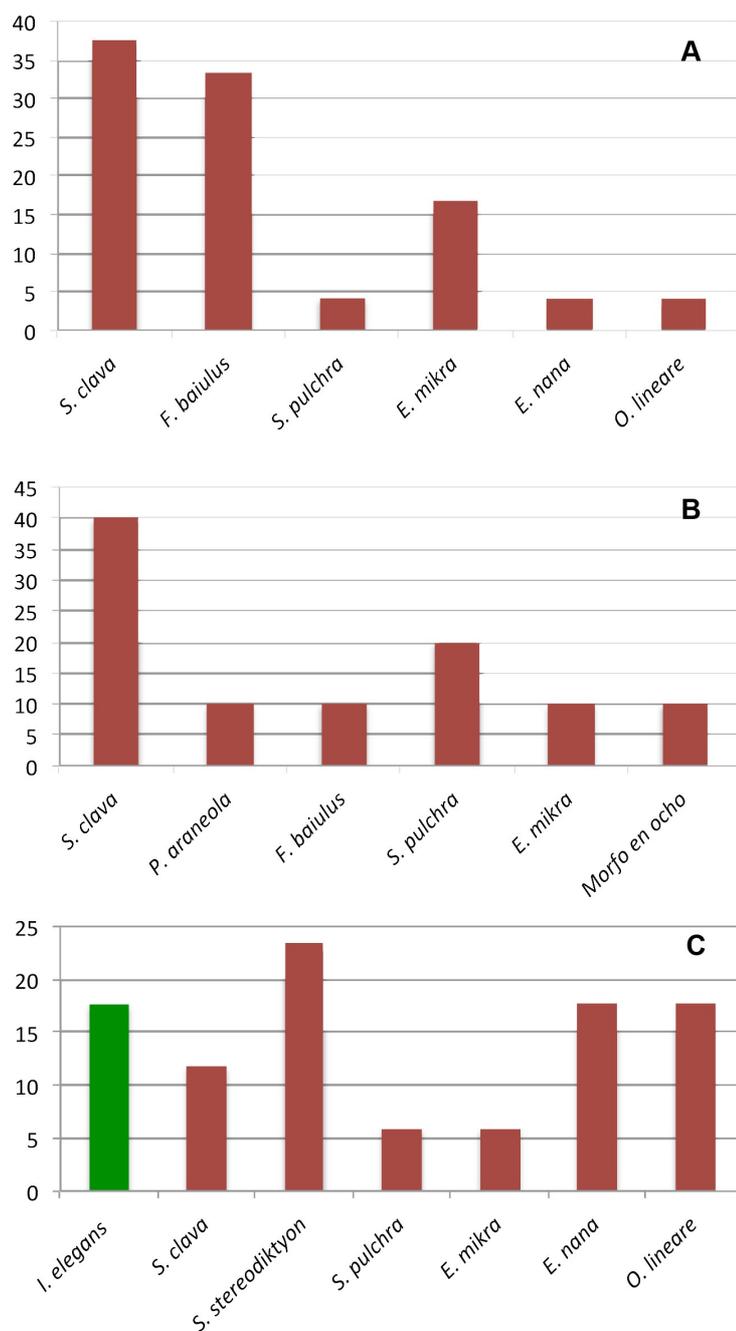


Fig. 5.13: Frecuencia relativa de icnotaxones en conchas de bivalvos del yacimiento de Palamós: A) *Arctica islandica*; B) *Pseudamussium septemradiatum*; C) *Chlamys islandica* (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

### 5.8.3. Cañón de Blanes (B)

Esta localidad es la que se ha examinado con mayor intensidad, si bien sólo se ha podido tratar conchas de *Arctica islandica*. Se ha identificado 16 icnoespecies en 59 muestras procedentes de 21 valvas recolectadas en esta zona: *Scolecia filosa*, *Ichnoreticulina elegans*, *Saccomorpha clava*, *Saccomorpha globata*, *Polyactina araneola*, *Flagrichnus baiulus*, *Flagrichnus profundus*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia*

*mikra*, *Entobia nana*, *Iramena* isp., *Orthogonum lineare*, *Orthogonum spinosum*, *Orthogonum tubulare*, morfo dendroide y morfo piriforme (Fig. 5.14). Las perforación más abundante en estas muestras es *Saccomorpha clava*. Es remarcable la presencia de 2 icnoespecies atribuibles a la actividad de fotoautótrofos (*S. filosa* y *I. elegans*), ambas buenas indicadoras paleobatimétricas. La Fig. 5.15 representa la frecuencia relativa de los icnotaxones en las conchas de *Arctica* analizadas en esta localidad. En este yacimiento el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

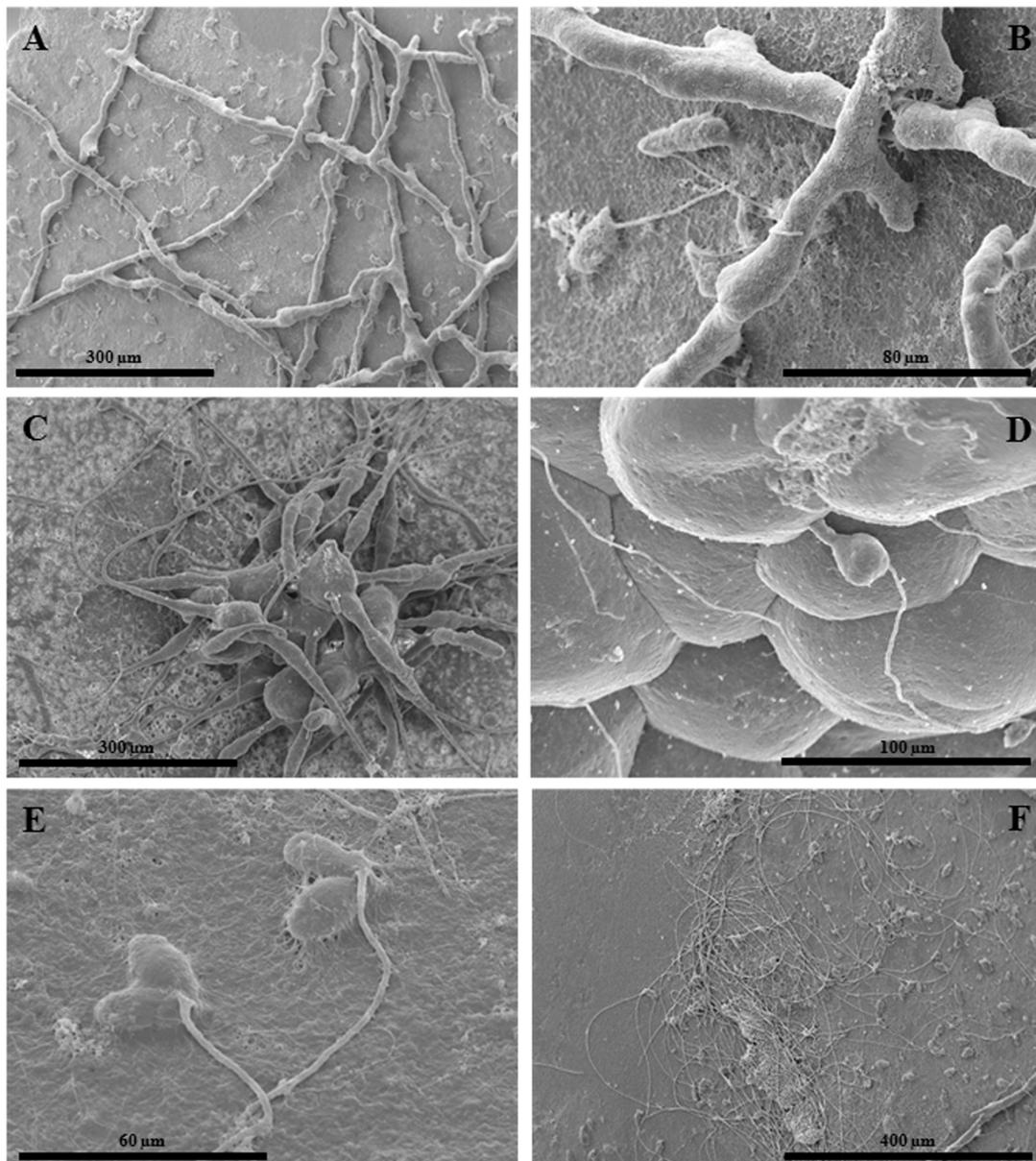


Fig. 5.14: Microperforaciones en conchas de *Arctica islandica* del cañón de Blanes producidas por euendolitos heterótrofos: A) Sistema tubular de *Orthogonum tubulare*; B) Detalle de *O. tubulare*; C) Grupo con diversos especímenes de *Polyactina araneola*; D) *Saccomorpha clava* junto con *Entobia* isp.; E) *Flagrichus baiulus*, producido por hongos; F) Red de *F. baiulus*.

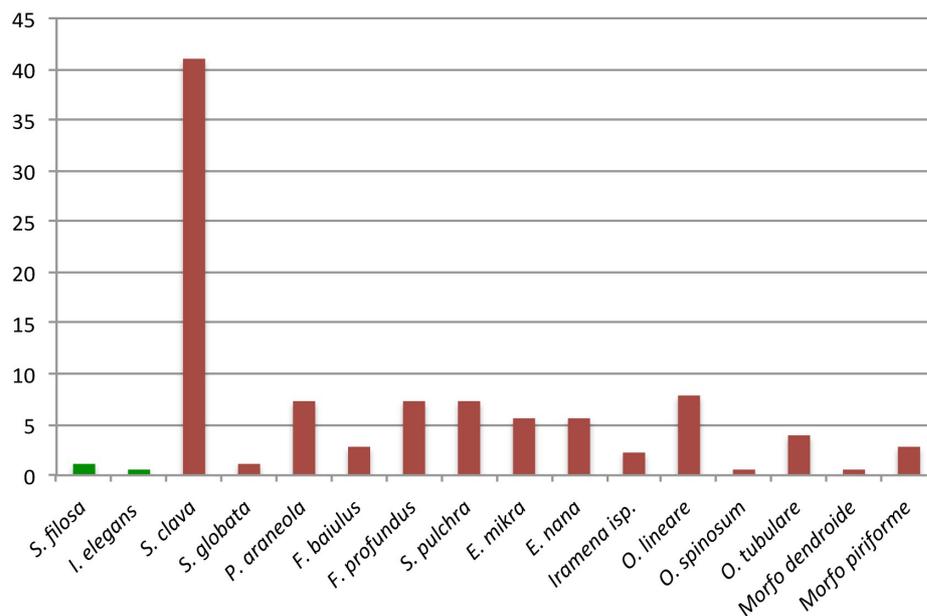


Fig. 5.15: Frecuencia relativa de icnotaxones en conchas de *Arctica islandica* del yacimiento de Blanes (verde: fotoautótrofos; granate: heterótrofos).

#### 5.8.4. Delta de l'Ebre (DE)

Del Delta de l'Ebre -el área más meridional considerada- se ha estudiado 16 muestras procedentes de 5 valvas de *Arctica islandica*. En ellas se ha identificado un total de 7 icnoespecies: *Saccomorpha clava*, *Planobola radicans*, *Polyactina araneola*, *Flagrighnus baiulus*, *Semidendrina pulchra*, *Entobia mikra* y *Entobia nana* (Fig. 5.16). Las perforaciones más comunes en estas valvas corresponden a *Saccomorpha clava*, y no se ha identificado trazas atribuibles a fotoautótrofos. La Fig. 5.17 representa la frecuencia relativa de los icnotaxones en las conchas de *A. islandica* de esta localidad. En este yacimiento el grado de erosión es bajo, en el nivel 1.

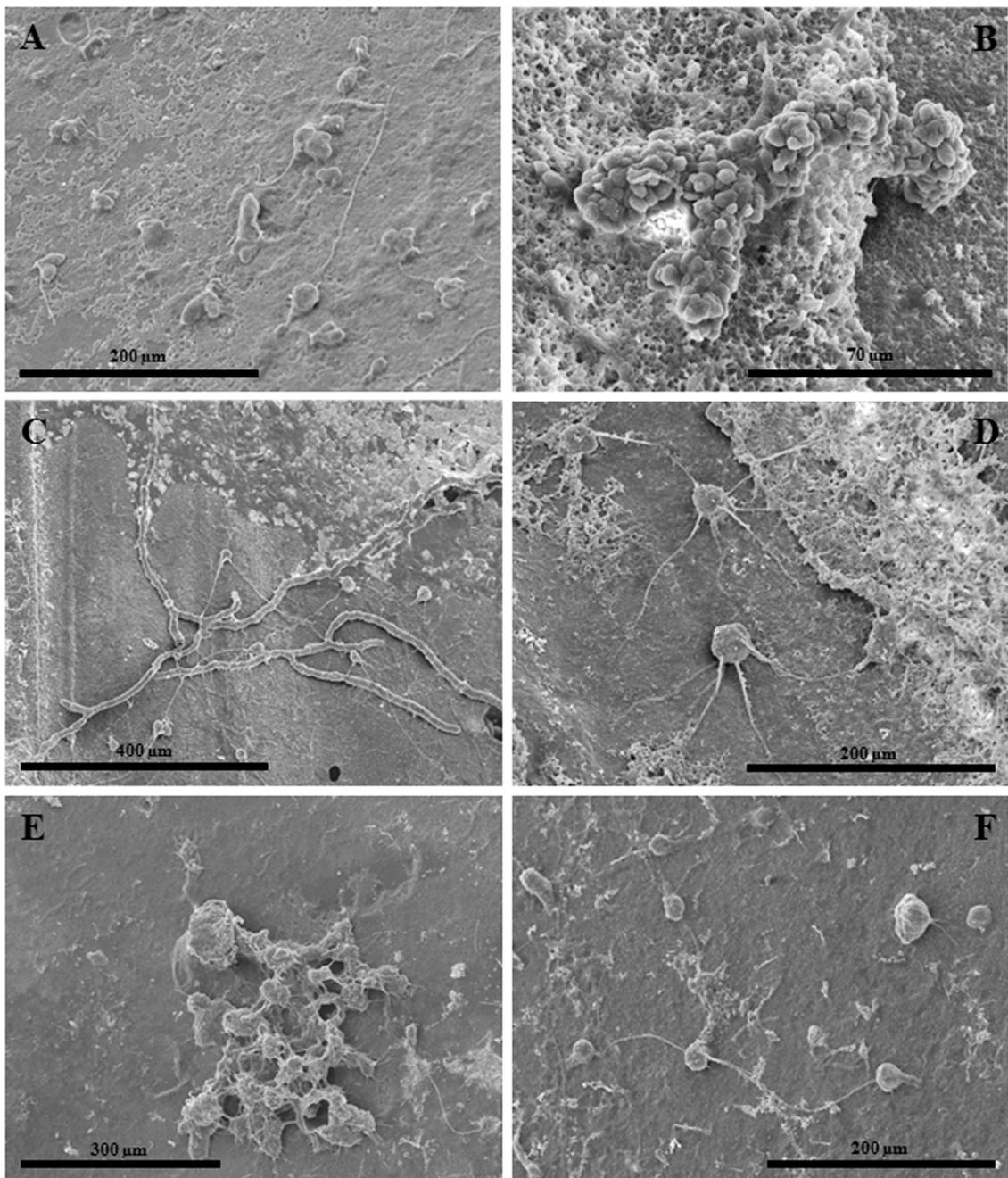


Fig. 5.16: Microperforaciones en valvas de *Arctica islandica* del Delta de l'Ebre producidos por euendolitos heterótrofos: A) Grupo con diversos ejemplares de *Flagrichus baiulus*; B) *Entobia mikra*; C) Red de *Orthogonum tubulare*; D) Dos formas de *Planobola radicans*; E) *Semidendrina pulchra*; F) Algunos ejemplares de *Saccomorpha clava*.

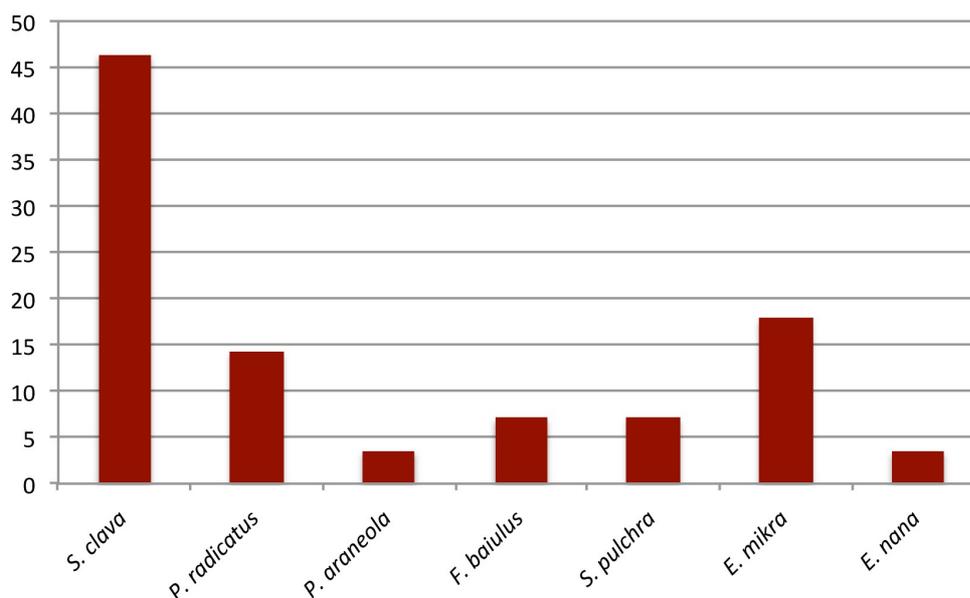


Fig. 5.17: Frecuencia relativa de icnotaxones en conchas de *Arctica islandica* del yacimiento del Delta de l'Ebre.

## 5.9. Resultados referidos a afinidad e icnodiversidad

Se ha utilizado el índice de Dice para cuantificar la afinidad microicnológica entre las distintas localidades y entre los distintos substratos esqueléticos (Tabla 5.4). La afinidad entre localidades se ha calculado de dos formas diferentes: separadamente a partir de las icnoespecies identificadas en *Arctica islandica*, ya que se trata del único bivalvo utilizado en las 4 localidades de muestreo (Tabla 5.4A), y agrupando todas las trazas identificadas en todas las conchas (excepto *Glossus humanus*) (Tabla 5.4B). En el caso de las perforaciones en *A. islandica*, los valores de la afinidad oscilan entre 0,52 y 0,77. Cabe resaltar la alta afinidad entre las localidades de Cap de Creus y Palamós con el Delta de l'Ebre, situadas respectivamente en cañones submarinos y en un lóbulo deltaico, a un extremo y otro del área considerada. Los valores más bajos son siempre los comparativos entre Blanes y las restantes localidades.

Cuando se añaden los icnotaxones identificados en las formas epibentónicas, el valor mínimo desciende ligeramente para todos los pares, excepto para Palamós/Blanes y Delta de l'Ebre/Blanes que aumentan también ligeramente.

Hay 4 icnotaxones identificados en *Arctica islandica* de todas las localidades: *Saccomorpha clava*, *Flagrichnus baiulus*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra*. Al considerar todas las especies de bivalvos, se añade una quinta icnoespecie, *Polyactina araneola*.

Siete de los icnotaxones identificados aparecen sólo en una localidad: *Scolecia*

*serrata*, *Fascichnus parvus* y *Cavernula pediculata* (Cap de Creus), *Iramena* isp., *Orthogonum spinosum* y *O. tubulare* (Blanes), y el morfo en ocho (Palamós). Los 3 exclusivos de Cap de Creus corresponden a la actividad de fotoautótrofos. Los restantes, se alinean con los producidos por organismos heterótrofos.

A					B				
Iconotaxones en <i>A. islandica</i>	CC	P	B	DE	Iconotaxones en todas las especies	CC	P	B	DE
<i>S. filosa</i>	0	0	1	0	<i>S. filosa</i>	1	0	1	0
<i>F. parvus</i>	1	0	0	0	<i>S. serrata</i>	1	0	0	0
<i>I. elegans</i>	0	0	1	0	<i>F. parvus</i>	1	0	0	0
<i>S. clava</i>	1	1	1	1	<i>I. elegans</i>	0	1	1	0
<i>S. globata</i>	0	0	1	0	<i>C. pediculata</i>	1	0	0	0
<i>P. radicans</i>	0	0	0	1	<i>S. clava</i>	1	1	1	1
<i>P. araneola</i>	1	0	1	1	<i>S. globata</i>	0	0	1	0
<i>F. baiulus</i>	1	1	1	1	<i>S. stereodiktion</i>	1	1	0	0
<i>F. profundus</i>	1	0	1	0	<i>P. radicans</i>	1	0	0	1
<i>S. pulchra</i>	1	1	1	1	<i>P. araneola</i>	1	1	1	1
<i>E. mikra</i>	1	1	1	1	<i>F. baiulus</i>	1	1	1	1
<i>E. nana</i>	0	1	1	1	<i>F. profundus</i>	1	0	1	0
<i>Iramena</i> isp.	0	0	1	0	<i>S. pulchra</i>	1	1	1	1
<i>O. lineare</i>	0	1	1	0	<i>E. mikra</i>	1	1	1	1
<i>O. spinosum</i>	0	0	1	0	<i>E. nana</i>	0	1	1	1
<i>O. tubulare</i>	0	0	1	0	<i>Iramena</i> isp.	0	0	1	0
morfo dendroide	0	0	1	0	<i>O. lineare</i>	0	1	1	0
morfo piriforme	0	0	1	0	<i>O. spinosum</i>	0	0	1	0
					<i>O. tubulare</i>	0	0	1	0
					morfo dendroide	0	0	1	0
					morfo piriforme	0	0	1	0
					morfo en ocho	0	1	0	0

	CC	P	B	DE
CC	1	0,61	0,52	0,71
P		1	0,54	0,77
B			1	0,52
DE				1

	CC	P	B	DE
CC	1	0,48	0,46	0,55
P		1	0,64	0,71
B			1	0,54
DE				1

Tabla 5.4: Valores del índice Dice de afinidad faunística: A) Para los iconotaxones identificados en *Arctica islandica*; B) Para los iconotaxones identificados en todas las conchas (excepto *Glossus humanus*).

En la Tabla 5.5A se expresa la icnodiversidad local (valores de riqueza, de dominio D y de diversidad  $H$ ) de acuerdo con los índices explicados en el apartado de metodología, basada en las perforaciones sobre *Arctica islandica*. Blanes es la localidad con un valor numérico más alto de icnodiversidad, más que doblando el número de icnoespecies respecto a las otras áreas. Sin embargo, el valor más alto del índice  $H$  corresponde al Delta de l'Ebre (1,51 y equitabilidad  $J$ , 0,77). En conjunto, los valores de  $H$  son muy altos, con valores de la equitabilidad  $J$  por encima de 0,76. En cuanto al valor del índice  $D$ , es bajo en todos los casos (nunca superior a 0,31).

A					B		
	CC	P	B	DE		CC	P
<i>Scolecia filosa</i>	0	0	2	0	<i>Scolecia filosa</i>	3	0
<i>Fascichnus parvus</i>	4	0	0	0	<i>Scolecia serrata</i>	1	0
<i>Ichnoreticulina elegans</i>	0	0	1	0	<i>Ichnoreticulina elegans</i>	0	3
<i>Saccomorpha clava</i>	11	9	73	13	<i>Cavernula pediculata</i>	1	0
<i>Saccomorpha globata</i>	0	0	2	0	<i>Saccomorpha clava</i>	3	5
<i>Planobola radicans</i>	0	0	0	2	<i>Saccomorpha stereodyktion</i>	5	4
<i>Polyactina araneola</i>	1	0	17	1	<i>Planobola radicans</i>	2	0
<i>Flagrichnus baiulus</i>	1	8	5	2	<i>Polyactina araneola</i>	3	1
<i>Flagrichnus profundus</i>	1	0	13	0	<i>Flagrichnus baiulus</i>	0	1
<i>Semidendrina pulchra</i>	12	1	13	2	<i>Semidendrina pulchra</i>	2	3
<i>Entobia mikra</i>	2	4	10	5	<i>Entobia mikra</i>	2	2
<i>Entobia nana</i>	0	1	10	1	<i>Entobia nana</i>	0	3
<i>Iramena isp.</i>	0	0	4	0	<i>Orthogonum lineare</i>	0	3
<i>Orthogonum lineare</i>	0	1	14	0	<i>Orthogonum lineare</i>	0	3
<i>Orthogonum spinosum</i>	0	0	1	0	morfo en ocho	0	1
<i>Orthogonum tubulare</i>	0	0	7	0			
morfo dendroide	0	0	1	0	nº icnotaxones	9	10
morfo piriforme	0	0	5	0	nº especímenes S	22	26
					nº total de muestras	3	8
nº icnotaxones	7	6	16	7	índice de Simpson D	0,86	0,87
nº especímenes S	32	24	178	26	índice de Shannon H	2,09	2,17
nº total de muestras	16	8	59	16	índice de equitabilidad J	0,95	0,94
índice de Simpson D	0,28	0,28	0,2	0,31			
índice de Shannon H	1,49	1,43	2,1	1,51			
índice de equitabilidad J	0,77	0,8	0,76	0,77			

C				
	CC	P	B	DE
<i>Scolecia filosa</i>	3	0	2	0
<i>Scolecia serrata</i>	1	0	0	0
<i>Fascichnus parvus</i>	4	0	0	0
<i>Ichnoreticulina elegans</i>	0	3	1	0
<i>Cavernula pediculata</i>	3	0	0	0
<i>Saccomorpha clava</i>	14	14	73	13
<i>Saccomorpha globata</i>	0	0	2	0
<i>Saccomorpha stereodyktion</i>	5	4	0	0
<i>Planobola radicans</i>	2	0	0	2
<i>Polyactina araneola</i>	4	1	17	1
<i>Flagrichnus baiulus</i>	1	9	5	2
<i>Flagrichnus profundus</i>	1	0	13	0
<i>Semidendrina pulchra</i>	14	4	13	2
<i>Entobia mikra</i>	4	6	10	5
<i>Entobia nana</i>	0	1	10	1
<i>Iramena isp.</i>	0	0	4	0
<i>Orthogonum lineare</i>	0	4	14	0
<i>Orthogonum spinosum</i>	0	0	1	0
<i>Orthogonum tubulare</i>	0	0	7	0
morfo dendroide	0	0	1	0
morfo piriforme	0	0	5	0
morfo en ocho	0	1	0	0
nº icnotaxones	12	10	16	7
nº especímenes S	56	47	102	26
nº total de muestras	19	16	59	16
índice de Simpson D	0,84	0,83	0,2	0,31
índice de Shannon H	2,12	1,99	2,1	1,51
índice de equitabilidad J	0,85	0,86	0,76	0,77

Tabla 5.5: Valores de la icnodiversidad local (riqueza, dominio D, índice de diversidad H, equitabilidad) en base a las microperforaciones identificadas en: A) *Arctica islandica*; B) Los bivalvos epibentónicos (*Chlamys islandica* y *Pseudamussium septemradiatum*); y C) En el conjunto completo de los bivalvos (excepto *Glossus humanus*).

La Tabla 5.5B corresponde a los mismos índices, pero calculados para los bivalvos epibentónicos (*Ch. islandica* y *P. septemradiatum*) de Cap de Creus y Palamós. Como puede observarse, ambos índices de diversidad H son muy elevados aunque en Cap de

Creus se ha trabajado con un número de muestras bastante inferior (3) que las de Palamós (8), proporcionado sin embargo un número muy similar de especímenes y de icnotaxones. En cuanto al índice  $D$ , es elevado en las dos localidades.

Finalmente, la Tabla 5.5C refleja estos índices para el conjunto de los icnotaxones de cada localidad conjuntamente para las 3 especies de moluscos consideradas. En este caso, los índices  $D$  se mantienen bajos para las localidades de Blanes y Delta del Ebre (allí no hay pectínidos), y son altos para Cap de Creus y Palamós, donde se han introducido los datos correspondientes a los pectínidos. Los índices de diversidad  $D$  (modulados por el índice de equitabilidad) aumentan ligeramente en relación al cálculo a partir de *A. islandica* en solitario, y son inferiores al valor calculado para los pectínidos en solitario.

## 5.10. Comentarios y Discusión

### 5.10.1. *Ichnotaxonomía y distribución general de las microperforaciones*

Se ha identificado 22 icnotaxones, 18 de ellos a nivel específico (con 1 icnoespecie propuesta como nueva para la ciencia), 1 a nivel genérico y 3 identificados a nivel morfológico (Tabla 5.3). De ellos, 5 corresponden a trazas producidas por cianobacterias, bacterias y clorófitas fotoautótrofas, mientras que las 17 restantes corresponden a microendolitos heterótrofos. Su distribución es irregular en las muestras, tanto por localidades como por especies de bivalvos que constituyen su sustrato.

Aunque diversas, las microperforaciones debidas a fotoautótrofos aparecen muy esporádicamente. Sólo *Scolecia filosa* es abundante en conchas de *Pseudamussium septemradiatum* de Cap de Creus e *Ichnoreticulina elegans* en valvas de *Chlamys islandica* de Palamós. Aunque también presentes en valvas de *Arctica islandica*, estas perforaciones son más abundantes en bivalvos epibentónicos (*Chlamys* y *Pseudamussium*), y están ausentes en conchas de *Arctica* (bivalvo endobentónico) tanto de Palamós como del Delta de l'Ebre.

En conjunto, las microperforaciones porcentualmente más abundantes son *Saccomorpha clava*, *S. stereodiktyon*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra* (Fig. 5.18) En este caso, no hay diferencias entre bivalvos huéspedes, endobentónicos o epibentónicos.

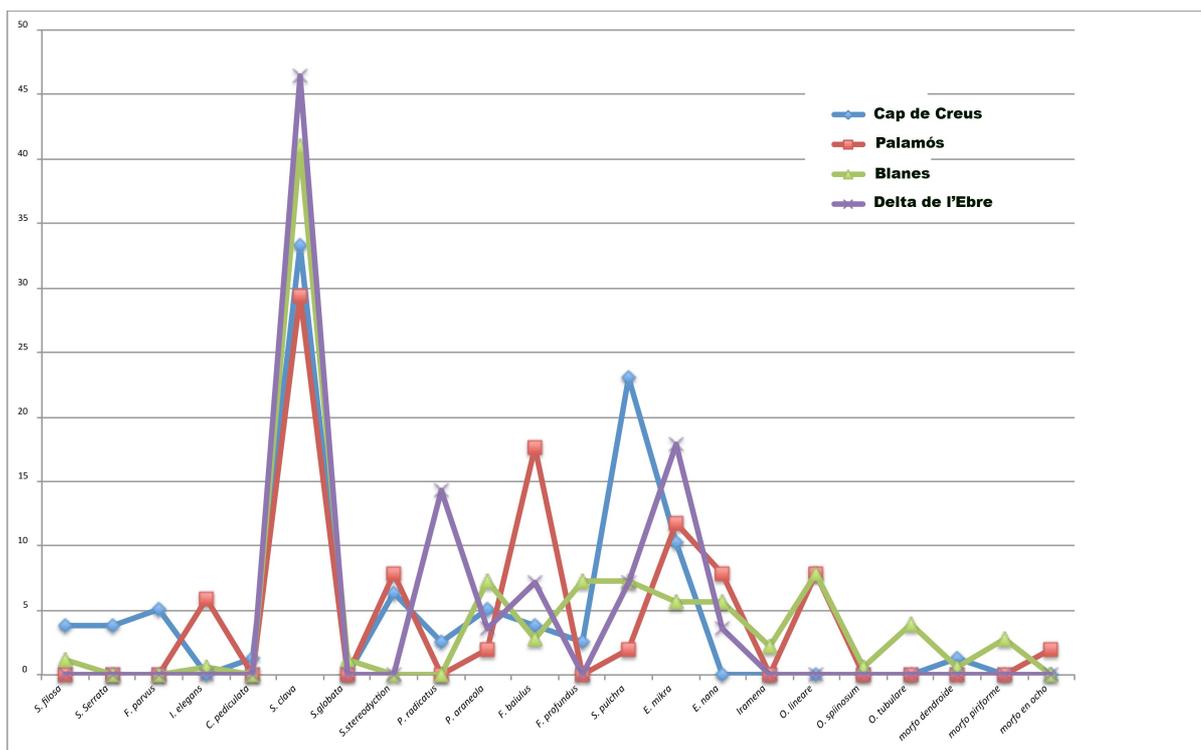


Fig. 5.18: Comparación de la abundancia (en valores porcentuales) de cada una de las incoespecies identificadas para las cuatro localidades.

No se ha identificado trazas de fotoautótrofos en conchas de *Glossus humanus*, que por otra parte contienen hasta 6 icnotaxones distintos producidos por heterótrofos, principalmente hongos.

### 5.10.2. Afinidad e icnodiversidad

Da las tablas de los índices de afinidad en *Arctica islandica* (Tabla 5.4) se puede observar que 4 microperforaciones (*Saccomorpha clava*, *Flagrichnus baiulus*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra*) son comunes a las 4 localidades consideradas.

Considerando las características ambientales de cada una de ellas, se hacen distintas consideraciones. *Saccomorpha clava* se caracteriza por tener un rango batimétrico muy amplio (Wisshak *et al.*, 2005a); de hecho, se puede encontrar en profundidad y también en zonas disfóticas, igualmente como *Entobia mikra*, tal como se deduce de los datos en Wisshak (2008a). *Flagrichnus baiulus* y *Semidendrina pulchra* son trazas propias de zonas frías (Wisshak, pers. com.; Wisshak & Porter, 2006), así que su presencia nos indica temperaturas bajas y ambiente frío en el mar en estas 4 zonas.

En la Tabla 5.4 se puede observar también que las 4 zonas comparten muchas incoespecies entre sí, dando como resultado índices de afinidad elevados, especialmente entre Delta de l'Ebre y Cap de Creus o Palamós, pero considerando las

microperforaciones que hay se hacen otras reflexiones.

### 5.10.3. Inferencias paleoambientales

En primer lugar, de la observación de la Tabla 5.3 y siguientes, se evidencia que en Delta de l'Ebre no se han identificado trazas de ningún fotoautótrofo, mientras que en las restantes localidades están presentes, aunque sea en proporciones bajas. Así que desde un punto de vista ambiental, esta área podría ser distinta de las otras. Mientras se constata que en la zona de Cap de Creus aparecieron trazas de algunas cianobacterias, en la zona de Blanes se encontraron pocas y en el área de Palamós no se localizó ninguna traza de cianobacteria, pero allí se ha identificado *Ichnoreticulina elegans*, perforación importante por ser un indicador batimétrico para el área disfótica (Glaub, 2004). Así que por la presencia del resto de microperforaciones se propone que estas tres últimas zonas corresponderían, por lo menos, a una zona disfótica, donde llegaba como mínimo un poco de luz. Mientras, para el Delta del'Ebre se propone en principio un ambiente de zona afótica porque aquí sólo se ha identificado la presencia de perforaciones de hongos y ninguna microtraza de fotoautótrofo.

Si bien similares entre si, cada área estudiada habría correspondido en el Pleistoceno a un ambiente ligeramente distinto.

En general, *Ichnoreticulina elegans* suele ir asociada con *Scolecia filosa*, asociación que también aparece en el material aquí estudiado procedente de Palamós y de Blanes. Estas trazas en conjunto indican un ambiente marino disfótico.

En Cap de Creus aparecen perforaciones de clorofitos del tipo *Cavernula pediculata* en *Pseudamussium septemradiatum*, lo cual indicaría que este bivalvo vivía en la zona eufótica. Además, la presencia de trazas de cianobacterias corroboraría un ambiente eufótico superficial para esta zona.

En Blanes sólo aparece un tipo de perforaciones atribuidas a cianobacterias, con una presencia muy escasa. En cualquier caso, y considerando que las cianobacterias necesitan de la luz, se propone que las aguas aquí marcarían la zona eufótica.

En el área de Palamós se plantea una zona de aguas disfóticas por la presencia de *Ichnoreticulina elegans*, típica de este ambiente.

Finalmente, para el Delta del'Ebre se sugiere un ambiente de aguas afóticas, ante la presencia exclusiva de perforaciones producidas por hongos. Esta consideración no se contradice con un medio de aguas más turbias, propio de una zona de delta.

Todo ello permite afirmar que durante el Pleistoceno superior la línea de costa se hallaba por debajo de la línea actual, en un salto suficiente para permitir la entrada de luz hasta esas profundidades. Resulta complejo determinar una batimetría en valor absoluto. Teniendo en cuenta que las aguas debían ser relativamente limpias por la falta de aportes de los ríos, se puede especular una paleobatimetría máxima de los actuales afloramientos de 200 m (límite máximo de penetración de la luz en estas condiciones, con aguas muy transparentes), lo que implicaría una diferencia de entre 50 y 225 m respecto al nivel del mar actual.

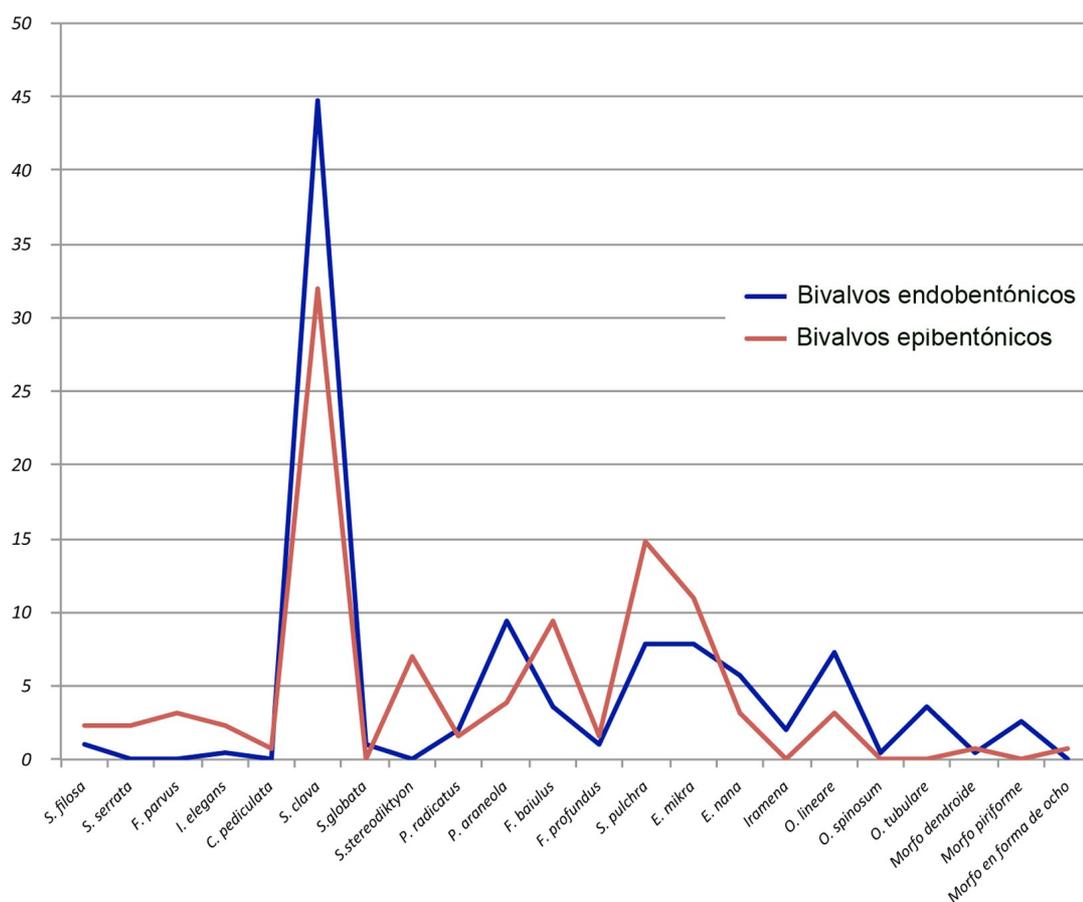


Fig. 5.19. Proporciones porcentuales de las distintas icnoespecies representadas en función del hábito de vida de los bivalvos huéspedes: Bivalvos endobentónicos: *Arctica islandica* y *Glossus humanus*; Bivalvos epibentónicos: *Chlamys islandica* y *Pseudamussium sepetemradiatum*.

Como complemento a las observaciones paleoambientales, se ha hecho la distinción entre conchas epibentónicas y endobentónicas: las conchas endobentónicas son *Arctica islandica* y *Glossus humanus*; las epibentónicas, *Chlamys islandica* y *Pseudamussium sepetemradiatum*. En la Figura 5.19 se pueden ver los resultados en proporción de microperforaciones según estos dos grupos ecológicos. Las conchas de los bivalvos endobentónicos tienen una mayor presencia y diversificación de perforaciones de

hongos, mientras que las de los epibentónicos muestran un mayor porcentaje de trazas de fotoautótrofos y, aunque también las hay producidas por hongos, su porcentaje es inferior respecto al de las conchas endobentónicas. *Saccomorpha clava* es la traza más abundante porcentualmente en ambos grupos, alcanzando el 45% para los endo- y el 32% para los epibentónicos. *Semidendrina pulchra* es la segunda en presencia para los epibentónicos (15%), seguida de *Flagrichnus baiulus* (9%). Entre los endobentónicos, la segunda icnoespecies es *Polyactina araneola* (9%) y en tercer lugar aparece *Orthogonum lineare* (7%). Desde luego, los perforantes fotótrofos dominan en las formas epifáunicas sobre las endofáunicas, si bien el porcentaje que representan en todos los casos no sobrepasa el 3%. Al estar la mayoría de las especies representadas en porcentajes muy bajos, las diferencias son muy sutiles y merecerían un estudio con mucho más material. Sin embargo, señalan un posible comportamiento selectivo de los perforantes, que podría obedecer a razones diversas. La primera, la forma de vida misma de las especies: las epibentónicas ya se encuentran en el medio iluminado y sus conchas son más fácilmente colonizables por los fotoautótrofos, mientras que las endobentónicas viven enterradas en el substrato y por tanto sus conchas sólo son susceptibles de ser ocupadas si la concha ha sido desenterrada después de la muerte del animal. En segundo lugar, podría haber una selección en función de la mineralogía y microestructura de las conchas. En este caso, las de los epibentónicos son calcíticas con microestructura foliada, mientras que la de *A. islandica* presenta una capa externa prismática de aragonito. No se conocen estudios previos que puedan dar razón de estas selección, que merecería ser profundizada.

### 5.11. Conclusiones

- ♦ Este estudio se ha llevado a cabo sobre cuatro especies de bivalvos procedentes de 4 localidades submarinas del NE de la costa ibérica (Cap de Creus, Palamós, Blanes y Delta de l'Ebre): *Arctica islandica*, *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum* y *Glossus humanus*. De estas conchas se afirma que sólo la última especie está presente en el mar Mediterráneo actual, mientras que las otras tres ahora no lo habitan, así que sólo en el segundo caso es seguro afirmar que las conchas recolectadas pertenecen al Würm.
- ♦ Se afirma la importancia de los microperforaciones como indicadores de luz y no de batimetría.
- ♦ Se remarca la importancia del transporte que es más o menos significativo por

las conchas que afloran sobre el fondo marino. Sólo las valvas cerradas que se dragaron en el Delta de l'Ebre indicarían con seguridad un grado bajo o nulo de transporte bioestratinómico, y seguramente un enterramiento rápido.

- ♦ La presencia de fotoautótrofos es importante porque de esta manera se descarta que las microperforaciones fuesen producidas por bioerosionadores actuales. De hecho, a las profundidades actuales a las que se ha dragado todo el material no son susceptibles de recibir radiación solar.
- ♦ Desde la perspectiva paleoambiental se plantea la hipótesis de que en Cap de Creus los bivalvos estaban en una zona eufótica superficial; en Blanes se plantea que las aguas eran eufóticas; para Palamós se sugiere una zona disfótica. Finalmente, para el Delta de l'Ebre se propone que la zona podría ser perfectamente afótica.

## 6. DESCRIPTIVA Y SISTEMÁTICA

### 6.1. Bacteria

Del grupo de las bacterias hay mucha información biológica, aunque hay pocos datos respecto a su actividad como microerosionadores.

Diferentes trabajos han demostrado que las bacterias pueden atacar la superficie de los cristales de piedra caliza y disolver la matriz orgánica de esqueletos de coral, causando bioerosión interna (DiSalvo, 1969; Risk & MacGeachy, 1978). Un estudio piloto en Hawai indicó que las bacterias producen áreas de color marrón dentro de los esqueletos de los corales masivos (DiSalvo, 1969). Las perforaciones de esponjas también estaban estrechamente asociadas con las de bacterias, las cuales posiblemente podrían haber ayudado a la penetración de las esponjas en el coral.

Aunque el mecanismo exacto de perforación de las bacterias endolíticas sigue siendo desconocido, DiSalvo (1969) sospechó que pueden erosionar el substrato mediante la secreción de ácidos orgánicos (por ejemplo, oxálico, glucónico, cítrico o acético).

En este estudio se describe una sola icnoespecie (*Scolecia serrata* Radtke, 1991), tentativamente atribuida a la actividad perforante de bacterias.

*Scolecia serrata* Radtke, 1991

(Fig. 6.1)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie solamente en una localidad:

- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Very thin, narrow winding, often serrate and rarely branching galleries close to the substrate surface, running closely besides or on top of each other.* [Galerías muy delgadas, estrechas y sinuosas, a menudo dentadas y raramente ramificadas, próximas a la superficie del substrato, desarrollándose cerca o en la parte superior unas de otras].

**Descripción:** *Scolecia serrata* se presenta como un conjunto de galerías finas y en el ejemplar identificado la microornamentación aserrada (con aspecto de dientes de sierra) característica de la especie no se observa con claridad. En la zona más central de la perforación, la red de galerías es más densa (pero no se puede distinguir su principio), mientras que en la zona más periférica la red disminuye de densidad. En las muestras estudiadas de *Pseudamussium septemradiatum*, las galerías tienen un diámetro de 2,42  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en un 66,7% del conjunto de las muestras estudiadas.

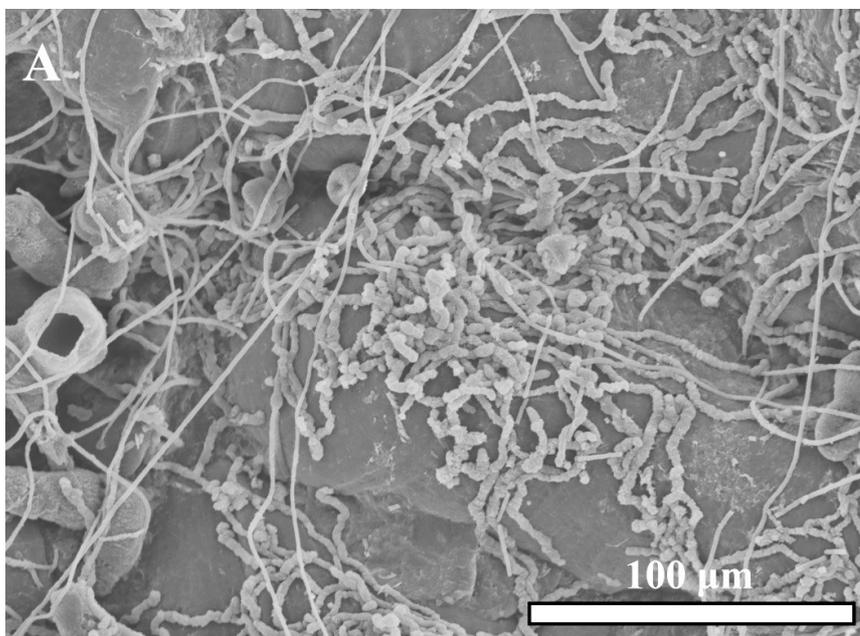


Fig. 6.1: Red de *Scolecia serrata* en *Pseudamussium septemradiatum*, Cap de Creus, Pleistoceno.

**Información ambiental:** Radtke (1993) encuentra *Scolecia serrata* en la isla Lee Stocking (Bahamas), desde 800 hasta 1600 m de profundidad; Glaub *et al.* (2002), en las aguas atlánticas de Tromsø (Noruega); Beuck & Freiwald (2005) citan su abundante

y densa presencia en el montículo del coral *Lophelia pertusa* de Propeller Mound ((Bahía de Porcupine, SW de Irlanda), a una profundidad de 200-400 m en aguas afóticas profundas; Beuck *et al.* (2009) la localizan en aguas profundas de Apulia (Mar Jónico); Wisshak *et al.* (2011) en el sur del Canal de Faial, entre las islas de Faial y Pico (Azores), donde aparece en muestras recogidas entre 15 y 500 m de profundidad.

Vogel & Marinovich (2004) la atribuyen a la zona eufótica profunda al hallarla en conchas de bivalvos del Mioceno superior de la Formación Tachilni (Alaska). Glaub (2004) la señala en conchas de moluscos del Cuaternario inf. de Mauritania en zonas entre 220 y 300 m de profundidad y Heindel *et al.* (2008, 2009) en las incrustaciones de algas coralinas y microbiolitos en el arrecife de Tahití (Tiarei y sur de Mara'a), de la edad de la última glaciación, a profundidades entre 41,6 y 117,5 m.

**Discusión/Comentarios:** En las muestras de *Pseudamussium septemradiatum* estudiadas, *Scolecia serrata* presenta algunas características que la diferencian de las descripciones de la bibliografía. Así, las galerías del espécimen identificado tienen un diámetro de 2,42  $\mu\text{m}$ , bastante mayor respecto a la descripción de Radtke (1993), quien encuentra filamentos con un diámetro hasta 1  $\mu\text{m}$ , y algo más gruesos respecto a la descripción de Glaub (2004), quien habla de filamentos con un diámetro entre 0,5  $\mu\text{m}$  y 2  $\mu\text{m}$ . Por otra parte, la microornamentación aserrada es presente, pero no tan clara como en los especímenes citados en la bibliografía. Sin embargo, se ha optado por mantener la identificación como *S. serrata*, por la similitud general de las trazas. Convendría analizar en un futuro y con más ejemplares la incidencia de las condiciones ambientales (temperatura de las aguas, por ejemplo) sobre la morfología de la traza.

Algunos autores (e.g. Heindel *et al.*, 2009) señalan que *Scolecia serrata* aparece con frecuencia asociada a *Ichnoreticulina elegans*. Además, Wisshak *et al.* (2008) advierten que debido a su tamaño diminuto y su poca profunda penetración, este rastro queda a menudo oscurecido por otras trazas que se le superponen.

El productor actual de *Scolecia serrata* es desconocido, pero varios autores han propuesto taxones alternativos. Así, Glaub (2004) afirma que probablemente es una traza de origen bacteriano; Heindel *et al.* (2008) proponen que es producida por organismos heterótrofos y que no tendría una importancia directa en la interpretación de la palaeobatimetría.

**Distribución estratigráfica:** La presencia más antigua de *Scolecia serrata*

corresponde a los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA) (Wisshak *et al.*, 2008; Wisshak, 2012). Glaub *et al.* (2007) la citan en materiales del Paleógeno hasta la actualidad. También se ha identificado en sedimentos miocenos del sur de České Třebové (República Checa) (Axmann *et al.*, 2010) y en conchas de bivalvos del Mioceno superior de la Formación Tachilni (Costa del Pacífico de la península de Alaska) (Vogel & Marincovich, 2004). Glaub (2004) la señala en el Cuaternario inf. de Mauritania y Heindel *et al.* (2008, 2009) en arrecifes de Tahití de la última glaciación.

## 6.2 Cyanobacteria

La mayoría de las cianobacterias, o algas verde-azuladas, son fotoautótrofas obligadas y fotoheterótrofas facultativas, e incluso a veces algunas son quimioheterótrofas (e.g., May & Perkins, 1979). También los científicos discuten sobre su heterotrofia facultativa, como en el caso de la cianobacteria endolítica *Plectonema terebrans*, capaz de vivir en zonas poco iluminadas y que afronta condiciones disfóticas que serían difíciles para otros endolitos, como por ejemplo en la zona más allá de los 370 m (Lukas, 1978).

Las cianobacterias endolíticas se reproducen por medio de diversas estrategias reproductivas y son más activas en los ámbitos supramareal a submareal superior (Radtke *et al.*, 1996; Schneider & Le Campion-Alsumard, 1999).

Tanto las cianobacterias como las clorofitas penetran, por un proceso de disolución química no del todo conocida, en esqueletos calcáreos (es decir, en caparzones, corales, conchas, tecas, etc.), así como en las rocas carbonatadas donde juegan un papel importante en la destrucción del substrato en ambientes marinos y de agua dulce (Le Campion-Alsumard & Golubic, 1985; Radtke *et al.*, 1996, 1997).

Penetran el substratos calcáreos por medios químicos a través de ácido carbónico formado a partir de CO<sub>2</sub> metabólico (Schneider, 1976) o del apoyo de las bacterias endosimbiontes (Lukas & Golubic, 1981).

Varias especies de cianobacterias son capaces de erosionar arrecifes de la zona de chapoteo a profundidades de al menos 75 m (Glynn, 1997).

La importancia de las cianobacterias endolíticas reside en su papel en la bioerosión de substratos de CaCO<sub>3</sub> y como indicadores ecológicos del ambiente marino poco profundo, tropical y subtropical (Al-Thukair, 2002). En particular, muestran su mayor abundancia en las aguas costeras intermareales y poco profundas, inferiores a 1 m de profundidad (Carreiro-Silva *et al.*, 2012).

En las zonas de alta penetración de la luz, las cianobacterias endolíticas tienden a crecer perpendicularmente a la superficie del substrato (Golubic *et al.*, 1975), mientras que en zonas fóticas más profundas crecen predominantemente paralelas a la superficie (Perkins & Tsentas, 1976).

El hábito de vida endolítico de las cianobacterias data por lo menos del Proterozoico, con el registro más antiguo de *Euhyella campbellii* en estromatolitos de China (Zhang

& Golubic, 1987). Algunos representantes actuales del género *Euhyella* ilustran la longevidad evolutiva de los microendolitos en general.

En el presente estudio se han identificado cuatro icnoespecies atribuidas a cianobacterias: *Fascichnus parvus* Radtke, 1991; *Fascichnus dactylus* (Radtke, 1991); *Fascichnus frutex* (Radtke, 1991); *Scolecia filosa* Radtke, 1991. Además, se considera que *Planobola macrogota* Schmidt, 1992 pudiera ser también producida por cianobacterias. Finalmente, se atribuye a este grupo una forma de microperforación que ha sido identificada y descrita provisionalmente como Morfo Esferoidal.

*Fascichnus dactylus* (Radtke, 1991)

(Fig. 6.2)

**Material estudiado:** Se ha localizado sólo en una localidad:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *A bundle of uniformly, separate galleries, sometime with terminal club-shaped swellings, penetrates the substrate from a central area mainly in a perpendicular or angled direction.* [Conjunto de galerías uniformes separadas, algunas veces con hinchazones terminales en forma de mazo, que penetran en el substrato desde una zona central principalmente en una dirección perpendicular o en ángulo].

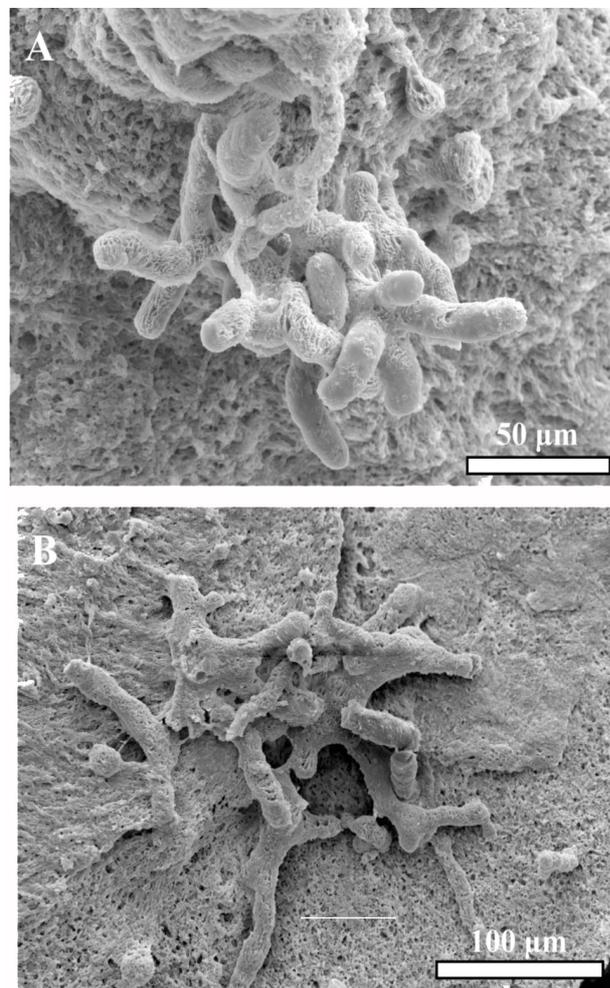


Fig. 6.2: *Fascichnus dactylus* (Radtke, 1991): A-B) En diferentes valvas de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno inf.).

**Descripción:** Se trata de conjuntos de filamentos cortos que llegan a una totalidad de 10 túneles que se irradian a partir de un área central. Entre los conjuntos de filamentos

hay distintas separaciones. Estos filamentos tienen una longitud de aproximadamente 74  $\mu\text{m}$  y el diámetro varía de 11,54  $\mu\text{m}$  hasta 13  $\mu\text{m}$ . El diámetro en la parte central de este conjuntos de filamentos es constante, aunque puede aumentar en los extremos de las galerías. Puede encontrarse en solitario, y si están en grupo se encuentran bastante separados unos de otros y no se observan filamentos conectores entre los distintos cuerpos. La microperforación está presente en un 3,85% de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** Diversos autores citan esta icnoespecie en diferentes zonas actuales: en aguas claras en el norte de Jamaica (Perry & Macdonald, 2002) entre 20-30 m entre la zona fótica inferior y superior; en el atolón Glover (Belize, Honduras) se señalan la presencia de *Fascichnus dactylus* en la concha del gasterópodo *Strombus gigas* en 2 m (Carreiro-Silva *et al.*, 2005, 2009, 2012); en Eilat (al N del Mar Rojo), Gektidis *et al.* (2007) señalan la presencia de *F. dactylus* en la zona superficial eufótica, a profundidades entre 0-30 m; en conchas de bivalvos de la bahía de Safaga (Mar Rojo, Egipto) hasta una profundidad de 27 m (Radtke & Golubic, 2005); en las costas atlántica y pacífica de Panamá, donde Radtke *et al.* (2011) la localizaron en conchas o fragmentos de conchas de moluscos que vivían hasta los 10 m; en el sur del Canal de Faial (Azores, Portugal) la icnoespecie se encontró entre 0 y 15 m de profundidad y es muy rara a 60 m de profundidad (Wisshak *et al.*, 2011); *Fascichulus cf. dactylus* se ha identificado en tres estaciones de Cerdeña (Cherchi *et al.*, 2012) en aguas a menos de 2 m de profundidad.

**Discusión/Comentarios:** Radtke (1991) describió la icnoespecie con el nombre de *Fasciculus dactylus*, reasignada posteriormente al icnogénero *Fascichnus*, como confirman Radkte & Golubic (2005), en conformidad con el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN 1999), que reconoce la prioridad del ctenóforo del Cámbrico *Fasciculus vesanus* (Simonetta & Della Cave, 1978).

Esta traza es muy característica y típica de la parte superior de la zona eufótica superficial, correspondiente batimetrías inferiores a 20 m (Vogel & Marincovich, 2004). Heindel *et al.* (2008) elevan *Fascichnus dactylus* a rango de clave icnotaxonómica para las aguas superficiales eufóticas de la zona II y III (Glaub *et al.*, 2002).

En cuanto al productor, *Hyella caespitosa* Bornet & Flahault 1888 es la especie señalada por la mayoría de autores (e.g. Carreiro-Silva *et al.*, 2012; Chazottes *et al.*, 2009; Glaub *et al.*, 2007) como probable productora de *Fascichnus dactylus*. Gektidis, *et al.* (2007) llegan a proponer hasta seis posibles productores, aunque dan *H.*

*caespitosa* como más probable, la cual se encuentra en todos los hábitats excepto 0 m, en sombra. Wisshak (2008b) indica que *Fascichnus dactylus* puede ser producida por diferentes cianobacterias, en función de las morfologías, pudiendo ser: *H. caespitosa*, la más aceptada por la mayoría de autores actuales, o *Solentia foveolarum* Ercegovic, 1930, que muestra talos de hasta 60  $\mu\text{m}$  de longitud.

Vogel *et al.* (1999) afirman que *Hyella caespitosa* habita en la zona eufótica superficial III, que corresponde a la parte de buena iluminación de la zona submareal, es decir, está en las profundidades con una intensidad de luz de 10% de la superficie. Y también afirman que las perforaciones de las zonas menos profundas eufóticas están típicamente orientadas verticalmente (por ejemplo, *Fascichnus* isp). Mientras que los microperforadores de zonas eufóticas y disfótica más profundas tienden a crear perforaciones horizontales.

Chazottes *et al.* (2009) encuentran el género *Hyella* a una profundidad de agua entre 0-3 m, mientras que Glaub (2004) señalan *Fascichnus dactylus* muy raramente hasta unos 68 m de profundidad en conchas de moluscos del Cuaternario de Mauritania.

Cabe señalar que *Hyella caespitosa* se encuentra en zonas menos profundas en comparación con las perforaciones que se le atribuyen, y existen diferentes ejemplos (e.g. Chazottes *et al.*, 2009) que describen este hecho. Pero esta especie es típica de áreas bien iluminadas, así que creo que el hecho que se encuentre en Mauritania a casi 70 m (Glaub, 2004) pueda ser debido a un caso de transporte, atendiendo además a que es el único artículo en que se cita esta icnoespecie a profundidades tan grandes.

*Fascichnus dactylus* en asociación con *Fascichnus acinosus* configuran una clave icnotaxonómica de la icnocenosis de la zona eufótica superior II, mientras que con *Rhopalia catenata* representa una clave icnotaxonómica por la iconcenosis de la zona eufótica III.

**Distribución estratigráfica:** Glaub & Vogel (2004) y Wisshak *et al.* (2008) cifran la primera aparición de *Fascichnus dactylus* en el Ordovícico y Wisshak (2011) lo señala desde el Ordovícico hasta la actualidad; Vogel *et al.* (2009) la localizan en la región del arco en Cincinnati (norte de Kentucky y sur de Ohio, USA) en el Ordovícico superior; Wisshak *et al.* (2008) localizan los ejemplares en fósiles de moluscos en los depósitos del Carbonífero de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA); Glaub & Vogel (2004) también lo señalan del Pérmico hasta la actualidad; Vogel & Marincovich (2004) la encuentran en la Formación Stepovak (SO de Alaska), del Oligoceno inf.; Heindel *et al.*

(2008, 2009) identifican esta icnoespecie en el arrecife de Tahití correspondiente a la última glaciación, en particular Heindel *et al.* (2008) encuentran estas microperforaciones exclusivamente en corales y por debajo de la zonas de coralígeno; Glaub (2004) la identifica en conchas de moluscos del Cuaternario de Mauritania.

En este trabajo se ha identificado por primera vez en materiales del Plioceno inf.

*Fascichnus frutex* (Radtke, 1991)

(Fig. 6.3)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en conchas de moluscos recogidas en dos de las localidades estudiadas:

- ♦ *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *From a central area, thick and dichotomous ramifying galleries with round, blunt ends radiate into the substrate.* [Galerías gruesas y dicotómicas que se ramifican a partir de un área central, con extremos redondeados que radían hacia el substrato].

**Descripción:** *Fascichnus frutex* está constituido por un conjunto de filamentos que parten de un punto central. Estos filamentos tienen un diámetro similar entre ellos y una longitud de casi 27  $\mu\text{m}$ . Se han encontrado sólo en conchas de *Aequipecten scabrella*.

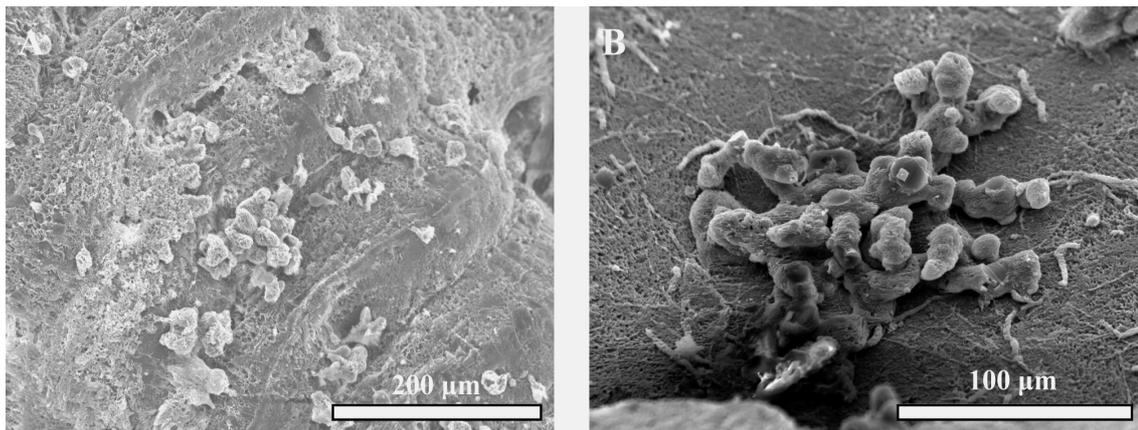


Fig. 6.3: *Fascichnus frutex* (Radtke, 1991): A) Especimen en valva de *Aequipecten scabrella* (Vilacolum, Plioceno inf.); B) Ejemplar en una valva de *Aequipecten scabrella* (Vila-robau, Plioceno inf.).

♦ En la concha de Els Olivets las perforaciones están constituidos por 5 filamentos cuyo diámetro oscila entre 12,04 y 14,09  $\mu\text{m}$ . Estos conjuntos de filamentos están unidos en un área con un anchura desde 74,34  $\mu\text{m}$  hasta 100,09  $\mu\text{m}$ . Esta microperforación está presente en un 14,28% de las muestras estudiadas. En la misma concha de Vila-robau los filamentos tienen un diámetro de 15,93  $\mu\text{m}$  y están en un área de 153,61 x 105,29  $\mu\text{m}$ . Esta forma está en mal estado de conservación por lo que se ha clasificado tentativamente como *F. frutex*. Está presente en un 12,5% de las muestras.

**Información ambiental:** Radtke & Golubic (2005) identifican *Fascichnus frutex* en

la zona desde 0 hasta 4 m en la bahía de Safaga (Egipto). Las aguas aquí tienen la temperatura que oscila entre los 21° y 29°C, las mareas son insignificantes y las modificaciones de nivel del mar dependen de la dirección del viento dominante. Carreiro-Silva *et al.* (2005, 2009, 2012) señalan la presencia de *F. frutex* en una concha del gasterópodo *Strombus gigas* de la zona del arrecife del Atolón Glover (Belize, Honduras), recolectada a una profundidad de 2 m en aguas calmas, con una pequeña amplitud de la marea y corrientes lentas. Se ha identificado también a 2 m de profundidad en un acantilado de One Tree Inland (Gran Barrera de Coral, Australia); en la isla Lee Stocking (Bahamas), a 2-3 m de profundidad y en la Bahía Columbia (Cozumel, México), a 10 m de profundidad (Radtke & Golubic, 2011); también en la América tropical, Radtke *et al.* (2011) identificaron *F. frutex* en las costas pacífica y atlántica de Panamá. En la parte caribeña, caracterizada por aguas más cálidas, aparece a una profundidad de 2 m. En la parte pacífica, más expuesta a afloramientos estacionales de aguas frías y flujos de nutrientes altos, se encontraron a la profundidad de 21 m. Wisshak *et al.* (2011) la encuentran raramente en bivalvos del género *Callista* a 15 m de profundidad en Faial (Islas Azores), mientras que su productor *Hyella* se ha encontrado desde 0 hasta 60 m en la misma zona. Basándose en la bibliografía especializada, Wisshak (2012) describe esta microperforación en la zona eufótica más profunda, y también más raramente en la zona profunda. Es una perforación muy rara en ambiente salobre, mientras que es más común en aguas marinas.

**Discusión/Comentarios:** Lukas & Golubic (1983) identifican en el margen continental de Florida la cianobacteria *Hyella gigas* Lukas & Golubic, 1983 como el productor de esta traza. Esta especie se caracteriza por tener células de grandes dimensiones y habita en la zona fótica alta. Budd & Perkins (1980) citaron perforaciones producidas por *Hyella gigas* en la costa de Puerto Rico. Estos autores definieron el productor como un grupo de filamentos con crecimiento perpendicular a la superficie del substrato que habita en las aguas tropicales de Puerto Rico, donde las temperaturas superficiales fluctúan entre 26° y 29°C.

**Distribución estratigráfica:** En la bibliografía constan sobre todo referencias a localidades actuales, siendo su registro fósil relativamente reducido.

Glaub *et al.* (2007) señalan la presencia de *Fascichnus frutex* en materiales fósiles del Ordovícico, en el Silúrico y desde Pérmico hasta el Peleógeno, y en el Cuaternario y la actualidad. Wisshak (2012) confirma su presencia desde el Protozoico hasta la

actualidad, a partir de evidencias bibliográficas sobre esta microperforación.

Wisshak *et al.* (2008) indican *F. frutex* en la área de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), donde la temperatura de las aguas oscilaba entre 14° y 38°, según se ha establecido a través de análisis de isótopos estables; Radtke (1992) la cita en conchas de invertebrados (moluscos principalmente) del Terciario inf. de la cuenca de París.

En este estudio se cita por primera vez en el Plioceno inferior.

*Fascichnus* cf. *parvus* Radtke, 1991

(Fig 6.4)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie se ha identificado (con dudas) solamente en una localidad:

- ♦ *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Dünne, gebogen verlaufende, von einem Bereich ausgehende, häufig verzweigte Gänge, die dicht parallel oder auch senkrecht bis schräg zur Substratoberfläche angelegt und knäuelartig ineinander verwunden sein können.* [Túneles curvados y delgados que emanan de una misma región, a menudo ramificados, dispuestos de forma paralela apretada o perpendiculares, formando un ángulo con la superficie del substrato y pueden estar enrollados entre si formado bolas].

**Descripción:** En conchas de *Arctica islandica* (Cap de Creus) se descubrió una rara ocurrencia de probables especímenes de *Fascichnus parvus*. La microperforación está constituida por un conjunto de filamentos que forman una red muy densa. Los filamentos están muy cerca entre si, de manera que no se puede distinguir claramente una área central, desde la cual pudieran salir. En las conchas de *A. islandica* las perforaciones presentan filamentos con diámetros que varían entre 1,8 y 3,54 µm. La microperforación está presente en un 25% en las de las muestras de este bivalvo procedentes de Cap de Creus.

**Información ambiental:** Radtke *et al.* (1993) identificaron *Fascichnus parvus* en la isla Lee Stocking (Bahamas) entre 2 y 12 m, siendo especialmente común a 2 m de profundidad. También en la América tropical, Radtke *et al.* (2011) hallaron *F. parvus* en las costas pacífica y atlántica de Panamá. En la parte caribeña, caracterizada da aguas más cálidas, aparece a una profundidad de 2 m. En la parte pacífica, más expuesta a afloramientos estacionales de aguas frías y flujos altos de nutrientes, se encontraron a la profundidad de 21 m. También en el Caribe, Carreiro-Silva *et al.* (2005, 2009, 2012) señalan la presencia de *F. parvus* en una concha del gasterópodo *Strombus gigas* en la zona del Arrecife del Atolón Glover (Belize, Honduras), a una profundidad de 2 m en aguas calmas, con una pequeña amplitud de la marea y corrientes lentas. En las costas africanas, Glaub (2004) cita *F. parvus* en aguas mauritanas, con temperaturas del agua entre 15° y 17°. Por su parte, Radtke & Golubic (2005) la encuentran de 0 a 27 m de profundidad en la Bahía de Safaga (Egipto). Ahí la temperatura del agua varía entre los

21° y 29°C, las oscilaciones de las mareas son insignificantes, y las modificaciones de nivel del mar dependen de la dirección del viento dominante. La perforación se ha identificado en conchas de bivalvos del género *Callista* en Faial (Islas Azores), recolectadas a 5 m de profundidad (Wisshak *et al.*, 2011). Wisshak (2012) la atribuye a las zonas de aguas eufóticas II y III, y señala que rara vez se encuentra en zona eufótica profunda.

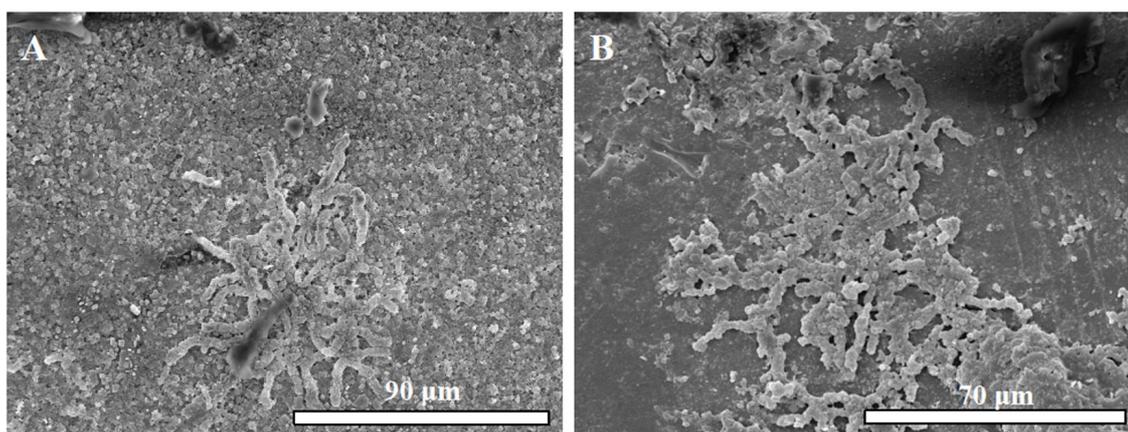


Fig. 6.4: *Fascichnus* cf. *parvus* Radtke, 1991: A-B) En una valva de *Arctica islandica* (Cap de Creus, Pleistoceno).

**Discusión/Comentarios:** La identificación de estas trazas ha resultado compleja debido a que en las imágenes obtenidas no son suficientemente claras por la deficiente conservación de los ejemplares. Sin embargo, los rasgos visibles apuntan con bastante fiabilidad hacia *Fascichnus parvus*. Comparando los ejemplares en estudio con los de *Fascichnus parvus* identificados por Radtke (1993) se observa su similitud por cuánto el diámetro descrito por esta icnoespecie está entre 2 y 3 µm.

El nombre genérico *Fascichnus* fue introducido por Radtke & Golubic (2005), reemplazando la denominación *Fasciculus* debido al derecho de prioridad (*nomen nudum*) y reconociendo la prioridad taxonómica del género adjudicado al ctenóforo cámbrico *Fasciculus vesanus* (Simonetta & Della Cave, 1978).

El productor actual de esta microperforación es la cianobacteria *Hyella pyxis* Lukas & Hoffman, 1984, que fue descrita como habitante de ambientes marinos subtropicales a profundidades entre 5 y 22 m (Radtke, 1993). Wisshak *et al.* (2011) atribuyen la traza a *Hyella* sp., sin señalar una especie concreta. Esto subraya el hecho de que el género *Hyella* tiene como mínimo unas 25 especies, lo que a su vez explica la enorme variabilidad de las morfologías asignadas a *Fascichnus* (Radtke & Golubic, 2005).

Wisshak (2012) especifica que la especie que produce esta traza es *Hyella pyxis*.

Todos los estudios en medios actuales en los que se cita esta icnoespecie (véase el subapartado anterior) corresponden a ambientes de aguas templadas (sobre todo en la parte del mar del Caribe) y en el Mediterráneo. Cabe añadir que en el presente estudio se encontró y describió *F. parvus* por primera vez en la costa del norte de la península Ibérica en materiales de edad Pleistoceno. En esta época, las aguas del mar Mediterráneo eran frías, y por esto el hallazgo de perforaciones de esta cianobacteria no tiene una buena correlación con el ambiente. Sin embargo, la cantidad que se ha encontrado es escasa y su presencia podría indicar una profundidad superficial, en la que las cianobacterias podían absorber el calor del sol necesario.

Radtke (1992) señala que en la cuenca de París la microperforación *F. parvus* se presenta sólo en materiales de ambientes salobres. No se ha podido confirmar esta asignación con citas actuales, pero se tiene en cuenta que es posible encontrarla también en ambiente salobres.

**Distribución estratigráfica:** Radtke (1992) y Glaub (2004) citan *Fascichnus parvus* en materiales del Paleógeno de la cuenca de París y del Cuaternario de Mauritania, respectivamente. Igualmente, la icnoespecie es conocida en materiales actuales (Radtke *et al.*, 1993; Glaub, 2004; Radtke & Golubic, 2005; Radtke *et al.*, 2011; Wisshak *et al.*, 2011; Carreiro-Silva *et al.*, 2005, 2009, 2012). Wisshak (2012) la cita del Eoceno hasta la actualidad.

*Planobola macrogota* Schmidt, 1992

(Fig. 6.5)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie sólo se ha identificado en material plioceno:

- ♦ *Megerlia truncata* Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Axmann *et al.* (2010) proporcionan la siguiente descripción para la icnoespecie: *Jsou duté kulovité útvary o velikosti 15–60 µm, se zpravidla zhruba kolmým trubicovitým spojením na povrch substrátu. Orientace vrtby je vzhledem k mořské hladině vertikální. Substrátem jsou většinou vápnité schránky mořských živočichů, ale mohou to být i kosti nebo jiný vápnlitý materiál.* [Se trata de cuerpos esféricos huecos, de un tamaño de 15-60 µm, típicamente con conexión tubular más o menos perpendicular a la superficie del substrato. La orientación es debida a la superficie vertical de la mar. Los esqueletos calcáreos de animales marinos son el substrato principal, pero también pueden ser huesos u otros materiales calcáreos].

**Descripción:** Se trata de una perforación de forma esférica con un diámetro entre 17 y 73 µm. Estas esferas pueden aparecer aisladas o formar grupos de unos pocos miembros. Carecen de filamentos que las unan entre sí.

- ♦ En *Megerlia truncata* (Vilacolum) las esferas tienen un diámetro que varía entre 17,48 µm y 72,96 µm. Aparecen en un 4,2% de las muestras estudiadas.
- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets) aparece una esfera perfectamente redonda que tiene un diámetro de 17,94 µm y que se atribuye a esta icnoespecie, con dudas. En este material, la perforación estaría en un 14,3% de las muestras estudiadas.
- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) se ha identificado un conjunto de esferas con un diámetro de 19,07 µm y que se reparten en un área de 168,31x387,64 µm. La icnoespecie se ha localizado en un 4,5% de las muestras.

**Información ambiental:** *Planobola macrogota* se produce desde profundidades de aproximadamente 0,5 m, donde alcanza la mayor densidad, hasta profundidades eulitorales, a unos 20 m (Wisshak, 2006). Axmann *et al.* (2010) indican que se trata de una perforación significativa para aguas marinas someras (pocas decenas de metros como máximo), donde aparecería como una microperforación solitaria o, más a

menudo, formando agrupaciones de hasta 12 cavidades.

Wisshak *et al.* (2011) encuentran la traza en pequeñas cantidades a los 5 y 15 m en diversas estaciones experimentales en Faial (Islas Azores).

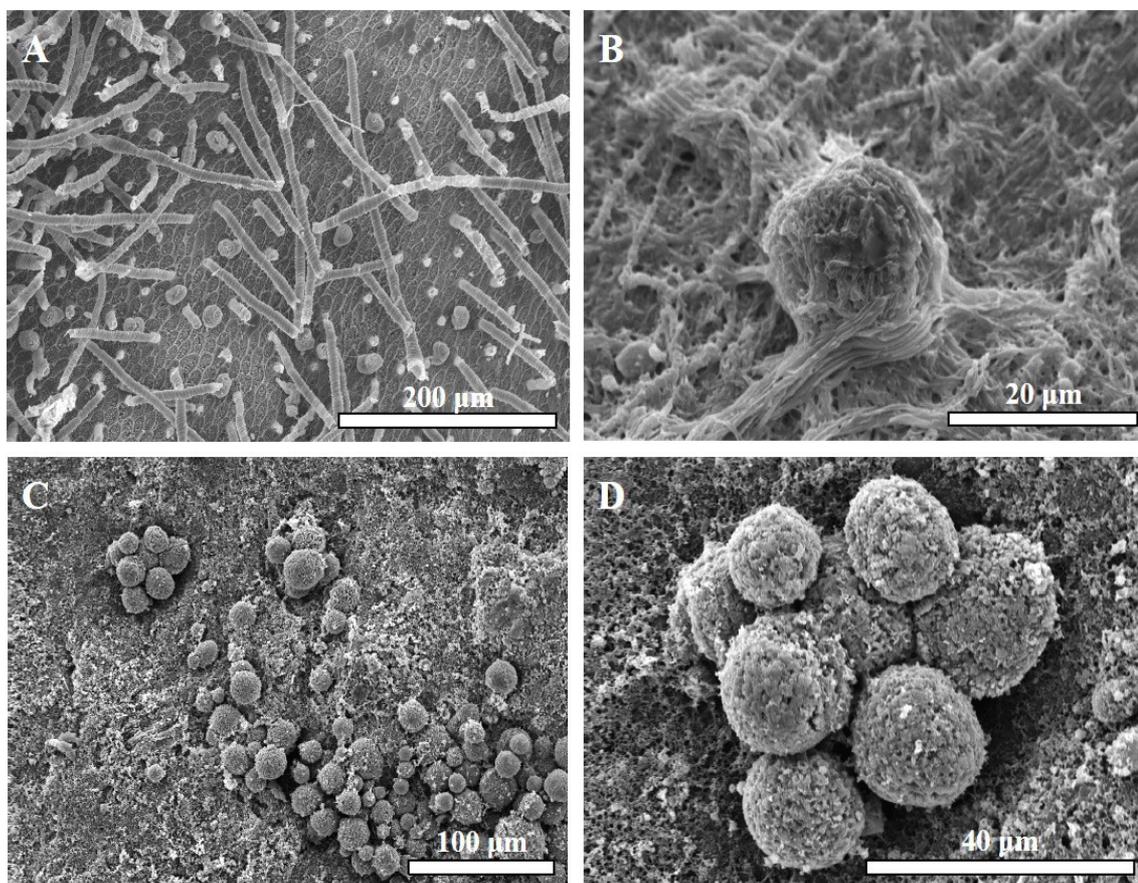


Fig. 6.5: *Planobola macrogota* Schmidt, 1992: A) En una valva de *Mergelia truncata* (Prat d'En Cervera); B) En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets); C-D) En valvas de *Ostrea lamellosa* (Els Olivets). Todas las localidades, Plioceno inf.

Wisshak *et al.* (2008) indican que no se conoce el productor de *P. macrogota*, pero que son varios los taxones que pueden formar cavidades como ésta en esqueletos de invertebrados, como por ejemplo cianobacterias unicelulares del tipo *Chroococcus* o *Cyanosaccus* (Lukas & Golubic, 1981; Glaub, 1994). Wisshak *et al.* (2011) proponen que la traza es probablemente producida por cianobacterias del género *Cyanosaccus*, y finalmente Wisshak (2012) afina para atribuirle a la cianobacteria *Cyanosaccus piriformis* Lukas & Golubic, 1981.

**Discusión/Comentarios:** Blissett & Pickerill (2007) afirman que el único carácter para distinguir *P. macrogota* de *P. microgota* son las dimensiones, de manera que consideran *P. macrogota* como un sinónimo júnior de *P. microgota* debido a la imposibilidad de reconocer o distinguir cada icnoespecie como entidad propia. Algunos

autores (e.g.: Wisshak *et al.*, 2011; Vogel *et al.*, 2009) también las sinonimizan, aunque dan como válido el nombre de *P. macrogota*. Finalmente, otros autores siguen manteniendo la distinción entre *P. microgota* y *P. macrogota* (e.g. Glaub *et al.*, 2007).

En el caso particular de este estudio no se ha podido distinguir claramente si se trataría de *P. microgota* o *P. macrogota* y se la identifica *P. macrogota* por el tamaño de la icnoespecie.

**Distribución estratigráfica:** *Planobola macrogota* se conoce desde el Silúrico, y se cita en el Carbonífero, el Pérmico y en todo el Mesozoico hasta la actualidad (Glaub & Vogel, 2004; Wisshak, 2008).

*Planobola macrogota* se ha encontrado en braquiópodos y corales del Ordovícico Superior de la región de los Arcos de Cincinnati (USA) (Vogel *et al.*, 2009). Wisshak *et al.* (2008) observan *Planobola macrogota* en los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), donde la temperatura de las aguas variaba desde 14° hasta 38°, según se ha establecido a través del análisis de isótopos estables. Blissett & Pickerill (2007) lo encuentran en moluscos y foraminíferos del Cenozoico (Fm. Somerset) (Jamaica). Axmann *et al.* (2010) la identifican en bioclastos marinos del Mioceno de Bohemia (República Checa).

La presente cita representa su primer hallazgo en el Plioceno inf., al aparecer en conchas de la cuenca marina del Alt Empordà.

*Scolecia filosa* Radtke, 1991

(Fig. 6.6)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en el siguiente material estudiado:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Long, thin, often worm-like bent or curled galleries, which are occasionally developing a network. Bifurcation are rare.* [Galerías largas y delgadas, a menudo vermiformes, dobladas o enrolladas, que ocasionalmente desarrollan una red. Las bifurcaciones son raras].

**Descripción:** *Scolecia filosa* consiste en un conjunto de galerías finas que en todo su recorrido tienen un diámetro similar, como similares son los tamaños de las diferentes galerías. Las galerías forman verdaderas redes.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) se ha identificado, con dudas, un único ejemplar en el que no se ve claramente la morfología: se aprecian dos tubos con una pared no constante. Los diámetros son de aproximadamente 5,34  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en el 1,1% en las de las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Papiol) se ha identificado dos ejemplares. Uno de ellos está en duda porque los filamentos, con un diámetro de 1,18  $\mu\text{m}$ , no forman una verdadera red, mientras que el segundo es de segura identificación y los filamentos tienen un diámetro de 1,71  $\mu\text{m}$ . En el conjunto de las muestras, *S. filosa* aparece en el 16,7% de ellas.

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets), la traza se presenta como una red de filamentos con diámetros de 1,3 hasta 1,57  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie se localizó en el 4,5% de las muestras.

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus), las trazas tienen diámetros desde 0,37 hasta 2,14  $\mu\text{m}$ . De los ejemplares observados en las valvas de este pectínido, algunos se han identificado con dudas debido a su precario estado de conservación. A pesar de ello, la microperforación aparece en el 66,7% de todas las muestras.

- ♦ En *Arctica islandica* (Blanes) la traza tiene filamentos con diámetros desde 1,48

hasta 2,38  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie está en un 3,2% de las muestras.

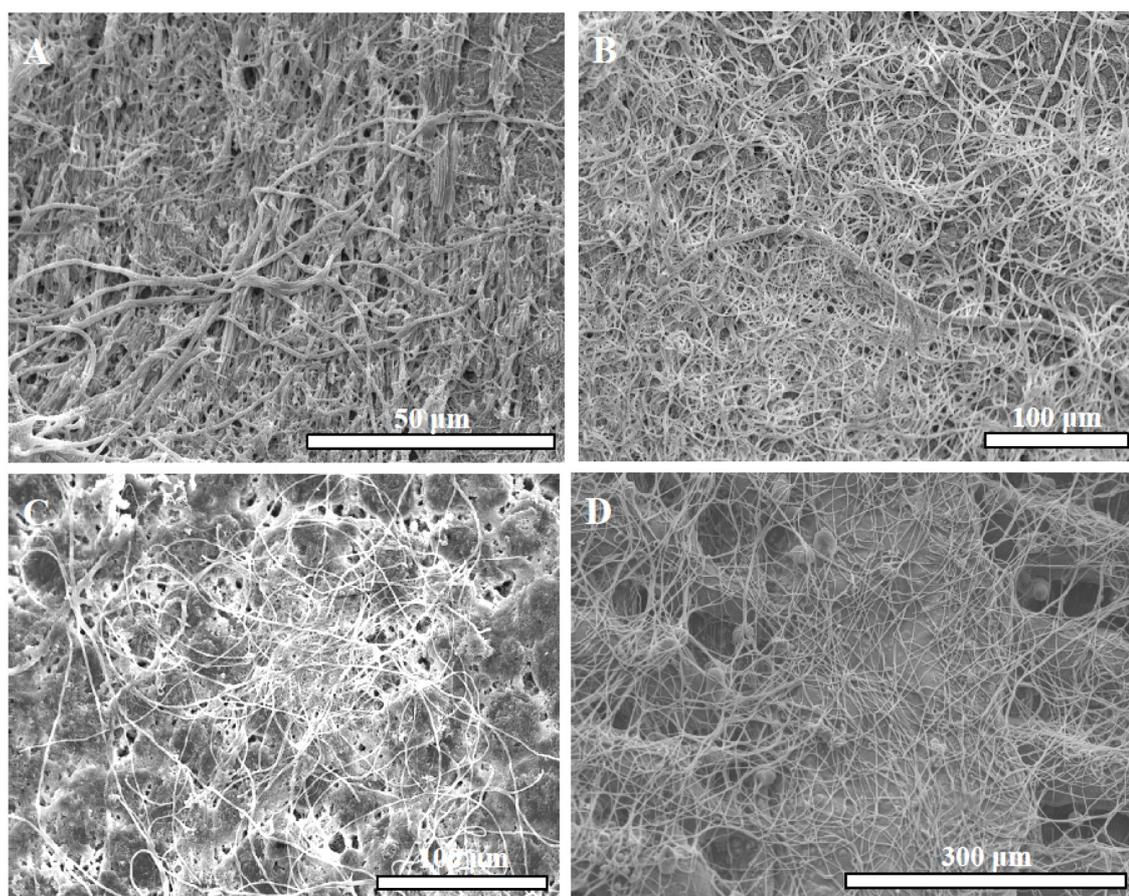


Fig. 6.6: *Scolecia filosa* Radtke, 1991: A-B) En una concha de *Ostrea lamellosa* (Els Olivets, Plioceno inf.); C) En una concha de *Neopycnodonte cochlear* (Papiol, Plioceno inf); D) En una concha de *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus, Pleistoceno).

**Información ambiental:** *Scolecia filosa* es una traza de amplia distribución geográfica actual producida por la cianobacteria *Plectonema terebrans* Bornet & Flahault, 1889. Radtke (1993) Vogel *et al.* (2000) la identificaron en aguas de la isla Lee Stocking (Bahamas), donde la media mensual de la temperatura es de 24°-25°, en conchas de moluscos. Vogel *et al.* (2000) proporcionan una batimetría para ella entre 100 y 150 m de profundidad. Perry & Macdonald (2002) la señalan en Discovery Bay (costa Norte de Jamaica), donde la temperatura de la agua en superficie es de 27,8°C y a una profundidad de -10 m es de 27,5°C; en el área del Atlántico Norte: en Bahamas, donde la temperatura es entre 22° y 31°, en Mauritania (donde sólo se encontró el productor en aguas profundas y a una temperatura entre 15° y 17°C), en el oeste de Escocia, donde la temperatura es entre 5,5 y 14° y en Tromsø (Noruega), donde el clima se caracteriza por ser templado frío, con temperaturas del agua de 2°C en invierno y de 15°C en verano (Glaub *et al.*, 2002); Radtke & Golubic (2005) la localizaron

ocasionalmente en conchas de bivalvos entre 15 m y 27 m en la bahía de Safaga (Mar Rojo, Egipto), donde la temperatura de las aguas varía entre 21° y 29°C. Wisshak *et al.* (2005a) la localizaron en Kosterfjord (Suecia), donde la temperatura es de bajo cero durante los dos meses más fríos (febrero y marzo) y llega hasta 17°-20°C en los meses más cálidos (julio y agosto). Esta fluctuación anual también está presente en aguas más profundas, pero con menor amplitud. En la zona del atolón Glover (Belize, Honduras) Carreiro-Silva *et al.* (2005, 2009, 2012) señalan la presencia de *S. filosa* en la concha del gasterópodo *Strombus gigas*; Gektidis *et al.* (2007) la localizan en Eilat (Norte del Mar Rojo), donde la temperatura media mensual oscila entre 21,5°C en invierno hasta 24,5°C en verano. Estos autores encuentran el productor, *Plectonema terebrans*, que es altamente tolerante a condiciones de luz variables, a una profundidad de 0-30 m. En el atolón de La Surprise en Nueva Caledonia la identifican desde 370 m de profundidad en corales modernos (Chazottes *et al.*, 2009); Radtke *et al.* (2011) la localizaron en las costas atlántica y pacífica de Panamá, donde es bastante común, en conchas o fragmentos de concha de moluscos. La temperatura del agua en el golfo de Panamá está entre 18° y 27°C, mientras que en la costa del Caribe es de 27°-28°C. Al sur del Canal de Faial (entre las islas de Faial y Pico, Azores) se encontró la perforación entre 0 y 60 m de profundidad, aunque el productor aparece hasta los 150 m. En este mar la temperatura superficial llega a la media máxima mensual de 22,3°C y el valor medio más bajo es de 15,6° (Wisshak *et al.*, 2011). Finalmente, su presencia se ha detectado en cuatro estaciones de Cerdeña (Italia), donde aparece en conchas de foraminíferos a 2 m de profundidad, donde la temperatura del agua oscila entre 27,7° y 30,6° (Cherchi *et al.*, 2012).

**Discusión/Comentarios:** Sólo en un caso de los estudiados las trazas alcanzan grandes dimensiones, llegando a tener 5,34 µm de diámetro en una concha pliocena de *Neopycnodonte cochlear* (Vilacolum), mientras que en el resto de material observado las microperforaciones son menores, llegando al máximo de 2,38 µm en *Arctica islandica* del Pleistoceno de Blanes.

La cianobacteria *Plectonema terebrans* puede hacer frente a menos del 1% de la luz de la superficie, por esto la encontramos no sólo en la zona eufótica sino también en aguas menos iluminadas (Glaub *et al.*, 2002). Lukas (1978) (según Radtke, 1993) y Le Champion-Alsumard *et al.* (1982) ya señalaron que *P. tenebrans* habita a profundidades entre 0 y 370 m. Vogel *et al.* (2000) lo citan a 100 m de profundidad. Es bien conocida

como especialista de baja luminosidad, lo que le proporciona esta amplia distribución batimétrica.

*Plectonema terebrans* pueden ser fácilmente confundido con las hifas de hongos (Golubic & Schneider, 1979).

Tribollet & Payri (2001) observaron que las perforaciones crecen desde el interior hacia la superficie de la teca del coral (muerto), produciendo una densa red de filamentos ramificados. Radtke & Golubic (2005) afirman que la cianobacteria *P. terebrans* está presente en todas las profundidades, aumentando su frecuencia con la batimetría. Wisshak *et al.* (2005a) dicen que *P. terebrans* es una pequeña especie endolítica (1-1,5 m). Los filamentos son curvos, con ramificaciones falsas. Wisshak *et al.* (2005b) lo reconocen en la mayoría de los especímenes encontrados en Sacken (Suecia) en el coral *Lophelia pertusa*, donde ya a 84 m hay condiciones afóticas. En los corales muertos de Nueva Caledonia, esta cianobacteria filamentosa mostró una distribución muy similar a la de *Ostreobium quekettii* (productor de *Incoreticulina elegans*), y se encuentra a menudo en estrecha asociación con este último.

**Distribución estratigráfica:** *Scolecia filosa* se ha identificado en conodontos paleozoicos (Ordovícico, Devónico y Carbonífero) de procedencias diversas (Königshof & Glaub, 2004). Vogel & Brett (2009) la citan en el Ordovícico superior de Kentucky y Ohio (EE.UU.). En Glaub *et al.* (2007) se le atribuye un rango del Silúrico hasta la actualidad.

Vogel & Marincovich (2004) la localizan en conchas de los bivalvos *Cyrtodaria* y *Camptochlamys* y en rinconélidos del Paleoceno y en el Oligoceno inf. de Alaska. Por su parte, Blissett & Pickerill (2007) la identifican en materiales calcáreos del Eoceno medio al Mioceno medio de Jamaica. Glaub *et al.* (2002) la citan en paleoambientes no tropicales en el Mioceno de Escocia y Alaska mientras que Vogel *et al.* (2006) lo hace en aguas salobres del Neógeno de la cuenca de Viena (Austria).

En materiales del Cuaternario, Glaub (2004) la señala en conchas de moluscos en zonas entre 220 y 300 m de Mauritania; Heindel *et al.* (2008, 2009) en incrustaciones de algas coralinas y microbiolitos en Tahití a partir de sondeos a lo largo de transectos batimétricos, entre 41,6 a 117,5 m de profundidad.

## Morfo esferoidal

(Fig. 6.7)

**Material estudiado:** Esta microperforación sólo se ha identificado en conchas del braquiópodo *Terebratula calabra* de Cañada Brusca (Murcia) (Plioceno inf.).

**Diagnosis:** *Cuerpo esférico que puede estar en solitario o formando, con otras esferas, un filamento. Este cuerpo esférico es de pequeñas dimensiones, llegando a tener el máximo diámetro de 11  $\mu\text{m}$ .*

**Descripción:** Se han identificado diferentes ejemplares de la microperforación que testimonian las diferentes estructuras que pueden formar los conjuntos de esferas. Las esferas individuales tienen diámetros que varían entre 6  $\mu\text{m}$  y 10,73  $\mu\text{m}$ . Comúnmente se ve que las esferas se unen en un segmento: en este caso están una junto a la otra, sin ninguna estructura extra que las ponga en conjunción entre sí. El morfo se ha localizado en un 26,31% del total de muestras estudiadas.

En la imagen Cbb6b.003 se observa como pequeñas esferas se unen para formar un segmento parecido a una rama. En Cbb6b.004 hay los cuerpos esféricos en una foto de magnitud bastante elevada, de manera que permiten apreciar mejor como están constituidas. Una de las esferas está formada por un conjunto de cuerpos cuadriláteros, mientras que en la pared de la otra esfera es lisa, sin cuerpos cuadriláteros. Estas esferas tienen unas dimensiones de 7,69-9,58  $\mu\text{m}$ . En Cbb3b.006 se presenta un conjunto de 3 esferas cuyas dimensiones son 8,78-10,73  $\mu\text{m}$ . Se ve que están juntas sin que exista ningún tubo u otro tipo de enlace. En los especímenes en estudio no se ve algunos enlace aunque alguno tiene como una pequeña protuberancia del diámetro de 2,84  $\mu\text{m}$ , un enlace, aunque pequeño, con la superficie del substrato. En Cbb3b.007 se observa un cono que tiene una longitud de 82,54  $\mu\text{m}$  y que es un conjunto de esferas. El cono tiene en la parte más estrecha un diámetro de 8,03  $\mu\text{m}$ , mientras que en la parte más ancha es de 28,37  $\mu\text{m}$ . Las esferas tienen dimensiones entre 6,96-7,18  $\mu\text{m}$ . Se propone que en la parte inferior, donde el diámetro es de 7,53  $\mu\text{m}$ , existiría un enlace con la superficie del substrato. En Cbb2b.003 hay algunas esferas en solitario y algunas están juntas, formando una especie de filamento o tubo constituido por todas ellas. El diámetro de estas esferas es de 7,73  $\mu\text{m}$ . En Cbb2b.004 se ve que algunas esferas están juntas formando también como un filamento. Estas esferas tienen un diámetro alrededor de 6  $\mu\text{m}$ . En esta imagen las bolas no se observan bien debido a su mala conservación. En

Cbb2b.005 aparecen algunas bolas en solitario y otras que están juntas formando de nuevo un filamento.

Estos cuerpos esféricos tienen un diámetro aproximado de 8,19  $\mu\text{m}$ . La imagen Cbb4b.002: también muestra esferas en solitario o juntas formando un filamento, con un diámetro de 6-8  $\mu\text{m}$ . En Cbb4b.007, las esferas tienen un diámetro alrededor de 8,47  $\mu\text{m}$ . Finalmente, en la imagen Cbb1a.001 se observan igualmente estas esferas, pero de morfología más ovalada y con un diámetro máximo de 8,47  $\mu\text{m}$ .

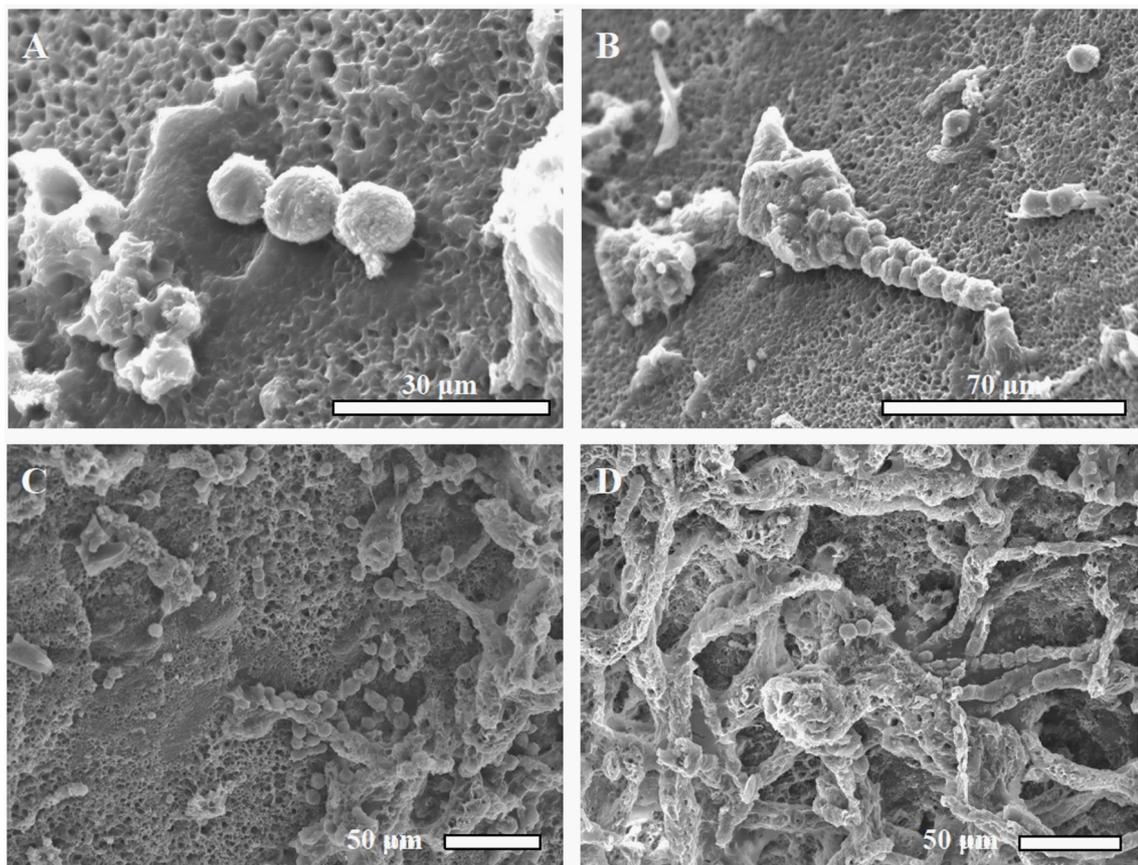


Fig. 6.7: En la concha de *Terebratula calabra* de Cañada Brusca (Murcia) (Plioceno inf.): A) Foto Cbb3b.006; B) Foto Cbb3b.007; C) Foto Cbb4b.002; D) Foto Cbb6b.003.

**Información ambiental:** Se han podido reunir diferentes datos ambientales gracias a la bibliografía. Perkins & Tsentas (1976) señalan esta perforación en Saint Croix (Islas Vírgenes, mar del Caribe) con la temperatura de la agua entre 24° y 28°; Perry (1998) la señala en Discovery Bay (Hong Kong, China) y Radtke *et al.* (2011) la localizaron en conchas de moluscos en las costas atlántica y pacífica de Panamá. Ninguno de estos autores propone la autoría de la traza. Las señalizaciones geográficas indicarían, en principio, un productor propio de aguas templadas-cálidas.

**Discusión/Comentarios:** La información hallada ha contribuido a la interpretación

de esta traza. Se ha podido comparar las figuras de distintos autores con la trazas aparecidas en este estudio. De todas ellas, comentadas abajo, la trazas de los braquiópodos de Cañada Brusca se distinguen por un carácter o más. Sólo un futuro estudio más profundo con más material permitirá una mejor interpretación.

Perkins & Tsentas (1976, Fig. 37) encontraron en materiales actuales de St. Croix (Islas Vírgenes) una traza muy parecida a la Cbb3b.007, aunque las bolas aparecidas en el presente estudio son mas pequeñas. Es muy parecida al conjunto de esferas, pero la figura de Perkins & Tsentas (1976) recuerda más la morfología de *Entobia mikra* ya que las esferas parecen mas fusionadas entre si. Los mismos autores indican que su productor fue una esponja.

Glaub (1994, Lámina 10.4) describe un conjunto de bolas en segmentos en el Jurásico de Somhegy (Hungría) semejantes a las que aquí se describen. Esta autora afirma que pertenecen al icnogénero *Scolecia*. En este caso los filamentos, formados por las bolas, crean una verdadera red, mientras que los filamentos encontrados en el presente estudio son escasas y no permiten la creación de una red de filamentos. Esta estructura es muy común en *Scolecia*, así que, por esta razón, se ha descartado la pertenencia de la traza a este icnogénero.

Perry (1998, Fig. 3F) ilustra una traza reciente proveniente de Discovery Bay (costa N de Jamaica), producida por el hongo *Ostracoblade implexa*. Esta traza es parecida a las formas aquí descritas, con bolas juntas para crear un filamento. En la imagen figurada por ese autor, las bolas no están bien definidas y aparecen juntas sin ningún filamento o tramo de conjunción, mientras en la muestra estudiada las bolas están bien marcadas. Las esferas que forman los filamentos de la figura de ese autor son de pequeñas dimensiones.

Radtke (2007, Fig. 9 tabla 2) publica una imagen de una microperforación formada por hemiesferas cercanas a la superficie del substrato, de diámetro 8.5  $\mu\text{m}$ , del Oligoceno inf. de Alemania. Esta autora afirma que el origen es desconocido, pero que tiene que ser bacteriano o que incluso podría pertenecer a estructuras minerales similares. Estas morfologías son muy similares a las bolas estudiadas para la presente memoria.

Radtke *et al.* (2011, Fig. 5F) describen unas esferas de origen reciente de las costas atlántica y pacífica de Panamá. Esta estructura es descrita como un microperforación de origen desconocido que formaría túneles, compuestos por segmentos ovales y separadas

por constricciones profundas. Estas perforaciones se habrían encontrado en el Golfo de Panamá, a 21 m de profundidad y son morfológicamente muy parecidas a las localizadas en los materiales pliocenos de Cañada Brusca.

Wisshak *et al.* (2011, Fig. 4L) citan y figuran *Cavernula coccidia* en materiales recientes del Canal de Faial (Azores), una perforación que es muy parecida a las muestras estudiadas en esta memoria. Sin embargo, se diferencian porque las formas pliocenas carecen de enlaces relevantes con el sustrato y son muy redondas.

Respecto al productor, la morfología permite concluir que podría tratarse de trazas de una cianobacteria. Se carece de más información, que podría proporcionar el estudio de las formas actuales que tienen mayor parecido con ella.

**Distribución estratigráfica:** En la bibliografía consultada aparecen publicadas diversas imágenes que se identifican con la morfología en estudio. Ello permite proponer una distribución de la traza que empezaría en el Jurásico (Glaub, 1994) y llegaría hasta el Oligoceno inf. (Radtke, 2007). Con el presente hallazgo de la traza en conchas de braquiópodos de Cañada Brusca, el registro fósil se extiende hasta el Plioceno. Además, se conocen estructuras similares en mares actuales (Perkins & Tsentas, 1976; Perry, 1998; Radtke *et al.*, 2011).

### 6.3. Rhodophyta y Chlorophyta

Las algas microperforantes pueden pertenecer al grupo de las clorofitas (algas verdes) o al de las rodofitas (algas rojas). Se trata de algas eucariotas que pueden reproducirse por vía vegetal o por vía sexual. Las clorofitas son fotoautótrofas y sólo una especie, por la necesidad de vivir con poca luz (*Ostreobium quekettii*, productor de la traza *Ichnoreticulina elegans*), es un quimioheterótrofo facultativo, como sugirió Schroeder (1972), cuya teoría fue cuestionada por Glaub (1994).

Los clorofitasófitos perforan por medios químicos, posiblemente mediante la utilización del CO<sub>2</sub> producido durante la respiración nocturna formando H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> (Schneider, 1976), o por la separación fotosíntesis/disolución o mecanismo de "bomba de calcio", propuesto por García-Pichel (2006).

Las rodofitas endolíticas muestran poca diversidad, aunque hay que reconocer que han sido poco estudiadas.

Se conoce una multitud de perforaciones de algas a partir de ambientes de aguas poco profundas tropicales (Le Champion-Alsumard *et al.*, 1995a). Sin embargo, también se han encontrado en el área de afloramiento de aguas frías-templadas de Mauritania (Glaub, 2004). Aparte de los factores físicos, tales como la irradiación o la temperatura, la distribución de algas endolíticas también está influenciada por la actividad de los herbívoros (Highsmith, 1981; Schlichter *et al.*, 1997).

Le Champion-Alsumard *et al.* (1995) describen una interrelación entre las algas y los hongos endolíticos dentro del coral masivo *Porites lobata* (familia Poritidae), en Moorea isla cerca de Tahití (Polinesia Francesa).

Las clorofitas aparecen por primera vez en el Cámbrico y las formas endolíticas más antiguas son conocidas desde el Ordovícico, según lo registrado por las icnoespecies *Ichnoreticulina elegans* y *Cavernula pediculata* (Vogel, 1993; Vogel & Brett, 2009).

En este estudio se han identificado varias perforaciones de estos grupos: ? *Cavernula pediculata*, Radtke, 1991; *Ichnoreticulina elegans* (Radtke, 1991); *Rhopalia catenata* Radtke, 1991; y *Rhopalia clavigera* Golubic & Radtke, 2008.

## ? *Cavernula pediculata* Radtke, 1991

(Fig. 6.8)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en conchas tanto pliocenas como pleistocenas, pero en pocas localidades:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Cap de Creus, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Einzelner, großer, sack-, beutel- bis birnenförmiger Hohlraum mehr oder weniger senkrecht zum Substrat, der meist über mehrere rhizoide Fortsätze mit der Substratoberfläche verbunden ist.* [Cavidad grande e individual en forma de saco, de bolsa o de pera, más o menos perpendicular al substrato, que habitualmente se conecta a través de varias extensiones rizoidales a la superficie del substrato].

**Descripción:** Se trata de cavidades individuales grandes en forma de saco que se conectan mediante extensiones a la superficie del substrato. Las cavidades son de morfología variable, y las formas van desde cúpulas amplias hasta cúpulas más estrechas o formas de clavo. En los ejemplares estudiados, los rizoides conectores son cortos y su punto de entrada suele estar a menudo obliterado por una alfombra de otras trazas cercanas.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) estas microperforaciones no presentan caracteres identificativos demasiado evidentes. Las trazas tienen un diámetro mínimo de 21,25 µm y uno máximo de 35,66 µm mientras que los filamentos miden un mínimo de 24,64 µm y un máximo de 31,78 µm. La presencia de esta traza es bastante rara en este material, y corresponde sólo a un 7,7% de todas las microperforaciones identificadas en las muestras de *N. cochlear* estudiadas.

- ♦ En las muestras de *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus) se ha hallado una sola traza cuyo cuerpo tiene una longitud de 24,31 µm y un diámetro de 12,12 µm. Desde él parte un filamento de 0,4 µm de diámetro. En este material, la traza representa un 33,3% de las perforaciones.

**Información ambiental:** Esta traza es el resultado de la fijación a un substrato calcáreo del alga clorofita *Gomontia polyhiza* (Lagerheim) Bornet & Flahault, 1888 mediante sus rizoides. Esta alga presenta una distribución actual mundial (Guiry en

Guiry & Guiry, 2015). Wisshak *et al.* (2005a) señalan que el género *Gomontia* tiene una gran tolerancia a las altas temperaturas.

En ambientes actuales, *Cavernula pediculata* se ha encontrado a profundidades entre 0 y 50 m (Le Campion-Alsumard, 1978; Budd & Perkins, 1980), mientras que Radtke & Golubic (2005) la citan a una profundidad entre 6 y 60 m en la bahía de Safaga (Egipto).

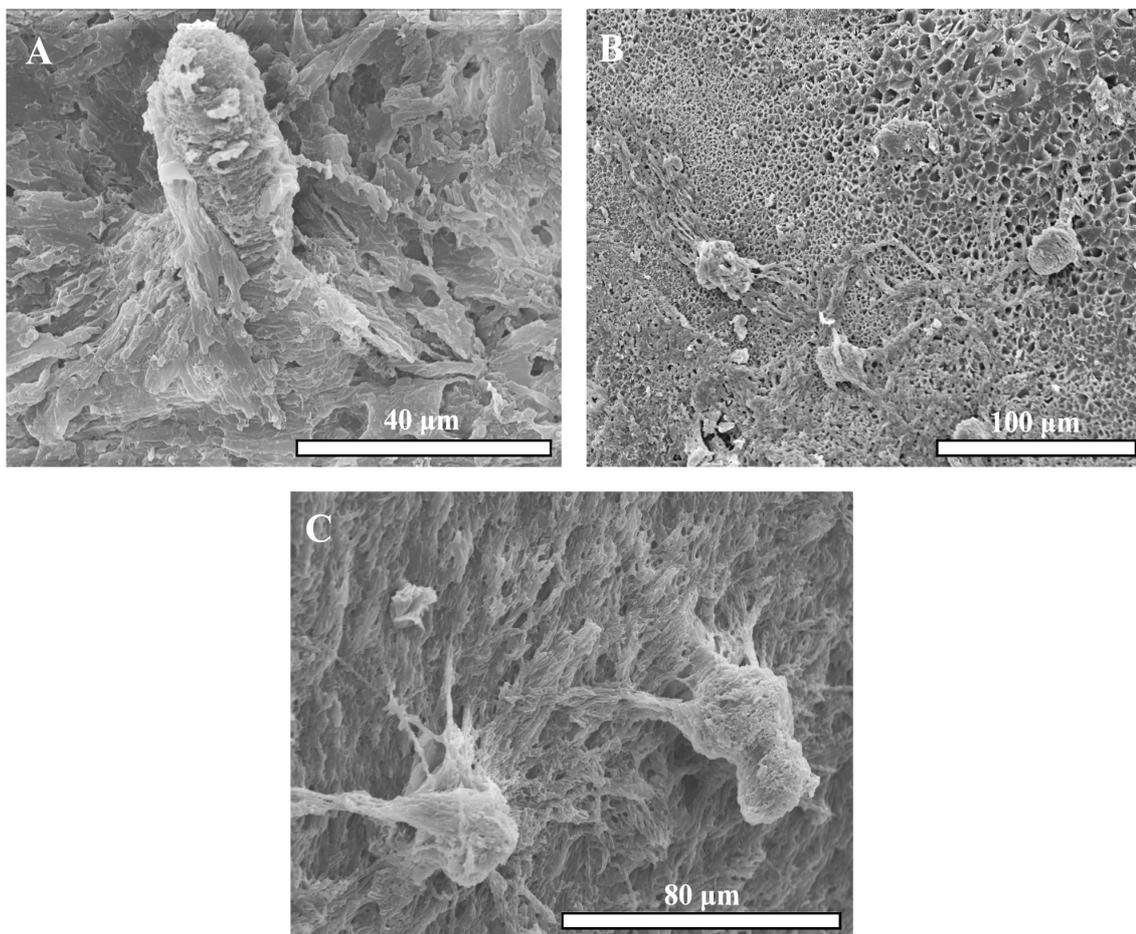


Fig. 6.8: *Cavernula pediculata* Radtke, 1991: A-C) Diferentes especímenes en valvas de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.).

Por los datos disponibles, se puede afirmar que esta icnoespecie es un buen indicador de zona fótica (Radtke, 1991). Glaub & Vogel (2004) la señalan también como característica de la zona eufótica profunda y típica de ambientes tropicales, y además rara en zonas no tropicales. Wisshak *et al.* (2011) la identifican sólo en la estación de 15 m en su estudio en Faial (Azores), lo que contribuiría a corroborar la rareza mencionada por Glaub & Vogel (2004) en zonas no tropicales para *Cavernula pediculata*.

**Discusión/Comentarios:** Wisshak *et al.* (2005a) describen esta icnoespecie como una perforación de grandes dimensiones, con forma a saco, más o menos perpendicular

a la superficie del substrato. Estos mismos autores confirman que la encuentran conectada a la superficie por un número de cortos apéndices rizoidales (máximo 30). Además, Glaub & Vogel (2004) indican que se conecta a la superficie mediante 2-5 rizoides que reducen su diámetro de 11-30  $\mu\text{m}$  hasta 5-10  $\mu\text{m}$ .

Observando los individuos juveniles, una problemática que se encuentra es que tienen pocos y finos apéndices rizoidales con una morfología parecida a la de *Planobola* (Wisshak *et al.*, 2005a), así que su identificación resulta compleja. Además, en el material aquí estudiado, la conservación y el escaso material hacen que la identificación presente un cierto grado de duda.

En la literatura, el productor ha sido mencionado indistintamente como *Codiolum polyrhizum* Lagerheim, 1885 o como *Gomontia polyhiza*, aunque algunos autores las consideran dos especies distintas (Kornmann, 1959). Autores más recientes (Glaub *et al.*, 2002; Radtke & Golubic, 2005; Perry & Hepburn, 2008) mantienen la atribución taxonómica del productor al género *Codiolum*. Sin embargo, Vogel & Marincovich (2004), Wisshak (2012) y Wisshak *et al.* (2005a) lo atribuyen a *Gomontia*, siendo *Codiolum* un término sinónimo.

**Distribución estratigráfica:** Conocida en los mares actuales, *Cavernula pediculata* se había descrito hasta ahora también en el Triásico (Schmidt, 1992); en el Jurásico (Glaub, 1994); en el Cretácico (Hofmann, 1996); en el Paleógeno (Radtke, 1991), y en el Mioceno sup. (Santos & Mayoral, 2007, 2008).

Con el presente estudio se prolonga su presencia en el registro fósil hasta el Plioceno inf. y el Pleistoceno.

*Ichnoreticulina elegans* (Radtke, 1991)

(Fig. 6.9)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en varias de las conchas examinadas:

- ♦ *Megerlia truncata* y *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Chlamys islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica* en Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Densely interwoven net-like system of distal galleries with thin straight main tunnels, parallel to the substrate surface from which originate repeatedly forked, zig-zag-shaped side branches.* [Sistema reticular densamente entretejido de galerías distales con túneles principales finos y rectos, paralelos a la superficie del substrato a partir del cual se originan ramas laterales en zigzag repetidamente bifurcadas].

**Descripción:** Esta microperforación está constituida por una delgada galería principal, perpendicular al substrato, con muchas ramificaciones dicotómicas, aún más delgadas que la galería principal. Estas galerías secundarias constituyen una densa red. La característica principal de todas las galerías de *I. elegans* es su forma en zigzag, tal como se indica en la diagnosis. Las paredes son lisas, sin tumefacción alguna.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) la traza tiene un diámetro entre un mínimo de 2,12 µm y un máximo de 5,10 µm. En la imagen obtenida (Fig. 6.9 A) se distinguen dos tubos que están juntos en forma de cruz zigzagueante. *I. elegans* se encuentra en el 15,38% de todas las muestras analizadas.

- ♦ En *Megerlia truncata* (Prat d'En Cervera) la traza tiene un diámetro que va de un mínimo de 3,13 µm a un máximo de 4,33 µm y está presente en el 6,4% de las totalidad de las muestras.

- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets) la perforación tiene un diámetro que va de un mínimo de 2,75 µm a un máximo de 4,07 µm. En un caso el diámetro del tubo es 1,85 µm, mucho menor que el de los restantes especímenes identificados. Las trazas están en el 57,1% de las totalidad de las muestras. En *Aequipecten scabrella* (Vila-

robau) hay un único ejemplar que tiene un tubo de diámetro 1,83  $\mu\text{m}$ , aún más fino que el ejemplar comentado para Els Olivets. En este material, la perforación aparece en el 12,5% de las muestras analizadas.

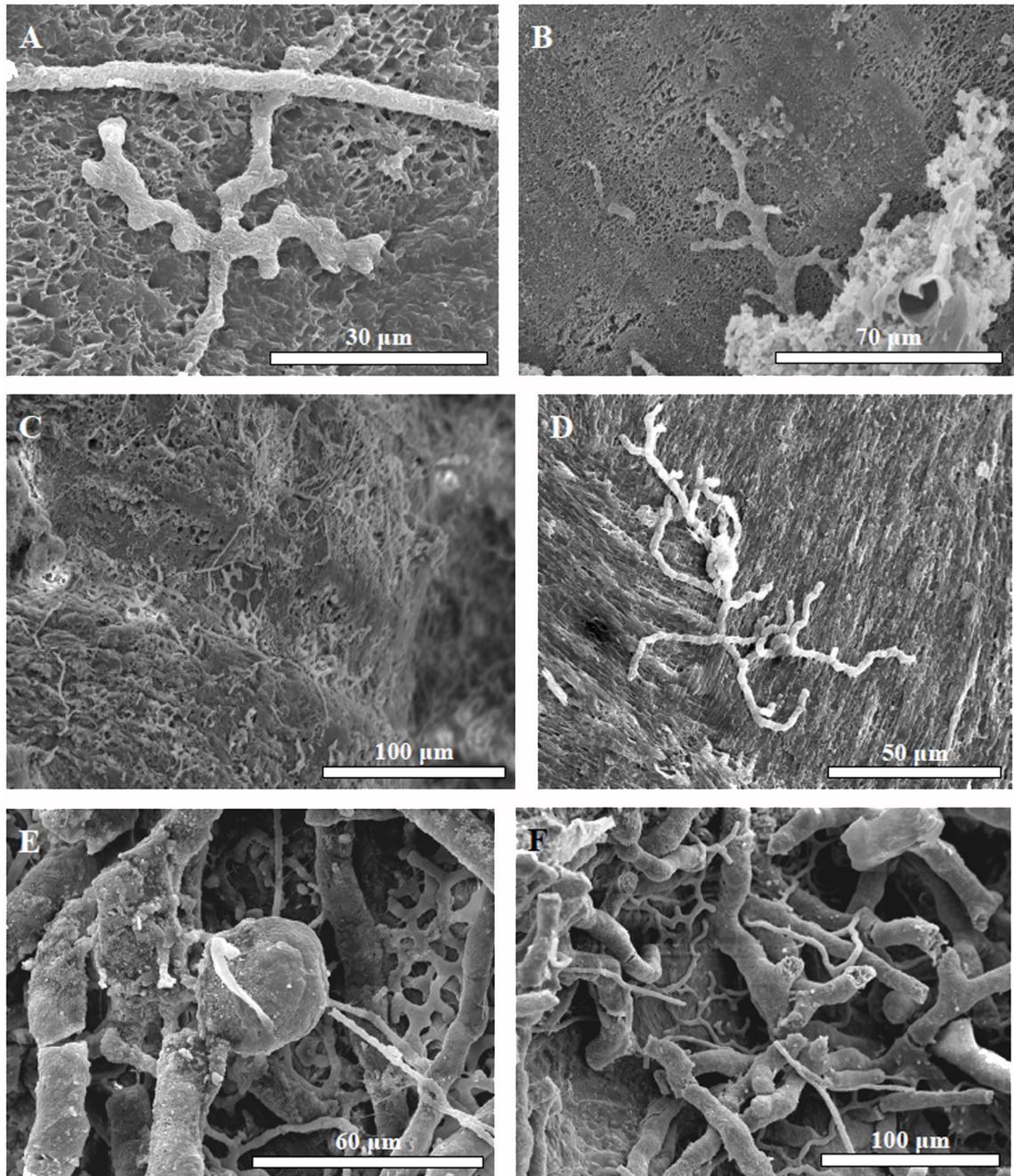


Fig. 6.9: *Ichnoreticulina elegans* (Radtke, 1991): A) Especímenes en una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.); B) En una concha de *Mergelia truncata* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.); C) En una concha de *Ostrea lamellosa* (Els Olivets, Plioceno inf.); D) En una concha de *Aequipecten scabrella* (Vila-robau, Plioceno inf.); E-F) Diferentes especímenes en *Chlamys islandica* (Palamós, Pleistoceno).

♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) las trazas tienen un diámetro entre 2,12  $\mu\text{m}$  y 5,14  $\mu\text{m}$ . Algunos de los ejemplares observados aparecen junto a *Saccomorpha clava*.

*Ichnoreticulina elegans* está en el 13,6% de las muestras en estudio.

- ♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) las trazas tienen un diámetro que varía desde un mínimo de 2,54  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 3,72  $\mu\text{m}$ , y están presentes en el 33,3% de las muestras.

- ♦ En *Arctica islandica* (Blanes) el porcentaje de las trazas respecto a la totalidad de las muestras es tan sólo del 1,6%. Pero, a pesar de ello, cuando se encuentran en una muestra se contabilizan numerosos individuos.

**Información ambiental:** La presencia de *Ichnoreticulina elegans* indica una profundidad de agua entre 10 y 40 m. Su productor actual es el alga *Ostreobium queketii*, conocida por vivir en las zonas eufótica profunda o disfótica. De hecho, esta clorofita tanto habita ambientes eufóticos como disfóticos, es decir, con hasta un 1% de iluminación (Glaub, 2004).

Radtke & Golubic (2005) citan esta icnoespecie en especímenes en conchas de bivalvos de la bahía de Safaga (Mar Rojo, Egipto); Carreiro-Silva *et al.* (2009, 2012) señalan su presencia en el mar Caribe, en la concha del gasterópodo *Strombus gigas* del atolón Glover (Belize, Honduras); Chazottes *et al.* (2009) la hallan entre las microperforaciones en corales modernos del atolón de La Surprise (Nueva Caledonia), a una profundidad de 40 m y en diferentes edades; Radtke *et al.* (2011) la localizan en la costa pacífica de la América tropical, a una profundidad de 21 m; (Wisshak *et al.*, 2011) la citan al sur del Canal de Faial, entre las islas de Faial y Pico (Archipiélago de las Azores), entre 5 y 150 m de profundidad. En este mar la temperatura superficial llega a la media máxima mensual de 22,3°C y el valor medio más bajo es de 15,6°C.

**Discusión/Comentarios:** Cuando Radtke (1991) describió el icnogénero, lo nombró como *Reticulina*. Posteriormente, Radtke & Golubic (2005) proponen *Ichnoreticulina*, por derecho de prioridad ya que *Reticulina* está pre-ocupado como subgénero del género de ostrácodos *Carinocythereis* (Bassiouni, 1969).

En el estadio juvenil, las galerías de *I. elegans* se orientan hacia la superficie de manera que nunca se juntan. En las colonias maduras, las galerías se cruzan formando densas redes a diferentes niveles (Wisshak & Porter, 2006). Algunos de estos filamentos son paralelos; en otros casos, los filamentos están unos encima de otros creando figuras, por ejemplo, la cruz.

En los especímenes de *I. elegans* es posible ver la perforación horizontal, la cual es

típica de las icnotrazas desde las zonas eufóticas hasta las disfóticas más profundas (Heindel *et al.*, 2008).

Puesto que *Ostreobium queketii* es propia de aguas poco iluminadas, *I. elegans* sirve como clave taxonómica para las zonas fóticas más profundas. De hecho, es un indicador del límite inferior de la zona fótica (Gektidis *et al.*, 2007).

*I. elegans* se encuentra muchas veces asociada a *Scolecia filosa*, cuyo productor es la cianobacteria *Plectoderma terebrans* (Chazottes *et al.*, 2009). Otra vez la microperforación *I. elegans* se encontró junto con *Saccomorpha clava*. *S. clava* es típica de la zona afótica, pero tiene un rango batimétrico muy amplio así que puede encontrarse en profundidades más someras de la zona disfótica, donde vive *O. queketti*. *Scolecia filosa*. *Ichnoreticulina elegans* se conocen de todas las zonas eufóticas pero es sólo en la zona disfótica que se producen como las únicas trazas de fotótrofos (Vogel & Marincovich, 2004; Wisshak *et al.*, 2005a).

**Distribución estratigráfica:** *Ichnoreticulina elegans* se ha citado desde el Ordovícico a la actualidad (Wisshak, 2012). En particular, se conoce en el Ordovícico Superior de la región del arco en Cincinnati (N de Kentucky y S de Ohio, USA) (Vogel *et al.*, 2009); en bivalvos y gasterópodos de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA) (Wisshak *et al.*, 2008); en las calizas arrecifales del Cretácico inf. de las Montañas Rarău (NE Rumania) (Kołodziej *et al.*, 2012); en conchas de moluscos del Oligoceno inf. de Wallau (Alemania) (Radtke, 2007); en el Mioceno superior de Ribera de Cacela (SE Portugal) (Santos & Mayoral, 2007, 2008), y en conchas de moluscos del Cuaternario inf. de Mauritania (Glaub, 2004).

En este estudio se cita por primera vez en el Plioceno inf., en la cuenca marina del Alt Empordà, así como en el Pleistoceno sup. submarino de la misma zona.

*Rhopalia catenata* Radtke, 1991

(Fig. 6.10)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie se ha localizado en diferentes zonas de estudio:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Cabo Cope, Murcia, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Radke (1991): *Ein parallel zur Schalenoberfläche angelegtes, häufig ästig von einem Punkt ausgehendes, meist in spitzen Winkeln aufgabelndes, geradliniges Gangsystem, mit kugeligen bis ellipsoidischen Schwellungen im Gang, an Abzweigungen oder an Gangenden, von denen häufig dünnere rhizoidale Verbindungen zur Oberfläche bestehen.* [Sistema tubular orientado paralelo a la superficie del substrato que a menudo irradia de una zona céntrica, con ramificaciones en ángulos puntiagudos, con crecimientos de esféricos a elipsoidales a lo largo de las galerías, bifurcaciones o terminaciones de galerías, y vinculado a la superficie del substrato mediante apéndices rizoidal delgadas].

**Descripción:** *Rhopalia catenata* presenta una morfología general como de pequeñas cuentas unidas por un tubo. Estas esferas mantienen las dimensiones a lo largo de toda la traza.

♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) las cuentas tienen un diámetro que varía entre 10,16  $\mu\text{m}$  y 34,88  $\mu\text{m}$ . El tubo que las une presenta un diámetro mínimo de 5,65  $\mu\text{m}$  y máximo de 16,26  $\mu\text{m}$ . La microperforación se ha identificado en un 27,2% de las muestras estudiadas.

♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets), el tamaño de la cuentas es de 25,59-29,69  $\mu\text{m}$  y están unidas por un filamento de 8,08  $\mu\text{m}$  de diámetro. Aparece en el 14,3% de las muestras estudiadas. En *A. scabrella* (Cabo Cope), las cuentas tienen un diámetro de 25,4  $\mu\text{m}$  con un pequeñísimo tubo que las une, cuyo diámetro es de 14,28  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie se encuentra en el 9,1% de las muestras de esta localidad.

♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets), *Rhopalia catenata* tiene un diámetro de 29,47  $\mu\text{m}$  y se distribuye en una red de área 130,09 x 118,32  $\mu\text{m}$ . En este caso se ha identificado en un 2,3% de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** Esta microperforación se ha encontrado en diversas localidades actuales, con una amplia dispersión geográfica, tal como se comenta a continuación. Cabe resaltar que la mayoría de los autores la señalan en aguas superficiales, con un rango de temperatura entre cálida y fría.

Radtke (1993) la localizó en Lee Stocking Island (Bahamas). Las trazas son dominantes en el acantilado rocoso, a una profundidad de 2-3 m, con fuertes corrientes de marea. De nuevo en Lee Stocking Island y en el arrecife de One Tree Island (Queensland, Australia), aparece en varias muestras desde el arrecife de *Acropora palmata* situado a 2 m hasta 275 m de profundidad (Vogel *et al.*, 2000).

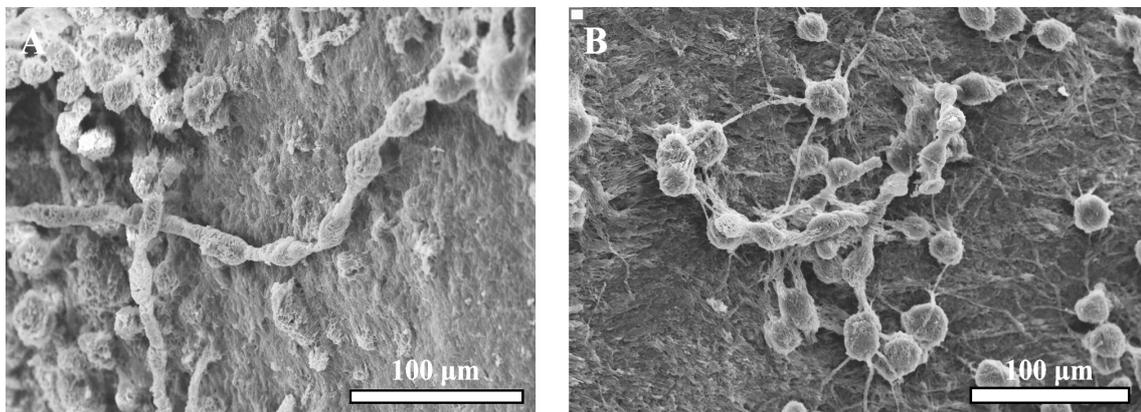


Fig. 6.10: *Rhopalia catenata* Radtke, 1991: A-B) Diferentes especímenes en valvas de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.).

Wisshak *et al.* (2005a) citan esta perforación en las aguas templadas-frías de la fosa de Kosterfjord (Suecia), donde la temperatura varía entre 0 y 20°C.

Glaub *et al.* (2002) identifica la icnoespecie en diferentes áreas del Atlántico Norte, en concreto al O de Escocia y en Tromsø (Noruega). En Noruega, el ambiente se caracteriza por ser templado frío, con temperaturas del agua de 2°C en invierno y 15°C en verano. Las muestras estudiadas corresponden a la partes esqueléticas de *Balanus crenatus*.

Carreiro-Silva *et al.* (2005, 2009, 2012) señalan la presencia de *Rhopalia catenata* en *Strombus gigas* del Caribe, en la zona del atolón Glover (Belize, Honduras). Las aguas en esta área son tranquilas, con una pequeña amplitud de la marea y corrientes lentas, y una temperatura media del agua superficial de 26°C, que en febrero aumenta hasta 30°C. En la misma área, Perry & Macdonald (2002) la habían señalado, a partir de un muestreo de sedimentos, en Discovery Bay (costa N de Jamaica), donde la temperatura de la agua en superficie es de 27,8° C y a una profundidad de -10 m es de 27,5°.

Radtke & Golubic (2005) encontraron *Rhopalia catenata* en conchas de bivalvos recolectadas al norte de Safaga (Mar Rojo, Egipto), donde la temperatura de la aguas varía entre 21° y 29°C. Allí la icnoespecie aparece sólo ocasionalmente entre 15 m y 27 m de profundidad.

En Eilat (al N del Mar Rojo), Gektidis *et al.* (2007) señalan la presencia de *Rhopalia catenata* en la zona superficial eufótica, a profundidades entre 0-30 m, donde la temperatura media mensual oscila entre 21,5°C del invierno hasta 24,5°C del verano. En los corales de Nueva Caledonia, esta microperforación ha sido identificada a una profundidad entre 0 y 4 m (Chazottes *et al.*, 2009). En las costas atlántica y pacífica de Panamá, Radtke *et al.* (2011) la localizaron en conchas o fragmentos de concha de moluscos. La temperatura del agua en el golfo de Panamá está entre 18° y 27°C, mientras que en la costa del Caribe es de 27°-28°C. Wisshak *et al.* (2011) la ubican entre los 5 y 15 m de profundidad al sur del Canal de Faial, situado entre las islas de Faial y Pico (Azores), donde la temperatura superficial del mar llega a la media máxima mensual de 22,3°C y el valor medio más bajo de 15,6°C. Finalmente, su presencia se ha detectado en Cerdeña (Italia), en conchas de foraminíferos procedentes de 1-2 cm por debajo de la columna superior de agua, donde la temperatura del agua oscila entre 27,7° y 30,6°C (Cherchi *et al.*, 2012).

**Discusión/Comentarios:** Cabe señalar que la diagnosis de Radtke (1991) es a partir de material fósil, aunque posteriormente la traza se ha identificado también en materiales actuales. Entre las zonas estudiadas para la presente memoria, esta icnoespecie sólo es abundante en el área de Vilacolum mientras que en las otras 3 localidades es más esporádica. El diámetro de las microperforaciones en el material de la 4 localidades es similar; solo en Vilacolum en algún ejemplar llega a un diámetro inferior a 15 µm. Esta pequeña variación en el tamaño podría significar variabilidad en el ambiente (luz, temperatura, etc.). Si bien Gektidis *et al.* (2007) consideraron que *Rhopalia catenata* no podía usarse como icnotaxón indicativo de profundidad debido al supuesto amplio rango batimétrico de sus productores, otros autores se manifiestan en sentido contrario. Así, Heindel *et al.* (2008) proponen que sería un indicador de la zona fótica, al hallarse exclusivamente en muestras de coral de la base de la sucesión en los arrecifes de Tahití (Polinesia Francesa).

Radtke (1993) también localizó esta traza en la zona fótica de los arrecifes de Lee Stocking Island (Bahamas), señalando que *R. catenata* es una traza dominante a una

profundidad del agua de 2-3 m, con fuertes corrientes de marea. Esta autora distingue 2 morfotipos diferentes dentro de la icnoespecie: un primer morfotipo compuesto por cámaras más anchas y con pocas conexiones espinosas y un segundo morfotipo más estrecho y con menos conexiones espinosas. El segundo tipo sería el menos común. También Wisshak *et al.* (2005a) describen dos formas de *R. catenata* en Kosterfjorden (Suecia). La primera se caracteriza por galerías entre rectas y ligeramente onduladas de espesor variable (3-6  $\mu\text{m}$ ); la galería principal y las ramas laterales exhiben hinchazones aplanadas pero de forma irregular de 10-20  $\mu\text{m}$  de diámetro. En contraste, las galerías del segundo morfotipo son más gruesas (7-12  $\mu\text{m}$ ), no presentan constricciones, y las hinchazones tienen más o menos el mismo diámetro de 10-20  $\mu\text{m}$ . En este segundo caso las hinchazones no están aplanadas y en ocasiones pueden estar conectadas a la superficie del substrato mediante apéndices rizoidales cortos y delgados. En el caso de los materiales aquí estudiados, se distingue sólo el segundo morfotipo.

Rémy *et al.* (2011) la estudiaron en los arrecifes pleistocenos y holocenos de la costa Oeste de Grande Terre (Nueva Caledonia), hallándola particularmente a profundidades de 0 y 10 m. Heindel *et al.* (2008, 2009) identifican esta icnoespecie en el arrecife de Tahití correspondiente a la última glaciación, en incrustaciones de algas coralinas y microbiolitos.

Finalmente, Wisshak (2012) incluye *R. catenata* en las icnocenosis que caracterizan la zona marina fótica de media a profunda.

Según Golubic & Radtke (2008), esta icnoespecie difiere de *R. clavigera* en que tiene el diámetro de los tubos más grandes y una clara interconexión con las esferas. En la muestras estudiadas en esta memoria se ha identificado también *R. clavigera*, distinguiéndose de *R. catenata* porque el diámetro de los tubos es mayor.

Wisshak *et al.* (2005a) indican *Phaeophila dendroides* (P.L. Crouan & H.M. Crouan) Batter, 1902 y *Eugomontia sacculata* Kornmann, 1960 como posibles productores de esta traza. La única característica fiable para distinguir las es la presencia ocasional de rizoides y su diámetro ligeramente más grande. En consecuencia, en las formas identificadas por estos autores, el primero morfotipo se puede asignar tentativamente a *Eugomontia sacculata* y el segundo, a *Phaeophila dendroides*. Ambas especies son microalgas clorofitas; *P. dendroides* pertenece al orden de las Ulvales y tiene una distribución actual cosmopolita, mientras que *E. sacculata* se clasifica tentativamente en el orden de las Ulotrichales y se distribuye principalmente en el Hemisferio Norte

(océano Ártico, costas de Europa occidental y en las costas pacífica y atlántica de Canadá), aunque también en Australia y Nueva Zelanda (Guiry, 2015). Finalmente, Wisshak (2012) menciona sólo *P. dendroides* como productor.

Además, Wisshak (2012) indica que es conveniente designar *Rhopalia catenata* como un sustituto en el índice de icnocoenosis en el zona superficial eufótica III hasta la zona eufótica más profunda. Afirma esto debido al hecho que "*Paleoconchocelis starmachii*", y su productor, la clorofita *Phaeophyta dendroides*, tienen una amplia variabilidad estratigráfica y biogeográfica que hace difícil su clasificación.

**Distribución estratigráfica:** Glaub & Vogel (2004) indican una distribución estratigráfica desde el Triásico hasta la actualidad. Wisshak *et al.* (2008) la identifican posteriormente en gasterópodos y cefalópodos de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), donde la temperatura de las aguas variaba entre 14° y 38°C, según se ha establecido a través de análisis de isótopos estables.

Radtke (1992) la señala en conchas (principalmente) de moluscos del Paleoceno-Eoceno de la cuenca de París y Glaub *et al.* (2002), en moluscos del Oligoceno de Mauritania, donde la temperatura superficial del agua estaba entre 15° y 17°C. Rémy *et al.* (2011) la estudiaron en los arrecifes pleistocenos y holocenos de la costa Oeste de Grande Terre (Nueva Caledonia), hallándola particularmente a profundidades de 0 y 10 m. Heindel *et al.* (2008, 2009) identifican *Rhopalia catenata* en el arrecife de Tahití correspondiente a la última glaciación. En el Triásico no hay ninguna de esta microperforante presente en Alaska, EE.UU (Vogel & Marincovich, 2004). Estos son en la incrustaciones de algas coralinas y microbiolitos. Los autores la localizaron en dos zonas de la isla: Tiarei en el norte y Mara'a en el sur. Los estudios fueron posibles sobre la base de alta resolución de los datos batimétricos sísmicos y fueron hechas perforaciones a lo largo de transectos batimétricos, en la profundidad del agua entre 41,6 hasta 117,5 m.

La presente es la primera cita de *Rhopalia catenata* en materiales de edad pliocena, apareciendo en las cuencas marinas del Mediterráneo nordoccidental.

*Rhopalia clavigera* Golubic & Radtke, 2008

(Fig. 6.11)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie se localizó en algunas zonas de estudio:

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* y *Megerlia truncata*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, Murcia, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Golubic & Radtke (2008): *Borings comprised of two basic morphotypes and the transitions between them. The system spreads by branching tunnels, which radiate underneath the substrate surface from a single point of entry. The system deepens starting in the central portions by developing elongate lateral swellings perpendicular to the radiating tunnels and to the surface of the substrate.* [Perforaciones que incluyen dos morfotipos básicos y las transiciones entre ellos. El sistema se extiende por túneles ramificados, que irradian por debajo de la superficie del substrato a partir de un único punto de entrada. El sistema se profundiza a partir de las porciones centrales mediante el desarrollo de protuberancias laterales alargadas, perpendiculares a los túneles radiantes y a la superficie del substrato].

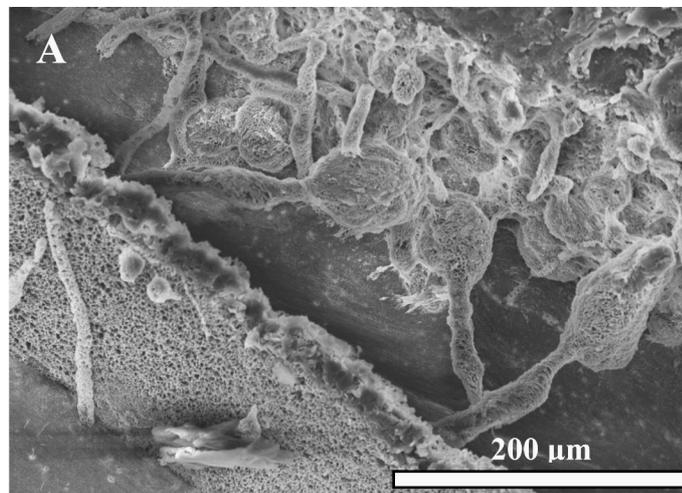


Fig. 6.11: *Rhopalia clavigera* Golubic & Radtke, 2008: A) Espécimen en una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno inf.).

**Descripción:** Se ha identificado solo un ejemplar en cada una de las especies donde aparece la perforación:

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) la microperforación presenta una forma alargada con un diámetro de los túneles de 12,14  $\mu\text{m}$  y una longitud de 44,05  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en un 1,9% de las muestras estudiadas.

♦ En *Megerlia truncata* (Prat d'En Cervera) la forma tiene unas dimensiones de 57,02-66,43  $\mu\text{m}$ , pero en este ejemplar no se observa el filamento. La presencia de esta perforación corresponde al 2,1% de las muestras estudiadas.

♦ En *Terebratula calabra* (Cañada Brusca) la perforación está mal conservada. Los tubos tienen un diámetro entre 5  $\mu\text{m}$  y 11  $\mu\text{m}$ , y las protuberancias presentan un diámetro de hasta 16  $\mu\text{m}$ . Aquí parece que hay un único punto de entrada que se expande en ramas, formando de este modo una sistema de red superficial que se extiende con un perfil circular. La icnoespecie se localizó en un 5,3% de las muestras.

**Información ambiental:** Golubic & Radtke (2008) describieron por primera vez *Rhopalia clavigera* en conchas del bivalvo *Mya arenaria*, en aguas salobres del mar Báltico en Gdansk (Polonia). Posteriormente, Wisshak *et al.* (2011) la identifican al sur del Canal de Faial, situado entre las islas de Faial y Pico (Azores), entre 0 hasta 60 m de profundidad. Aquí la temperatura superficial de la agua llega a la media máxima mensual de 22.3°C y el valor medio más bajo de 15,6°C.

**Discusión/Comentarios:** Se dispone de poca información sobre esta icnoespecie ya que desde su descubrimiento hasta ahora se ha citado en solo un artículo. Comparando las trazas identificadas para esta memoria con las presentadas por Golubic & Radtke (2008) se puede apreciar el hecho que los hinchazones son similares, teniendo éstas últimas un diámetro hasta 45  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, hay una diferencia con el diámetro de los túneles: en el material estudiado por Golubic & Radtke (2008), los túneles llegan a un diámetro de 4,5  $\mu\text{m}$  mientras que en la trazas en estudio alcanzan un diámetro de hasta 12,14  $\mu\text{m}$ . Esto puede ser causado por diferentes variables ambientales, como la salinidad, que es considerada generalmente como un parámetro importante responsable de la separación selectiva de taxones vegetales y animales en ambiente marinos y de agua dulce (Golubic & Radtke, 2008).

El productor actual de esta traza es *Eugomontia sacculata* Kornmann, 1960, un alga verde clasificada tentativamente en el orden de las Ulotrichales y que se distribuye principalmente en el Hemisferio Norte (océano Ártico, costas de Europa occidental y en las costas pacífica y atlántica del Canadá), aunque también se cita en Australia y Nueva Zelanda (Guiry, 2015). Golubic & Radtke (2008) encontraron *E. sacculata* en las conchas de *Mya arenaria* del mar Báltico estudiadas, donde forman sistemas complejos de perforaciones que evidencian las diferentes etapas de desarrollo y reflejan el complicado ciclo vital del alga.

Wisshak *et al.* (2011) encuentran el productor *Eugomontia sacculata* entre 5 y 15 m de profundidad, a diferencia de la perforación que aparece hasta los 60 m.

La icnoespecie *R. clavigera* hasta el momento sólo se ha encontrado en aguas templadas-frías, hasta 60 m de profundidad y parece que su productor tolera desde aguas marinas a salobres.

**Distribución estratigráfica:** El registro fósil de *R. clavigera* se inicia en el Eoceno y sigue hasta la actualidad (Wisshak, 2012).

En material actual, esta icnoespecie se ha identificado en dos localidades, Gdansk (Polonia) (Golubic & Radtke, 2008) y canal de Faial (Azores) (Wisshak *et al.*, 2011).

La presente identificación de *R. clavigera* en las cuencas del Alt Empordà y Águilas constituye su primera cita en materiales del Plioceno.

## 6.4. Fungi

Los hongos marinos endolíticos son quimioheterótrofos y se reproducen por medios vegetativos y sexuales. Son capaces de descomponer conchas calcáreas con el fin de explotar la materia orgánica mineralizada tales como laminas orgánicas, conquiolina, o quitina, así como otros organismos endolíticos (Golubic *et al.*, 2005). Ellos se nutren de materia orgánica y producen varios ácidos (por ejemplo, ácido sulfúrico o ácido nítrico), que secretan principalmente de sus hifas apicales, y les permiten penetrar en el carbonato (Beuck & Freiwald, 2005). Al menos 16 géneros de hongos eumicetos (hongos superiores) y ficomicetos (hongos inferiores) son conocidos por seguir un modo de vida endolítica (Zeff & Perkins, 1979).

Gracias a este sistema de alimentación, pueden habitar también en las profundidades abisales, a excepción de cuando se involucran en relaciones parásitas, saprófitas o simbióticas, que pueden resultar en una dependencia indirecta de la luz a causa de sus pares (Golubic *et al.*, 2005). Este es, por ejemplo, el caso de los hongos y cianobacterias y/o líquenes, cuya asociación muestra un patrón de zonación específica en las zonas inter- y supramareales (Schneider, 1976).

En base a su morfología, los hongos perforantes se pueden dividir en dos grupos principales: a) Filamentos vegetativos ramificados indefinidos (hifas), y b) Hifas homogéneas con hinchazones locales o centrales que funcionan como cámaras reproductivas (esporangios). Los esporangios albergan un elevado número de zoosporas y sus superficies se vuelven cada vez más irregulares a medida que progresa la perforación (Zebrowski, 1936, en Beuck & Freiwald, 2005).

Los hongos euendolíticos y criptoendolíticos, junto con clorofitas, a menudo se hallan desarrollándose bien en una interacción compleja dentro de corales tropicales vivos (Priess *et al.*, 2000). Poco se sabe sobre el modo de penetración de los hongos marinos. Jones & Pemberton (1987) encontraron ácidos orgánicos tales como ácido cítrico, y Golubic *et al.* (2005) sugieren la presencia de enzimas específicas para la digestión de la materia orgánica que facilita la penetración.

Las hifas fungales producen ácidos, principalmente en los ápices, lo que les permite crecer en el substrato (Sand, 1995; Sitte *et al.*, 2002). La morfología de los filamentos de su micelio facilita la absorción de los nutrientes (Försterra *et al.*, 2005).

Los hongos tienen la capacidad de penetrar en profundidad en los corales por disolución química. Las hifas producen perforaciones y penetra profundamente en el

esqueletos de coral, probablemente debido a su capacidad de utilizar la matriz orgánica del coral (Glynn, 1997). Los hongos endolíticos marino más antiguos, los quitridiomycetos (Chytridiomycetes), fueron identificados en materiales del Cámbrico (Muller & Löffler, 1992), mientras que los icnotaxones *Orthogonum fusiferum* y *Saccomorpha clava* son conocidos desde el Ordovícico (Vogel & Brett, 2009).

Las perforaciones atribuibles a la actividad de hongos que se han identificado en este trabajo son: *Flagrichnus profundus* Wisshak & Porter, 2006, en duda *Flagrichnus baiulus* Wisshak & Porter, 2006; *Polyactina araneola* Radtke, 1991; *Saccomorpha clava* Radtke, 1991; *Planobola radicatus* Schmidt, 1992; en duda, porque en alternativa se piensa que su productor puede ser un protista, *Saccomorpha terminalis* Radtke, 1991; y *Saccomorpha stereodiktyon* Golubic, Radtke, Campbell, Lee, Vogel & Wisshak, 2014, una especie descrita y nominada muy recientemente.

*Flagrichnus baiulus* Wisshak & Porter, 2006

(Fig. 6.12)

**Material estudiado:** Se ha identificado especímenes de esta icnoespecie en:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Pedrera Ana, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Glossus humanus* y *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum* y *Arctica islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Wisshak & Porter (2006): *Deeply penetrating microboring with a single to multiple, basal, sack-shaped cavity oriented parallel to the substrate surface. Near the base of the cavity, a long, thin, filamentous tube extends straight into the substrate, ramifies distally and tapers to slender filaments.* [Microperforación profundamente penetrante con una cavidad basal única o múltiple en forma de saco orientada paralela a la superficie del substrato. Cerca de la base de la cavidad, un tubo largo, delgado y filamentoso se extiende directo hacia el substrato, se ramifica distalmente y se estrecha en filamentos delgados].

**Descripción:** *Flagrichnus baiulus* generalmente está constituido por un cuerpo central desde el cual sale un filamento. El cuerpo puede tener varias formas (e.g., se ha encontrado en forma de abanico) y anchuras, entre pequeña y grande, y desde uno de sus lados parte una galería fina y muy larga.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) se han identificado dos ejemplares con duda debido a que carecen del filamento terminal. En el primero se ven dos cavidades redondeadas con un diámetro de 14,41  $\mu\text{m}$ . En el segundo se observan dos cavidades juntas con diámetro mínimo de 31,08  $\mu\text{m}$  y máximo de 42,4  $\mu\text{m}$ . La microperforación está presente en el 3,8% de la totalidad de muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Papiol), los filamentos son de 2,52-4,8  $\mu\text{m}$  de diámetro. El diámetro de los cuerpos varía entre 13,62  $\mu\text{m}$  y 78,08  $\mu\text{m}$ . Se localizó una traza que tiene la forma

parecida a un árbol y otra formada por un conjunto de tres cavidades redondeadas. En el conjunto de la muestras estudiadas, *F. baiulus* está presente en el 41,66% de ellas. En *N. cochlear* (Pedrera Ana) se ha identificado un solo ejemplar que parece formado por tres cavidades cuyo diámetro es de 17,67  $\mu\text{m}$ , mientras el diámetro total de la traza es de 74,98  $\mu\text{m}$ . En este caso no se observa el filamento. La traza está en el 11,11% del total de la muestras analizadas. En *N. cochlear* (Sant Onofre) hay un solo ejemplar que se halla en mal estado de conservación. Sin embargo, puede apreciarse la disposición general en abanico de las cavidades. La anchura mínima es de 26,8  $\mu\text{m}$  mientras que la máxima es de 58,81 y el diámetro del filamento, de 6,09  $\mu\text{m}$ . Se encuentra en el 8,33% de la totalidad de las conchas de este yacimiento examinadas.

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) se ha observado en una sola muestra en el que hay más o meno cinco microperforaciones que están muy cerca. Estas tiene una anchura mínima de 35,77  $\mu\text{m}$  y la máxima de 47,38  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 2,27% en las totalidad de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Vila-robau) hay también un solo ejemplar; su cuerpo tiene un diámetro de 21,68  $\mu\text{m}$  y una longitud de 32,59  $\mu\text{m}$ . La microperforación está presente en el 12,5% de la totalidad de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Arctica islandica* (Cap de Creus) se ha identificado un ejemplar, cuyo filamento tiene 3,11  $\mu\text{m}$  de diámetro y el del cuerpo es de 18,19-24,17  $\mu\text{m}$ . Hay *Flagrichnus baiulus* en el 6,25% de la totalidad de la muestras estudiadas. En *A. islandica* (Palamós) hay formas con un diámetro entre 10,75-28,62  $\mu\text{m}$ , y sus filamentos tienen un diámetro mínimo de 2,15  $\mu\text{m}$  y máximo de 4,58  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en 12,5% de las muestras analizadas. En *A. islandica* (Blanes), los diámetros de los cuerpos varían entre 9,09  $\mu\text{m}$  y 23,01  $\mu\text{m}$ . Los filamentos tiene un diámetro mínimo de 1,81  $\mu\text{m}$  y máximo de 6,15  $\mu\text{m}$ . Está presente en 6,45% de la muestras estudiadas. En *A. islandica* (Delta de l'Ebre) hay un filamento que varía entre 2,74  $\mu\text{m}$  y 3,53  $\mu\text{m}$ , y el cuerpo tiene un diámetro de 13,47-14,28  $\mu\text{m}$ . Está presente en el 12,5% de la totalidad de conchas analizadas para esa localidad.

- ♦ En *Glossus humanus* (Cap de Creus) los filamentos varían entre 1,64  $\mu\text{m}$  y 1,75  $\mu\text{m}$ , mientras que el cuerpo tiene el diámetro mínimo de 17,44  $\mu\text{m}$  y el máximo es 23,53  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en un 9,1% del total de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Palamós) hay un solo ejemplar cuyo filamento presenta un diámetro de 2,6  $\mu\text{m}$  y su longitud es de 106,58  $\mu\text{m}$ . Las cavidades

tienen una anchura de 5,82-6,64  $\mu\text{m}$ . Se localizó en el 50% del total de las muestras de la localidad.

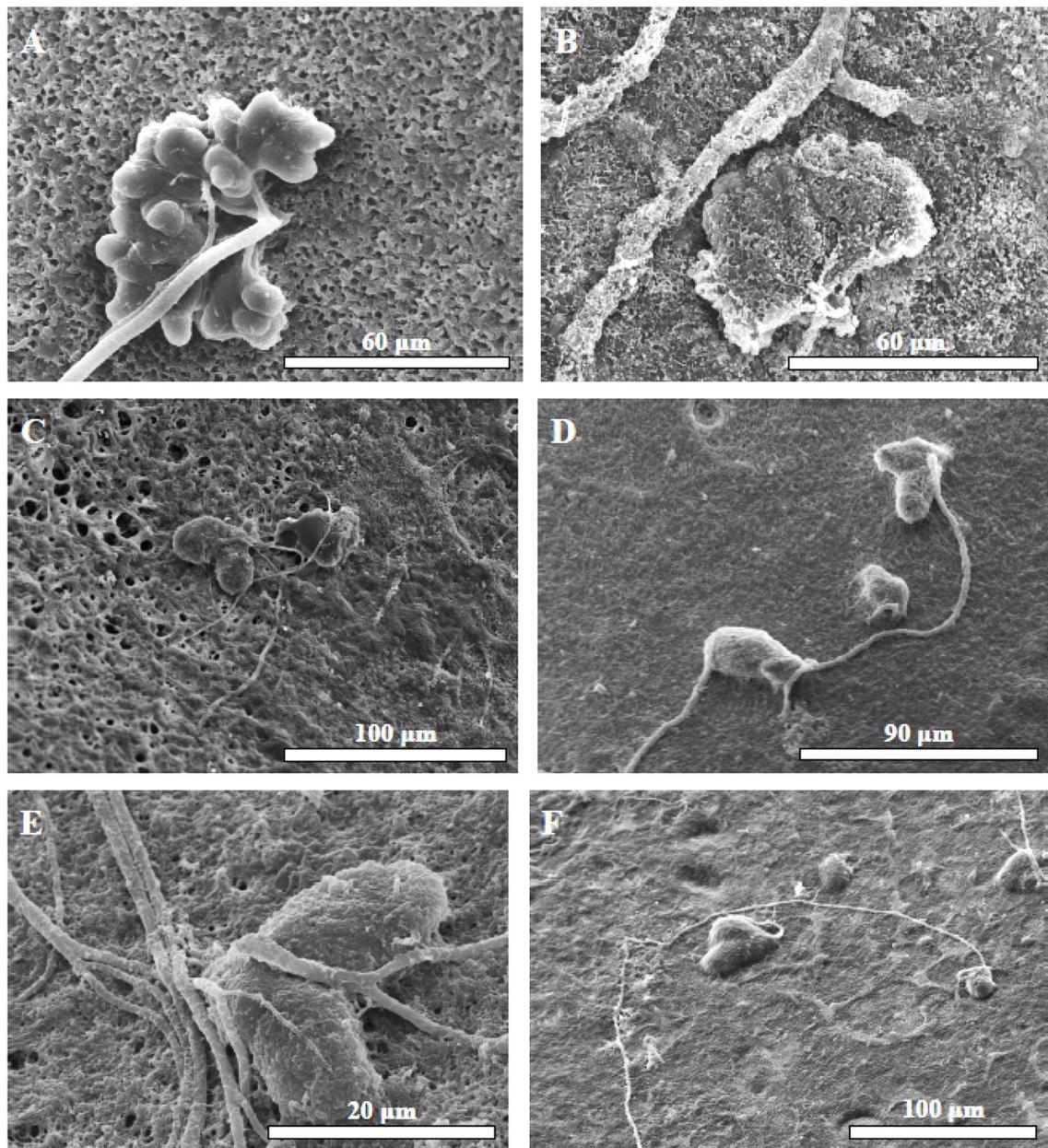


Fig. 6.12: *Flagrichnus baiulus* Wisshak & Porter, 2006: A) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Papiol, Plioceno inf.); B) En una concha de *Neopycnodonte cochlear* (Sant Onofre, Plioceno inf.); C) En una valva de *Arctica islandica* (Cap de Creus, Pleistoceno); D) En una valva de *A. islandica* (Palamós, Pleistoceno); E) En una valva de *A. islandica* (Blanes, Pleistoceno); F) En una valva de *A. islandica* (Delta de l'Ebre, Pleistoceno).

**Información ambiental:** *Flagrichnus baiulus* presenta una amplia distribución geográfica, sintetizada por Wisshak & Porter (2006): en Kosterfjord (Suecia) entre 7 y 85 m de profundidad; en el Acanilado del Oeste de Florida (USA) (Hook & Golubic, 1993) a 3266 m de profundidad; en substratos experimentales en la isla de Jan Mayen,

cerca del océano Ártico (Straumsflaket, Groenlandia), a 78 m de profundidad; entre Sommarøy y Malangen (N Noruega) a 41-43 m; en el fiordo Woodfjorden del Océano Ártico (archipiélago Svalbard, Noruega), en conchas de *Chlamys islandica* recogidas en la playa; en Sørkappbanken (Svalbard) a 75-85 m, y en Stjærnsund (Noruega) a 275 m. Wisshak *et al.* (2011) la encuentran, aunque raramente, en las islas Azores (Portugal), a 150 m de profundidad, en conchas del bivalvo *Callista*.

**Discusión/Comentarios:** Los ejemplares de *Flagrichnus baiulus* se han podido identificar con dificultad por la mala conservación de las trazas. La morfología de la traza en si es muy característica, pero a menudo se ha encontrado ejemplares con solo el cuerpo y sin filamentos por lo que la identificación no ha sido posible hasta después de diversas observaciones.

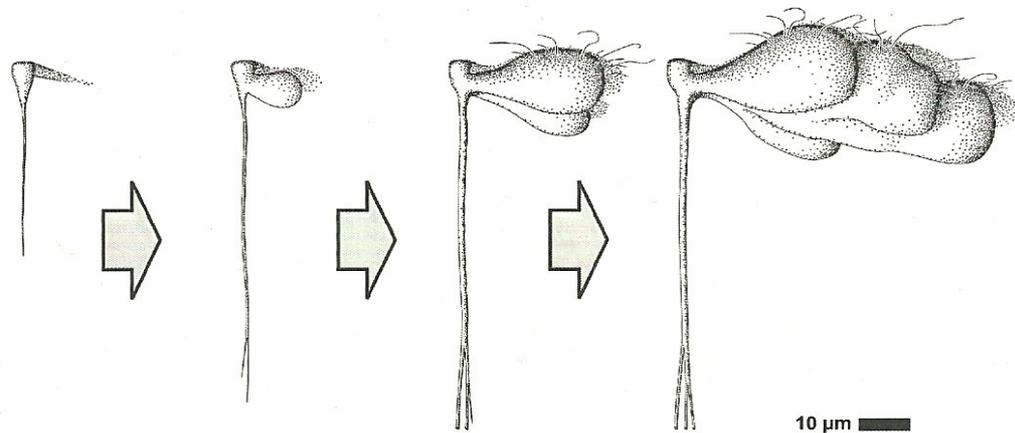


Fig. 6.13: Sucesivos estadios ontogénicos de *Flagrichnus baiulus* (según Wisshak & Porter, 2006).

Wisshak & Porter (2006) describen de la morfogénesis *Flagrichnus baiulus* (Fig. 6.13). Según estos autores, la perforación empieza con una galería fina, de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, que se extiende recta en el substrato con un abultamiento basal de unos 2  $\mu\text{m}$  de longitud. A partir de este primer saco basal, se desarrolla un segundo saco, mientras que la galería penetra más profundamente y se ramifica, etc. En las microtrazas estudiadas en esta memoria, se identifica principalmente el tercer estadio figurado por Wisshak & Porter (2006) (dentro de la traza es el más abundante) y el cuarto (la forma que se describió como abanico). Sin embargo, no se ha visto en ningún caso que los filamentos se disponga perpendicular al cuerpo central, sino que siempre se presentan perpendiculares al substrato.

Las trazas actuales se han identificado hasta la zona afótica, y por esto los candidatos

a productor pueden ser sólo hongos o bacterias. Las dimensiones y morfología de la traza sugieren que sea un hongo, con las cavidades en forma de saco e hifas filamentosas (características del orden Thraustochytriales). Wisshak & Porter (2006) proponen por tanto que el productor de esta traza sería un hongo de este orden. Cabe señalar, en cualquier caso, que actualmente este orden ha pasado a ser considerado como parte de los labirintulomicetos, un grupo de protistas unicelulares saprófitos o parásitos (véase, por ejemplo, <http://eol.org/pages/22400/overview>) que habita medios marinos costeros.

Estas trazas, normalmente, se encuentran formando agrupaciones. Según Wisshak & Porter (2006), observándola en detalle se aprecia una fina galería de filamentos, recta y profunda (hasta un 100 µm) en el substrato, la cual puede construir una densa red de diversos individuos. En las muestras analizadas, sin embargo, se han encontrado especímenes con un filamento largo, a veces superior a las 100 µm.

Como se puede derivar de los datos aportados por Wisshak & Porter (2006) y por Wisshak (comunicación personal), se trata en este caso de una icnoespecie de aguas frías, por latitud o por batimetría. La información obtenida a partir de las muestras aquí estudiadas corroboraría en gran parte esta atribución, si bien no se puede dejar de considerar un rango algo más amplio de temperaturas, por lo menos en el Plioceno.

**Distribución estratigráfica:** *Flagrichnus baiulus* está registrada desde el Oligoceno hasta la actualidad. En particular, Vogel & Marincovich (2004) la citan en el Oligoceno inf. de la Stepovak Formation (Alaska, USA), y Wisshak & Porter (2006) en el Pleistoceno inf. de la isla de Rodas (Grecia) (en conchas de diversas especies de bivalvos) y en el Pleistoceno sup. de Palamós (Alt Empordà), en conchas de *Ostrea* sp.

En el presente estudio se ha localizado por primera vez en el Plioceno inf., en concreto en las cuencas marinas catalanas, y en el Pleistoceno inf. submarino del Alt Empordà (donde ya era conocida), la Selva y Baix Ebre.

*Flagrichnus profundus* Wisshak & Porter, 2006

(Fig. 6.14)

**Material estudiado:** se han localizado especímenes en:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Glossus humanus* y *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Wisshak & Porter (2006): *Deeply penetrating whip-shaped microboring with a basal swelling tapering towards a long, thin, filamentous tube extending straight into the substrate.* [Microperforación en forma de látigo que penetra profundamente con una hinchazón basal que se estrecha hacia un tubo largo, delgado y filamentoso que se extiende directo hacia el substrato].

**Descripción:** *Flagrichnus profundus* se presenta como un cuerpo más o menos cilíndrico que termina con una punta de la que sale un filamento que cuanto más se aleja desde el cuerpo más se adelgaza. La traza tiene una forma de galería que penetra profundamente en el substrato calcáreo, con una hinchazón en la base, prolongándose por un filamento que se afina hacia su extremo terminal (véase Fig. 6.15).

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) el diámetro de la base varía desde un mínimo de 8,78 µm hasta un máximo de 26,69 µm, mientras que el filamento tiene un diámetro de 3,1-3,55 µm. En una de las trazas no se observa este filamento. La perforación está presente en el 17,3% de las totalidad de las muestras estudiadas.

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) el cuerpo tiene una anchura de 5,78-17,68 µm. Los filamentos que están unidos al cuerpo tienen una anchura de 5,67 µm hasta 6,52 µm. Todos los especímenes tienen una media de 136,8 µm de longitud. Las trazas están presente en el 9,1% de las totalidad de las conchas.

- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Vila-robau) sólo hay un ejemplar, cuyo filamento mide 2,75 µm, mientras que el cuerpo presenta una anchura de 12,4 µm y una longitud de 196,05 µm. Este ejemplar representa una presencia del 12,5% en la totalidad de las muestras.

- ♦ En *Arctica islandica* (Cap de Creus) se ha identificado también un solo ejemplar

con un cuerpo de 23,0  $\mu\text{m}$  de anchura y un filamento de 2,24  $\mu\text{m}$ . Esta traza está presente en un 6,25% de las totalidad de las muestras. En *Arctica islandica* (Blanes), el cuerpo de la traza tiene una anchura mínima de 11,58  $\mu\text{m}$  y una máxima de 17,60  $\mu\text{m}$ . Los filamentos tienen un diámetro mínimo de 2,69  $\mu\text{m}$  y máximo de 4,5  $\mu\text{m}$ . Aquí esta microperforación está presente en un 3,22% de las totalidades de la muestras estudiadas.

♦ En *Glossus humanus* (Cap de Creus) hay un solo ejemplar, con un cuerpo de 11,03  $\mu\text{m}$  de ancho y un filamento de 4,99  $\mu\text{m}$ . En la muestras estudiadas está presente en un 9,1% de las totalidad.

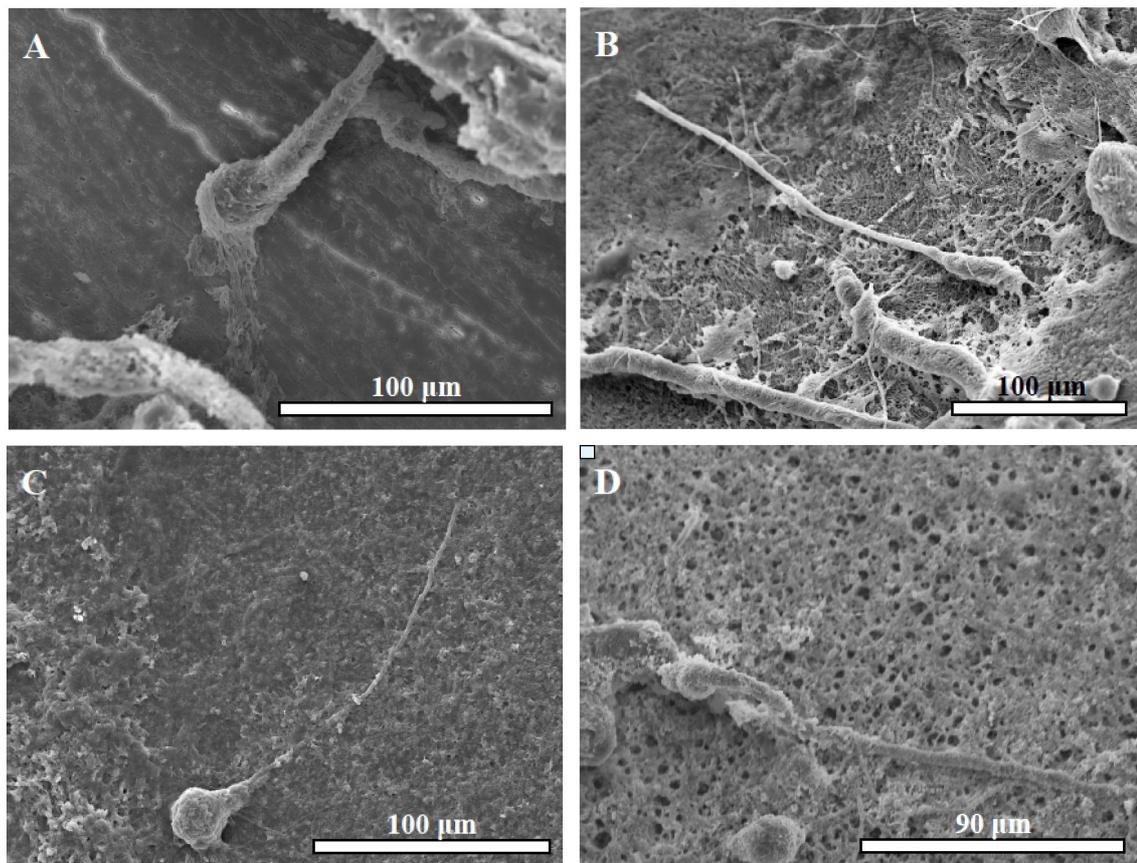


Fig. 6.14: *Flagrichnus profundus* Wisshak & Porter, 2006: A) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno inf.); B) En una valva de *Aequipecten scrubella* (Vila-robau, Plioceno inf.); C) En una valva de *Glossus humanus* Cap de Creus, Pleistoceno); D) En una valva de *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno).

**Información ambiental:** Wisshak & Porter (2006) señala que esta icnoespecie se encuentra desde aguas tropicales hasta en aguas árticas. Esto refleja una tolerancia fuerte a las temperaturas y una distribución biogeográfica cosmopolita de su productor, el género de protista *Schizochytrium*, y convierte esta icnoespecie en no utilizable como indicador de paleotemperaturas.

Porter & Lingle (1992) la localizan en conchas de *Geukensia demissa* y *Mya*

*arenaria*, entre 1 y 30 m de profundidad en Discovery Bay (Jamaica) y a 10 m de profundidad en Penobscot Bay (Maine, USA). Wisshak & Porter (2006) la señalan a profundidades entre 7 y 85 m en Kosterfjord (Suecia) en conchas de *Ostrea edulis*, *Modiolus* sp., *Acanthocardia tuberculata* y *Callista chione*; a 42 m de profundidad en Sommarøy-Malangen (Noruega) en la muralla de *Balanus balanus*; en el fiordo Woodfjorden del Océano Ártico (archipiélago Svalbard, Noruega), en conchas de *Chlamys islandica* recogidas en la playa, y en *Chlamys islandica* recolectado en la costa frente a Palamós (Baix Empordà) (se trata de unos de los yacimientos que también se estudian para esta memoria). Wisshak *et al.* (2011) la encuentran, raramente, en Azores (Portugal) a 60 m de profundidad en conchas del género *Callista* sp.

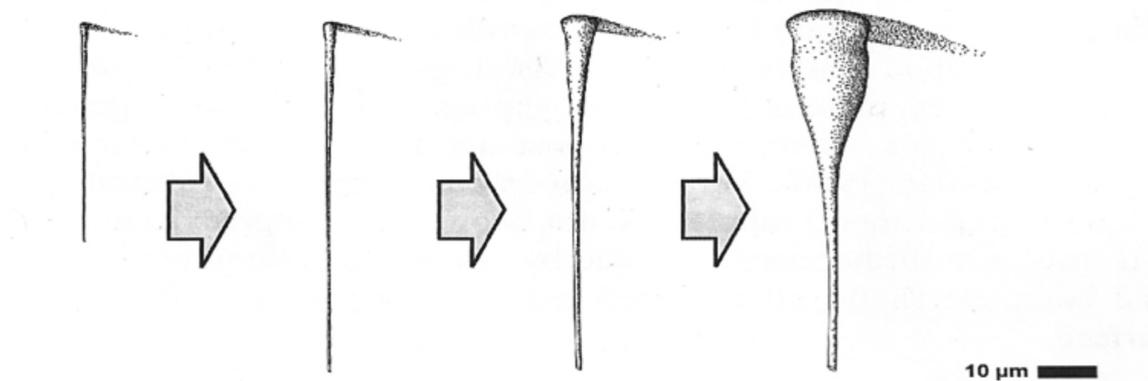


Fig. 6.15: Estadios ontogenéticos de *Flagrichnus profundus*, que en su fase juvenil presenta una galería corta (según Wisshak & Porter, 2006).

**Discusión/Comentarios:** Wisshak & Porter (2006) describen que la hinchazón basal es mínima o ausente en la etapa inicial de la perforación. Además, Wisshak *et al.* (2005a) afirman que las ramificaciones son raras, aunque Wisshak & Porter (2006) precisan que éstas pueden estar presentes en el extremo distal del cuerpo basal.

Según Wisshak & Porter (2006), *Flagrichnus profundus* puede presentarse en grupos de centenares de individuos y el productor de la traza sería un hongo del género *Schizochytrium* (Orden Thraustochytriales), que se encuentra en hábitats marinos costeros. Una característica morfológica de estos hongos es que presentan zoosporangios hinchado conteniendo zoosporas flageladas. Actualmente, *Schizochytrium* se clasifica dentro de los labirintulomicetos, un grupo de protistas unicelulares saprófitos o parásitos (véase, por ejemplo, <http://eol.org/pages/22400/overview>).

En el material estudiado, *Flagrichnus profundus* aparece en algunas ocasiones junto

con *Saccomorpha clava*.

Siendo de descripción muy reciente, no existe demasiada bibliografía sobre esta icnoespecie. El estadio juvenil de *Flagrichnus profundus* puede ser confundido fácilmente con *Scolecia filosa* (Wisshak & Porter, 2006).

En las muestras estudiadas, cabe subrayar los problemas de identificación que ha comportado en las conchas de braquiópodos, aunque si después del análisis se ha descartado la presencia de este icno perforación. Ello se debe a la semejanza de estas microperforaciones con las punctae de los braquiópodos. En consecuencia, la identificación de *Flagrichnus profundus* en conchas de braquiópodos sólo se pueden confirmar con seguridad en caso de los géneros imperforados. Este caso es reportado también por Wisshak & Porter (2006) quienes comentan el ejemplo de Waller (1980), quien detectó problemas similares en los géneros de bivalvos *Arca*, *Barbatia* y *Glycymeris*, aunque no describió ni nominó las trazas frente a las estructuras propias de las valvas.

Los resultados del presente estudio apoyan la opinión de Wisshak & Porter (2006) sobre la incapacidad de esta traza para proporcionar información sobre paleotemperaturas. Si bien se ha hallado en materiales propios de aguas frías, también aparece en yacimientos pliocenos que corresponden a condiciones más templadas.

**Distribución estratigráfica:** Por el momento, esta icnoespecie se considera exclusivamente cenozoica y actual, con un rango estratigráfico del Mioceno hasta la actualidad. En el Mioceno está en Bird Rock (Melbourne-Australia) en varias conchas de bivalvos (Glaub, pers. comm. en Wisshak, 2006); Wisshak & Porter (2006) la identifican en conchas de bivalvos del Pleistoceno en Rodas (Grecia) y de la costa frente a Palamós (Alt Empordà). Con el presente estudio se ha detectado por primera vez en el Plioceno inf. del Alt Empordà y en diversas nuevas localidades del Pleistoceno de la misma zona.

*Saccomorpha clava* Radtke, 1991

(Fig. 6.16)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en el siguiente material:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear* y *Megerlia truncata*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Pedrera Ana, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Cabo Cope, Murcia, Plioceno inf.
- ♦ *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, Murcia, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, *Arctica islandica* y *Glossus humanus*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum* y *Arctica islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Club-, sphere- to pearshaped cavities, interlinked by one or several thin tubes, originating at the base and/or at the main cavity.* [Cavidades en forma de mazo o esfera, hasta periformes, vinculadas entre sí por uno o varios tubos delgados, que se originan en la base y/o en la cavidad principal].

**Descripción:** En la muestras analizadas se pudo identificar claramente *Saccomorpha clava* que consiste en cavidades en forma de esfera o de pera, las cuales se conectan a la superficie mediante un cuello estrecho, que en las muestras estudiadas se aprecian poco. Las cavidades están unidas entre sí por un filamento.

- ♦ En *Megerlia truncata* (Prat d'En Cervera) las trazas tienen una cavidad con diámetro mínimo de 11,66 µm y máximo de 24,88 µm. El cuello presenta el diámetro mínimo de 2,28 µm y el máximo de 8,96 µm. La icnoespecie está presente en el 38,29% de la totalidad de las muestras estudiadas.
- ♦ En *Terebratula calabra* (Cañada Brusca) las trazas se aprecian con dificultad, pero ha sido posible obtener algunas mediciones. Así, la cavidad tiene un diámetro mínimo de 15,78 µm y uno máximo de 22,68 µm; el cuello varía entre 3,31 y 7,49 µm.

En las muestras estudiadas no ha sido posible observar filamentos. La perforación está presente en el 31,57% de las totalidad de la muestras estudiadas.

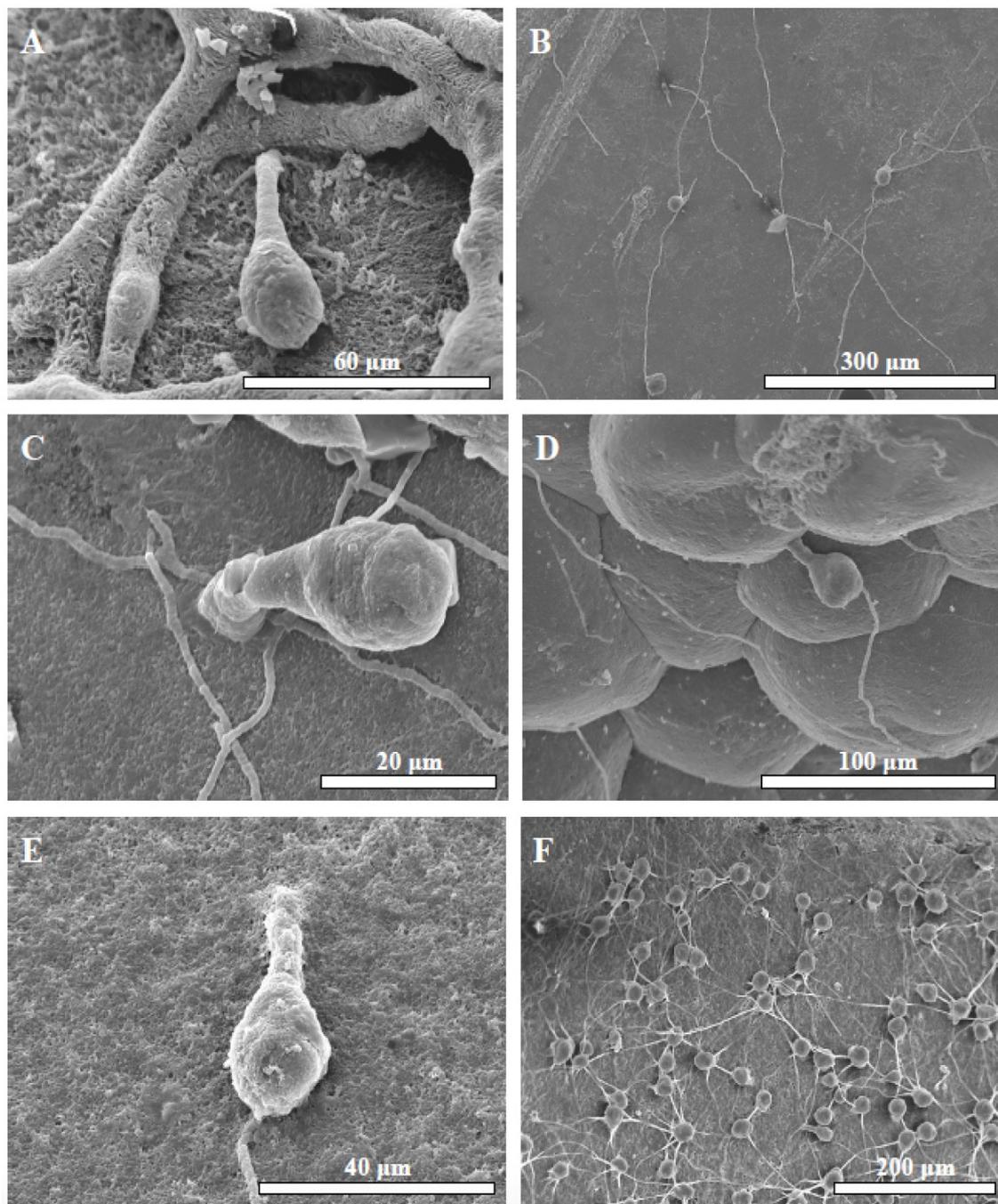


Fig. 6.16: *Saccomorpha clava* Radtke, 1991: A) En una valva de *Aequipecten scabrella* (Vila-robau, Plioceno inf.); B) En una valva de *Glossus humanus* (Cap de Creus, Pleistoceno); C) En una valva de *Chlamys islandica* (Palamós, Pleistoceno); D) En una valva de *Arctica islandica* (Blanes; Pleistoceno); E) En una concha de *A. islandica* (Delta de l'Ebre, Pleistoceno); F) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Papiol, Plioceno inf.).

♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) el cuerpo de la perforación tiene un diámetro que varía da un mínimo de 15,77 µm hasta un máximo de 32,86 µm. En algunos ejemplares hay un cuello del diámetro de 6,48 µm hasta 7,5 µm que llegan a

tener una longitud total de aproximadamente 44  $\mu\text{m}$ . En 89 muestras se localizó la icnoespecie en 38,04% de las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Papiol) la perforación tiene un diámetro que pasa desde un mínimo de 13,57  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 29,34  $\mu\text{m}$ . Todas las cavidades están unidas entre si mediante un filamento, cuyo diámetro mínimo es 1,4  $\mu\text{m}$  y el máximo 2,09  $\mu\text{m}$ . Los especímenes estudiados no presentaban en ningún caso un cuello visible. La perforación está presente en el 41,7% de las totalidad de la muestras estudiadas. La traza en *N. cochlear* (Pedrera Ana) tiene un diámetro mínimo de 11,13 y máximo de 18,35  $\mu\text{m}$ . El cuello varía desde 4,65  $\mu\text{m}$  hasta 5,03  $\mu\text{m}$ . Las cavidades de estas muestras están unidas entre ellas con un filamento, con un diámetro mínimo de 1,73 y máximo de 1,92  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 22,2% de la muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Sant Onofre) la trazas tienen un diámetro mínimo de 18,01  $\mu\text{m}$  y uno máximo de 35,57  $\mu\text{m}$ . Sólo en un espécimen se observa el filamento, cuyo diámetro es de 2,44  $\mu\text{m}$ . No se distingue ningún cuello. La perforación está presente en el 16,66% de las totalidad de la muestras estudiadas.

♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets) la microperforación tiene un diámetro mínimo de 13  $\mu\text{m}$  y un máximo de 23,39  $\mu\text{m}$ . El cuello tiene un diámetro mínimo de 2,87  $\mu\text{m}$  y máximo de 10,86  $\mu\text{m}$ . Sólo en algún ejemplar se puede apreciar el filamento que, entonces, tiene un diámetro de 1,3  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 57,14% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *A. scabrella* (Vila-robau) el diámetro varía desde 9,77  $\mu\text{m}$  hasta 25,78  $\mu\text{m}$ . El cuello tiene un diámetro mínimo de 2,94  $\mu\text{m}$  y máximo de 6,22  $\mu\text{m}$ . El diámetro del filamento cambia desde un mínimo de 1,41  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 2,64  $\mu\text{m}$ . Una de las formas es de dudosa identificación, aunque si se ha podido medir tres diámetros: la del cuerpo es 34,8  $\mu\text{m}$ ; la del centro es 1,87  $\mu\text{m}$ ; y en la base, es de 7,6  $\mu\text{m}$ . Este ejemplar es el único con tales dimensiones, demasiado grande para identificarlo con certidumbre como *S. clava*. La perforación está presente en el 87,5% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *A. scabrella* (Cabo Cope) se han observado sólo dos ejemplares cuya identificación no es segura puesto que las muestras están muy mal conservadas. El diámetro de la cavidad tiene un mínimo de 23,24  $\mu\text{m}$  y un máximo de 29,47  $\mu\text{m}$ . El cuello en una muestra mide 6,65  $\mu\text{m}$ , mientras que en la otra no se pudo apreciar. Ni se observó el filamento en ninguna de las dos muestras. La perforación está presente en el 18,2% de las totalidad de la muestras estudiadas.

♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) el diámetro del cuerpo tiene un mínimo de 13,1  $\mu\text{m}$  mientras que el máximo es de 44,2  $\mu\text{m}$ . El cuello tiene un diámetro que varía entre 1,71-10  $\mu\text{m}$ . El filamento tiene el diámetro mínimo de 1,8  $\mu\text{m}$  y máximo de 2,29  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 27,3% de la muestras estudiadas.

♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus) la traza aparece sólo en dos muestras. Las perforaciones tienen un diámetro que varía entre 7,71  $\mu\text{m}$  y 14,1  $\mu\text{m}$ . Sólo en un caso se puede ver el cuello, que tiene un diámetro de 2,57  $\mu\text{m}$ ; en el otra muestra se pueden ver sólo los filamentos, de diámetro 2,24  $\mu\text{m}$ , mientras que el cuerpo no se puede valorar por estar oculto bajo los filamentos. La perforación está presente en el 66,7% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *P. septemradiatum* (Palamós) las perforaciones tienen un diámetro entre 17,56 y 19,99  $\mu\text{m}$ . El diámetro del cuello es de alrededor de 7  $\mu\text{m}$  y todas las cavidades están unidas entre si mediante un filamento de diámetro de 2,13  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 50% de la muestras estudiadas.

♦ En *Arctica islandica* (Cap de Creus) las trazas poseen un diámetro mínimo de 12,59 y máximo de 33,10  $\mu\text{m}$ . El cuello varía de diámetro, desde un mínimo de 4,09 hasta un máximo de 6,09  $\mu\text{m}$ . El diámetro del filamento oscila entre 1,26 y 3,26  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 56,25% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *A. islandica* (Palamós) las trazas tienen un diámetro que varía entre 11,58  $\mu\text{m}$  y 24,90  $\mu\text{m}$ . El cuello tiene un mínimo de 3,15 y un máximo de 7,45  $\mu\text{m}$ . Sólo en un ejemplar se observa el filamento, con un diámetro de 1,63  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 75% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *A. islandica* (Delta de l'Ebre) el cuerpo de los ejemplares tiene diámetros desde 15,03  $\mu\text{m}$  hasta 31,82  $\mu\text{m}$ . El diámetro del cuello varía entre 4,8 y 6,43  $\mu\text{m}$ . Todos los cuerpos están unidos entre ellos con un filamento, cuyo diámetro oscila entre 1,57 y 2,68  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 37,5% de las totalidad de la muestras estudiadas. En *A. islandica* (Blanes) la cavidad posee un diámetro entre 14,38 y 32,76  $\mu\text{m}$ . El cuello varía su diámetro desde de 4,2 hasta 7,81  $\mu\text{m}$ . Todas las cavidades están unidas entre si por un filamento, cuyo diámetro varía entre 1,13 y 3,49  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 58,1% de la muestras estudiadas.

♦ En *Glossus humanus* (Cap de Creus) el diámetro de la traza varía desde un mínimo de 12,57  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 28,48  $\mu\text{m}$ . Se observa sólo un cuello, cuyo diámetro es de 5,87  $\mu\text{m}$ . Los filamentos tienen un diámetro entre 1,76  $\mu\text{m}$  y 2,51  $\mu\text{m}$ . La perforación está presente en el 54,54% de las totalidad de la muestras estudiadas.

♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) se localizaron sólo dos especímenes de los que se ha podido medir únicamente uno, cuyo diámetro es de 13,36 µm. Mientras que fue imposible medir la otra por la mala conservación. La perforación está presente en el 33,33% de la totalidad de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** Tanto Radtke (1993) como Vogel *et al.* (2000) encontraron *Saccomorpha clava* en conchas de moluscos en la isla de Lee Stocking (Bahamas), donde la media mensual de la temperatura es de 24-25°. Esta icnoespecie se ha localizado también en esqueletos de diversos invertebrados en el Atlántico Norte. Por ejemplo, en el cirrípedo *Balanus crenatus*, al O de Escocia y en Tromsø (Noruega), donde el clima se caracteriza por ser templado-frío, y las temperaturas del agua son 2°C en invierno y 15°C en verano (Glaub *et al.*, 2002). También, en el coral *Lophelia pertusa* de Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda) a una profundidad de 200-400 m en aguas afóticas profundas (Beuck & Freiwald, 2005), y en el atolón Glover (Belize, Honduras), donde *S. clava* aparece en la concha de *Strombus gigas* (Carreiro-Silva *et al.*, 2005, 2009, 2012). Raramente, entre 15 m y 27 m, también se ha encontrado en conchas de bivalvos al N de la bahía de Safaga (Mar Rojo, Egipto), donde la temperatura de las aguas varía entre 21° y 29°C (Radtke & Golubic, 2005). Wisshak *et al.* (2005a) localizaron *S. clava* en el entorno frío-templado de Kosterfjord (Suecia), donde la temperatura va desde bajo cero en los dos meses más fríos (febrero y marzo) hasta 17-20°C en los meses más cálidos (julio y agosto). Esta fluctuación anual también está presente en aguas más profundas, pero con menor amplitud. Wisshak *et al.* (2005b) lo reconoce en la mayoría de los especímenes encontrados en Sacken (Suecia) en el coral *Lophelia pertusa*, donde a 84 m hay condiciones afóticas. Beuck *et al.* (2009) la localizan en aguas profundas de Santa Maria di Leuca (Apulia, Mar Jónico), donde la temperatura de la agua es ligeramente superior a los 13°. Chazottes *et al.* (2009) la localizan en el atolón de La Surprise en Nueva Caledonia, a varias profundidades y en corales de distintas edades. En el sur del Canal de Faial, situado entre las islas de Faial y Pico (Azores), (Wisshak *et al.*, 2011) identifican la icnoespecie entre 15 y 500 m de profundidad. En este mar la temperatura superficial llega a la media máxima mensual de 22.3°C y el valor medio más bajo es de 15,6°. Su presencia se ha detectado en cuatro estaciones de Cerdeña, en sedimentos procedentes de 1-2 cm por debajo de la columna de agua, donde la temperatura oscila entre 27,7° y 30,6° (Cherchi *et al.*, 2012).

**Discusión/Comentarios:** Algunos autores han descrito esta perforación como un cuerpo redondo desde 7  $\mu\text{m}$  hasta 20  $\mu\text{m}$  (e.g., Radtke, 1991), pero en las muestras estudiadas el diámetro de algunos ejemplares llega a más de 30  $\mu\text{m}$ . Glaub (2004) también describe ejemplares con dimensiones similares. Aquí se ha descrito el cuello de esta microperforación, pero sólo en poca ocasiones se ha podido realmente apreciar esta estructura. A menudo, sólo es visible un estrechamiento muy fuerte en la zona terminal, donde la cavidad llega a tener un diámetro medio de 5,73  $\mu\text{m}$ .

Las primeras etapas ontogenéticas de los sacos de *Saccomorpha clava*, en las que faltan los túneles de interconexión, son muy parecidas a la icnoespecie *Cavernula coccidia* y a pequeños tipos de *Planobola*, lo que podría propiciar su confusión. Tanto *Orthogonum lineare* como *Saccomorpha clava* exhiben una distribución cosmopolita, por lo que no resultan útiles para paleotemperaturas; su aplicación se limita a la indicación de iluminación de las aguas (Wisshak *et al.*, 2005a).

En alguna de las muestras estudiadas, la traza está presente en un número tan elevado que producen el efecto de una "alfombra".

En el material analizado, las traza se ha encontrado muchas veces junto con *Orthogonum lineare*, en una asociación muy típica. De hecho, ya Glaub (1994) indica tal asociación como un indicador de la condición afótica, así como más tarde lo afirma también Bromley (2005). Wisshak *et al.* (2005b) lo consideran como indicativo de ambientes sin luz, tanto en la actualidad como en el registro fósil. Esta interpretación se apoya en las mediciones directas de luz en Sacken (Suecia), que indican condiciones sin luz durante al menos la mayor parte del año (Wisshak *et al.* 2005b). Axmann *et al.* (2010) citan su presencia en sedimentos bioclásticos miocenos de la República Checa, en un paleoambiente de océano frío profundo, mientras que Heindel *et al.* (2008, 2009) habían señalado *S. clava* en arrecifes cuaternarios de Tahití, en transectos acuáticos entre 41,6 y 117,5 m de profundidad, correspondientes ya a la zona afótica.

La aparición de esta traza en ausencia de fotótrofos es un indicador de ambientes sin luz en el registro fósil (Glaub, 1999). Wisshak *et al.* (2005a) y Gektidis *et al.* (2007) destacan las diferencias en la distribución en profundidad de euendolitos fotótrofos que depende de la claridad del agua que, a su vez, refleja el grado de eutrofización y de la absorción de la luz en el agua de la columna por encima del substrato perforado.

El productor de la *Saccomorpha clava* es *Dodgella priscus* Zebrowski, 1936, un hongo que habita actualmente a profundidades entre 119 y 2350 m (Radtke, 1991). La

morfología del organismo es esférica o globosa, entre ovalada y piriforme o ligeramente oblonga. Su tamaño oscila entre 10 y 34  $\mu\text{m}$  en diámetro, y algunos individuos alcanzan los 50  $\mu\text{m}$  (Cavaliere & Alberte, 1970).

**Distribución estratigráfica:** Glaub *et al.* (2004) señalan que *Saccomorpha clava* aparece por primera vez en el Ordovícico, y también se encuentra en el Devónico, en el Carbonífero y desde Jurásico hasta la actualidad.

Vogel *et al.* (2009) la señalan en el Ordovícico sup. de la región del arco de Cincinnati (norte de Kentucky y sur de Ohio, EE.UU). Wisshak *et al.* (2008) indican ejemplares dudosos en moluscos de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), donde la temperatura de las aguas variaba entre 14° y 38°C (establecido en base a análisis de isótopos estables). Otras citas identifican esta icnoespecie en el Jurásico inf. de Hungría, en el Jurásico sup. del S de Alemania, península Ibérica y N de Italia, en el Cretácico inf. de Bulgaria y en el Cretácico medio y sup. de Normandía (Francia) (Glaub, 1994); en conchas (principalmente) de moluscos del Terciario inf. de la cuenca de París (Radtke, 1992); en el Oligoceno inf. de la Formación Stepovak (SO de Alaska) (Vogel & Marincovich, 2004); en el Oligoceno del N de Alemania (Radtke, 1991); en el Mioceno de la República Checa (Axmann *et al.*, 2010); en conchas de moluscos del Cuaternario inf. de Mauritania (Glaub, 2004); en arrecifes del Cuaternario superior de Tahití (Heindel *et al.*, 2008, 2009); en aguas profundas del Pleistoceno de la bahía de Lardos (Archipiélago del Dodecaneso, Grecia) (Bromley, 2005); y en corales arrecifales del Holoceno de Nueva Caledonia (Chazottes *et al.*, 2009).

*Saccomorpha stereodiktyon* Golubic, Radtke, Campbell, Lee,  
Vogel & Wisshak, 2014

(Fig. 6.17)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie sólo en conchas de dos de las localidades pleistocenas estudiadas:

- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Chlamys islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Golubic *et al.* (2014): *Complex system of borings composed of (a) bifurcated and segmented tunnels underneath and parallel to the substrate surface (shells), producing (b) numerous simple upright branches penetrating the interior of the shell, and (c) terminal swellings. The segments of the horizontal network are straight, gradually widening in direction of growth and forming distal conical nodes, where horizontal and vertical branches originate. Swellings are spherical later becoming elongated toward the interior of the shell or growing irregular protrusions. Smaller protrusions at the bottom of the swellings form separate connections to the substrate surface. The casts of deeply penetrating upright tunnels carry an upward diverging widening where they pass the organic lamellae of the bored shell and may extend to the opposite surface of the substrate.* [Complejo sistema de perforaciones compuestas de (a) túneles bifurcados y segmentados por debajo y paralelos a la superficie del substrato (conchas), produciendo (b) numerosas ramas verticales simples que penetran en el interior de la concha, y (c) hinchazones terminales. Los segmentos de la red horizontal son rectos, ensanchándose gradualmente en la dirección de crecimiento y formando nodos cónicos distales, donde se originan las ramas horizontales y verticales. Las hinchazones son esféricas, para convertirse más tarde en alargadas hacia el interior de la concha o producir protuberancias irregulares. Protuberancias más pequeñas en la parte inferior de las hinchazones forman conexiones separadas con la superficie del substrato. Los moldes de los profundamente penetrantes túneles verticales conllevan un ensanchamiento divergente hacia arriba donde cruzan las láminas orgánicas de la concha perforada y pueden extenderse hacia la superficie opuesta del substrato].

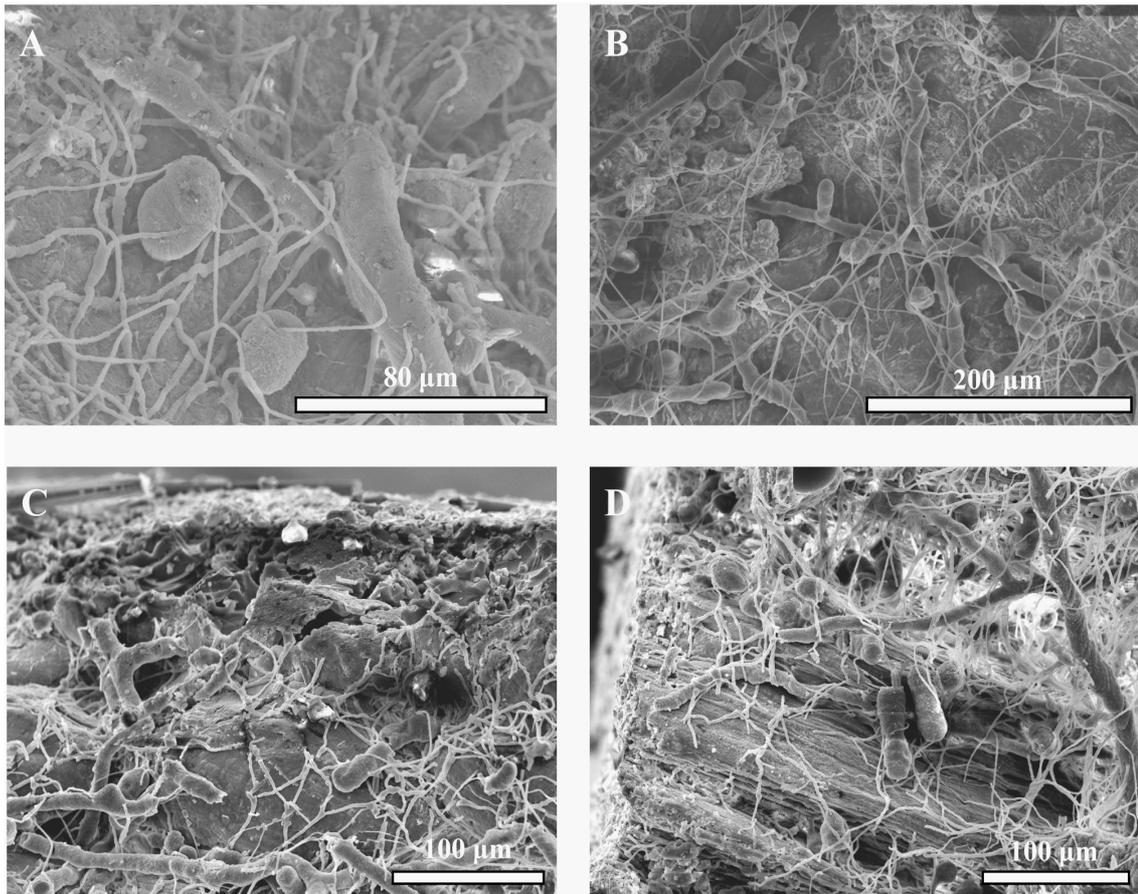


Fig. 6.17: *Saccomorpha stereodiktyon* Golubic, Radtke, Campbell, Lee, Vogel & Wisshak, 2014: A-B) Diferentes especímenes en valvas de *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus, Pleistoceno); C-D) Diferentes especímenes en valvas de *Chlamys islandica* (Palamós, Pleistoceno).

**Descripción:** En la muestras estudiadas, *Saccomorpha stereodiktyon* se identifica a partir de tubos que se dividen en otros dos túneles, un poco más finos que el tubo principal. Una de las ramas secundarias termina con una esfera relativamente grande, la cual presenta forma ovalada alargada. En el material estudiado no se pudieron apreciar las ramas verticales descritas por Golubic *et al.* (2014).

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus) los especímenes están formados por tubos que tienen un diámetro mínimo de 2,54 µm y uno máximo de 4,87 µm. Después que estos tubos se dividen, la rama secundaria tiene un diámetro mínimo de 1,112 µm mientras que tiene un diámetro máximo de 2,31 µm. Hay en algún ejemplar la presencia de una esfera, o cuerpo oval, que tiene un diámetro mínimo de 10,65 µm hasta un máximo de 16,95 µm. Esta esfera posee una diámetro entre 25,66 µm y 40,58 µm.

- ♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) los tubos de los especímenes presentan un diámetro entre 2,38 y 3,86 µm. Después el tubo se divide en filamentos con un diámetro

que varía desde 1,06  $\mu\text{m}$  hasta 3,32  $\mu\text{m}$ . Existen cuerpos largos que tienen un diámetro de 15,41  $\mu\text{m}$  y una longitud de 59,94  $\mu\text{m}$ .

**Información ambiental:** Golubic *et al.* (2014) identificaron esta icnoespecie en diversas localidades actuales. Se ha encontrado en Ninety Mile Beach, (South Victoria, Australia) (Zebrowski, 1937; Porter & Zebrowski, 1937); en el Mar del Norte, el canal de la Mancha y en el talud de la plataforma escocesa (Höhnk, 1969); al O de Escocia (Glaub, 1994); en Kosterfjord (Suecia) (Wisshak *et al.*, 2005; Wisshak, 2006); en el pectínido *Delectopecten vitreus*, en Noruega, Croacia y el Golfo de Adén (Mar Rojo) (Golubic *et al.*, 2014).

**Discusión/Comentarios:** Esta icnoespecie se describe como de probable origen fúngico aunque no se menciona en concreto ningún productor (Golubic *et al.*, 2014). La naturaleza del productor se dedujo a partir de la observación de la microperforación en conchas actuales, apreciándose características propias de hongos (Golubic *et al.*, 2014). En el presente estudio se ha podido identificar *Saccomorpha stereodiktyon* en el 33,3% del total de muestras estudiadas de *P. septemradiatum* (Cap de Creus) y la misma proporción en *Ch. islandica* (Palamós).

**Distribución estratigráfica:** Golubic *et al.* (2014) identificaron esta icnoespecie en diversas localidades del registro fósil en base a la bibliografía. La icnoespecie está en el Jurásico inferior de Austria (Golubic *et al.* 2014); en el Paleoceno sup. de Alaska (USA) (Vogel & Marincovich, 2004; Golubic *et al.* 2014); en el Eoceno del N de Italia (Radtke, 1991; Golubic *et al.* 2014); en el Oligoceno inf. de Alaska (USA) (Vogel & Marincovich, 2004) y de Alemania (Radtke, 1991).

En el presente estudio es citada por primera vez en el Pleistoceno, en concreto del Mediterráneo occidental.

*Saccomorpha terminalis* Radtke, 1991

(Fig. 6.18)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en contadas ocasiones:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Network of fine, branching galleries with thick, oval to spherical, terminal cavities.* [Red de finas galerías ramificadas con gruesas cavidades terminales, de ovaladas a esféricas].

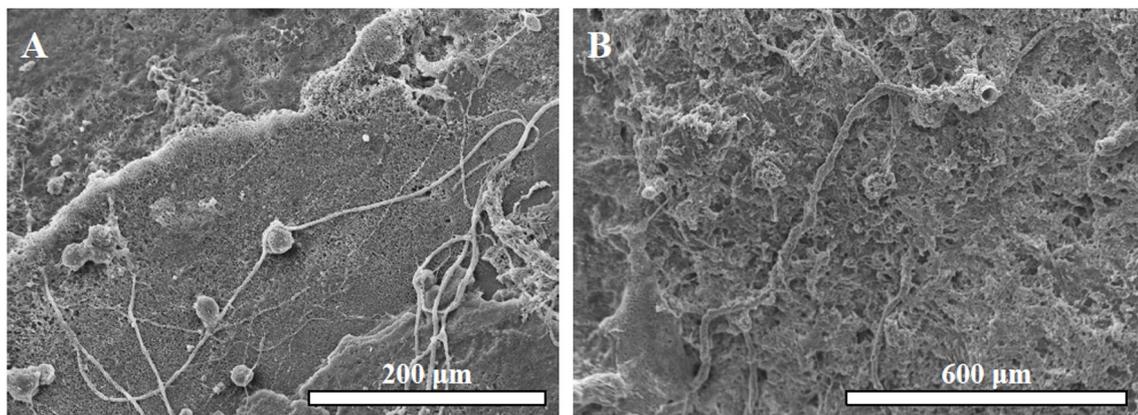


Fig. 6.18: *Saccomorpha terminalis* Radtke, 1991: A-B) Especímenes en valvas de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno inf.).

**Descripción:** Esta perforación está formada por tubos cuya parte terminal presenta una cavidad de morfologías variadas, más o menos redondeadas.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera), los tubos de *Saccomorpha terminalis* tiene un diámetro entre 2,39-12,57  $\mu\text{m}$ , mientras que las partes terminales presentan un diámetro de 24,45 hasta 50,27  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en un 8,7% de las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Sant Onofre) hay un solo ejemplar. La identificación de esta muestra está en duda: la cavidad tiene un diámetro entre 19,79-24,73  $\mu\text{m}$ . El tubo tiene un diámetro de 9,99  $\mu\text{m}$ . Su forma parece un conjunto de 3 cavidades que tienen un pequeño pedúnculo de 2,83  $\mu\text{m}$  de diámetro. De la totalidad de las muestras, la icnospecie está presente en un 8,3% de ellas.

**Información ambiental:** En medios actuales, *Saccomorpha terminalis* se ha localizado tanto en ambientes fríos-templados como cálidos. Así, Wisshak *et al.* (2005a) la citan en el entorno frío-templado de Kosterfjord (Suecia), donde la temperatura

desciende bajo cero en los dos meses más fríos (febrero y marzo), y asciende hasta 17-20°C en los meses de julio y agosto (meses más cálidos). Esta fluctuación anual está presente en todas las profundidades de las aguas, pero en las más profundas se produce con menor amplitud. Estas microperforaciones fueron también estudiadas en corales actuales de varias profundidades en el atolón de La Surprise (Nueva Caledonia) y en 20 corales holocenos (Chazottes *et al.*, 2009).

Es interesante resaltar que Radtke (1991,1992) la identificó en conchas de moluscos de facies marinas normales, salobres e hipersalinas de las cuencas paleógenas europeas.

**Discusión/Comentarios:** Comparando los ejemplares encontrados con los descritos por Vogel & Brett (2009) aparece una pequeña discrepancia con los diámetros de los tubos, que ellos describen de 7,10 µm de grosor, mientras que en los ejemplares estudiados los tubos llegan hasta 12,57 µm. Sobre todo, hay una gran diferencia con el grosor terminal, que en los casos estudiados llega a tener un diámetro doble respecto a lo descrito por Vogel & Brett (2009).

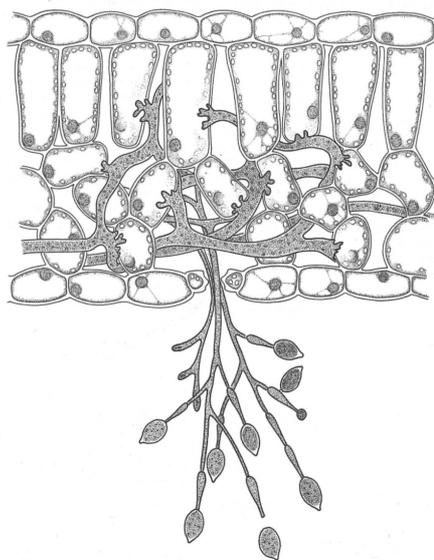


Fig. 6.19: *Phytophthora* sp. Las hifas de *Phytophthora* se propagan a través de la hoja de absorción de nutrientes de las células. (www.biology-resources.com).

Según algunos autores (Radtke, 1991; Wisshak *et al.*, 2015a; Vogel & Brett, 2009) *S. terminalis* es producido en la actualidad por el género *Phytophthora* (Fig 6.19), tradicionalmente considerado un hongo pero en la actualidad clasificado entre los oomycota. Se trata de eucariotas heterotróficos que habitan tanto medios terrestres como acuáticos, con afinidades con los cromófitos y otros grupos de protistas. Wisshak *et al.* (2008) dudan sin embargo de esta asignación y claman por una reevaluación del

productor. Krings *et al.* (2011) consideran también la atribución de *S. terminalis* a la actividad de oomycotas como no concluyente.

Tanto *Saccomorpha terminalis* como *Phytophthora* sp. se han encontrado en localidades de aguas desde frío-templadas a polares. Por ello, Wisshak *et al.* (2005a) inicialmente propusieron una evaluación más precisa de su distribución biogeográfica por si se podría adecuar la perforación como un nuevo icnoindicador paleotermométrico. Sin embargo, en principio se puede descartar esta posibilidad ya que posteriormente (Chazottes *et al.*, 2009) localizan *S. terminalis* en ambientes de aguas cálidas en los atolones de Nueva Caledonia.

Además, cabe añadir que sólo en una de las muestras analizadas en el presente estudio aparece *S. terminalis* junto a *Saccomorpha clava*.

**Distribución estratigráfica:** Glaub *et al.* (2007) indican para *Saccomorpha terminalis* una presencia intermitente en el registro fósil del Triásico al Paleógeno. Wisshak *et al.* (2008) la identifican también en moluscos de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), donde la temperatura de las aguas variaba entre 14°C y 38°C (establecido mediante análisis de isótopos estables); Vogel *et al.* (2009), en el Ordovícico sup. de Kentucky y Ohio (USA); Olempska (2012) en el Devónico de Podolia (Ucrania occidental); Radtke (1991, 1992), en conchas de moluscos de las cuencas paleógenas de París, N de Italia, Aquitania (Francia) y del Rin; en el Mioceno sup. del Algarve (SE Portugal) Santos *et al.* (2008); y Chazottes *et al.* (2009) en corales subactuales, a varias profundidades y distintas edades en Nueva Caledonia.

La presente cita es la primera para el Plioceno, habiéndose localizado en las cuencas marinas del Mediterráneo occidental.

*Polyactina araneola* Radtke, 1991

(Fig. 6.21)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en conchas de moluscos recogidas en diferentes zonas:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte*, Pedrera Ana, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum* y *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Kugeliger bis unregelmäßig sackförmiger Zentralkörper, von dem mehrere, in alle Richtungen strahlenartig abzweigende, bogenförmig verlaufende, z.T. sackförmige Gänge ausgehen, die in ihrem weiteren Verlauf in lange, geradlinige, dünne Gänge übergehen. Der Übergang erfolgt in mehr oder weniger gleichem Abstand zum Zentralhohlraum.* [Cuerpo central sacular de esférico a irregular que se ramifica en todas direcciones, en forma de arco, a veces con transiciones del cuerpo central sacular que dan lugar a transiciones más largas, rectas y finas. La transición es más o menos equidistante de la cavidad central].

**Descripción:** Estas microperforaciones tienen un cuerpo central, redondo o ovalado, del que surgen entre 3 hasta 9 tubos que adelgazan a medida que se alejan del cuerpo central.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) los cuerpos de la perforación poseen un diámetro desde 14,97  $\mu\text{m}$  hasta 76,05  $\mu\text{m}$  y de ellos salen 3-5 tubos con un diámetro que varía entre 11,11  $\mu\text{m}$  y 31,95  $\mu\text{m}$ , y que se adelgazan a lo largo de la trayectoria. En estas muestras, algunas trazas se observan junto con *Saccomorpha clava*. Se señala en el 28,8% en las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Pedrera Ana), el cuerpo central de la perforación identificada tiene unas dimensiones de 50,79-53,33  $\mu\text{m}$ . Desde este centro salen 9 ramas cuyo diámetro varía entre 8,25  $\mu\text{m}$  y 16,22  $\mu\text{m}$ . La microperforación está presente en el 11,1% en las muestras estudiadas en esta localidad.

En *N. cochlear* (Sant Onofre), la traza es de identificación dudosa porque su conservación es deficitaria. Del cuerpo central surgen 4 ramas que tienen, cerca de él, un diámetro de 20,04  $\mu\text{m}$ , acabando con un diámetro de 3,03  $\mu\text{m}$  en el extremo opuesto. Cada filamento mide cerca de 67  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie está presente en un 8,3% de las muestras estudiadas.

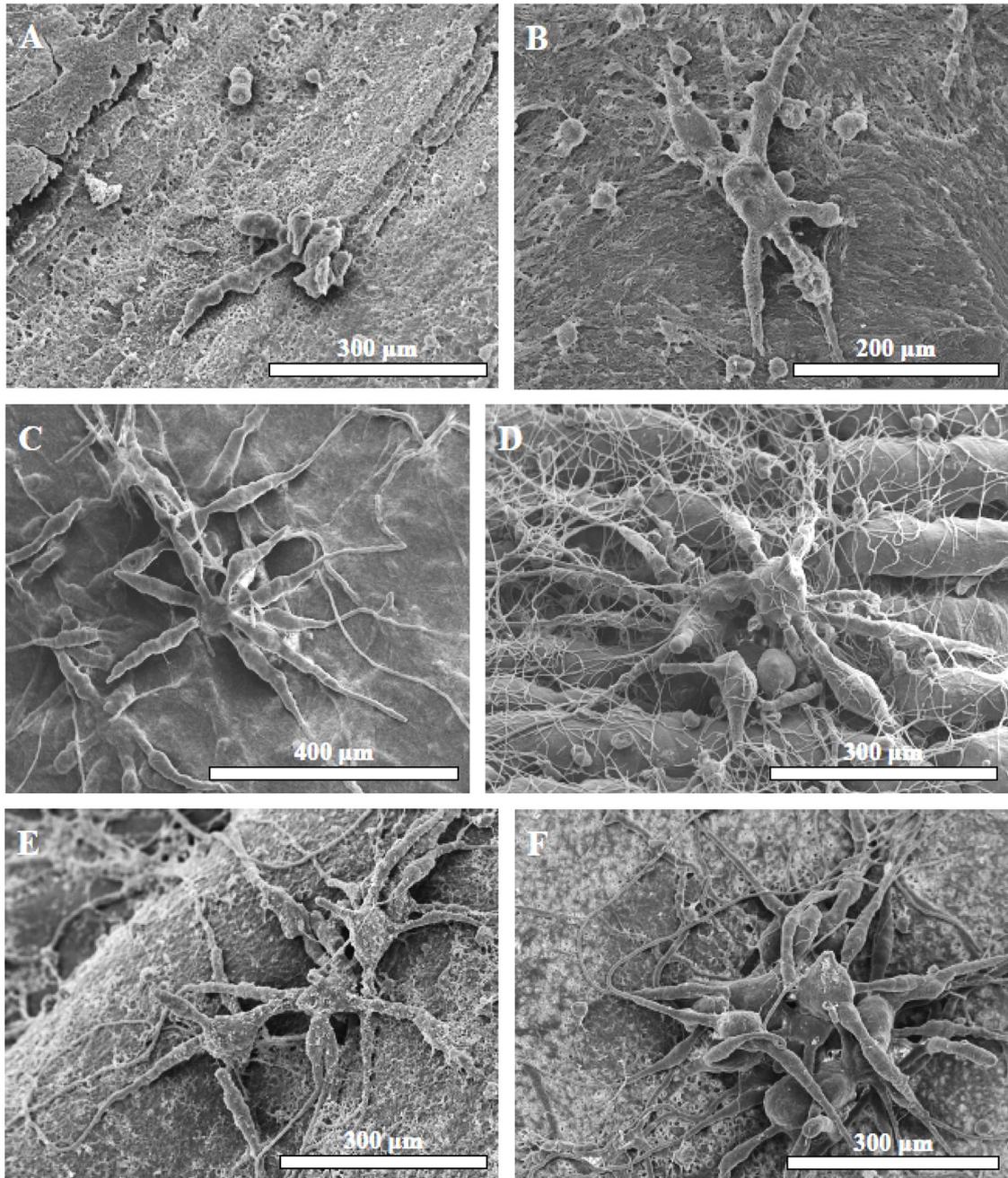


Fig. 6.21: *Polyactina araneola* Radtke, 1991: A-B) En valvas de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.); C) En una valva de *N. cochlear* (Pedrera Ana, Plioceno inf.); D) En una valva de *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus, Pleistoceno); E-F) En valvas de *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno).

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Vilacolum) se localizó un solo ejemplar. Desde el cuerpo

central de la perforación emergen 3 filamentos. El cuerpo tiene un diámetro de 53,54-70,61  $\mu\text{m}$ . Los filamentos presentan un diámetro de 22,93  $\mu\text{m}$  cerca del cuerpo central y uno de 7,62  $\mu\text{m}$  lejos de él. Se ha localizado en un 2,3% de las muestras en esta localidad.

- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Vila-robau) los cuerpos centrales de *Polyactina araneola* varían desde 76,21  $\mu\text{m}$  hasta 101,69  $\mu\text{m}$  de diámetro. Los filamentos tiene un diámetro, cerca del cuerpo, de 26,70  $\mu\text{m}$  pero se adelgazan hasta un diámetro de 10,24  $\mu\text{m}$  lejos de él. Aquí esta microperforación está en 37,5% de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus), la dimensión del cuerpo central de la traza cambia entre 12,13  $\mu\text{m}$  y 80,11  $\mu\text{m}$ . El diámetro de los filamentos, cerca del centro, varía desde 12,78  $\mu\text{m}$  hasta 10,83  $\mu\text{m}$ , pero adelgazan hasta un diámetro de 1,67  $\mu\text{m}$  hacia el extremo terminal. En este material es una traza común, apareciendo en un 66,7% de las muestras. En *P. septemradiatum* (Palamós), el aspecto de esta perforación difiere del común porque en este caso el cuerpo aparece como tumbado. Los filamentos miden 4,12  $\mu\text{m}$  de diámetro en toda su longitud, sin ningún adelgazamiento. En este caso, la traza está presente en un 50% de las muestras analizadas.

- ♦ En una de las imágenes obtenidas de *Arctica islandica* (Cap de Creus) parece que hay más de un espécimen. El cuerpo central tiene un diámetro de 43,42  $\mu\text{m}$ , mientras que el de los filamentos son de 12,78 y se adelgaza hasta 5,98  $\mu\text{m}$  hacia el extremo. La traza está presente en un 6,25% de las muestras. En *A. islandica* (Delta de l'Ebre), el tamaño del cuerpo central es de 44,29-53,05  $\mu\text{m}$  y de él parten 5 ramas con un diámetro, cerca del cuerpo, de 15,59  $\mu\text{m}$ , mientras que en el punto mas lejano es de 6,35  $\mu\text{m}$ . En este material, la traza está presente en un 6,25% de las muestras. En *A. islandica* (Blanes), *Polyactina araneola* tiene un cuerpo central entre 25,35  $\mu\text{m}$  y 90,02  $\mu\text{m}$ . Los filamentos tienen un diámetro, cerca del centro, desde 25,35  $\mu\text{m}$  hasta 7,94  $\mu\text{m}$ , y adelgazan hasta un diámetro de 1,71  $\mu\text{m}$  en los extremos. La icnoespecie está presente en un 24,19% de las muestras.

**Información ambiental:** Radtke (1993) y Vogel *et al.* (2000) señalan *Polyactina araneola* en conchas de moluscos recolectadas en aguas de la isla de Lee Stocking (Bahamas). Beuck & Freiwald (2005) la identificaron en *Lophelia pertusa* de Propeller Mound (norte de la Bahía de Porcupine, SW de Irlanda), donde la temperatura del agua varía entre 9°-10°C. Carreiro-Silva *et al.* (2005, 2009, 2012) señalan la presencia de *P.*

*araneola* en *Strombus gigas* del Caribe, en la zona del atolón Glover (Belize, Honduras). Wisshak *et al.* (2005b) la reconocen en la mayoría de los especímenes del coral *Lophelia pertusa* de Sacken (Suecia). Allí, la temperatura de la superficie del agua está sujeta a fuertes fluctuaciones estacionales, que van desde bajo cero (hielo marino) en los dos meses más fríos de febrero y marzo, hasta 17°-20°C en los meses más cálidos de julio y agosto. Esta fluctuación anual también está presente en aguas más profundas, pero con una menor amplitud. Beuck *et al.* (2009) la localizaron en las aguas profundas de Santa Maria de Leuca (Apulia, mar Jónico), donde la temperatura de la agua es ligeramente superior a los 13°. En particular la identificaron en *Desmophyllum dianthus*, un coral solitario de aguas frías. Wisshak *et al.* (2011) la encuentran en conchas del bivalvo *Callista* al sur del canal de Faial (Islas Azores), en las que observaron el sistema de perforación complejo del hongo *Conchyliastrum enderi* a 15-500 m de profundidad. En esta zona, la temperatura superficial del mar llega a la media máxima mensual de 22.3°C y el valor medio más bajo es de 15,6° (Wisshak *et al.*, 2011).

**Discusión/Comentarios:** *Polyactina araneola* es una perforación de morfología particular que se distingue claramente. Sólo puede ser de identificación dudosa cuando está junto a otras icnoespecies compuestas por diferentes tubos de forma que pueden crear una densa red de tubos en el sustrato, impidiendo la observación a simple vista de *P. araneola*.

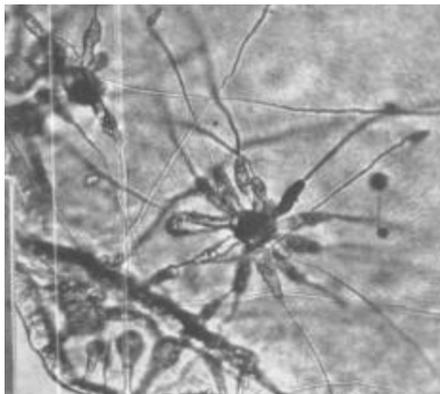


Fig. 6.22: *Conchyliastrum enderi* (Zebrowski, 1936) (tomado de Zebrowski, 1936).

*P. araneola* es comparable con la morfología de *Conchyliastrum enderi* Zebrowski 1936 (Fig. 6.22). Este hongo se encuentra a profundidades del agua entre 0-530 m (Radtke 1993) y es conocido tanto en ambientes no tropicales como tropicales (Höhnk, 1969; Zeff *et al.*, 1979). La actividad perforante de *C. enderi* parece aumentar desde la

zona eufótica profunda hacia más abajo de la columna de agua (Glaub, 2004).

Ya en su descripción en la denominación como nueva especie de hongo, Zebrowski (1936) señaló el hallazgo de *C. enderi* en conchas de moluscos y en espículas de esponja en la playa de Gippsland (Victoria), en el Océano Pacífico.

**Distribución estratigráfica:** Schmidt (1992) la reconoció a partir el Triásico. Glaub *et al.* (2007) indican su presencia en el Silúrico y desde el Pérmico hasta el Cuaternario, sin citarla en el Neógeno. Radtke (1992) la identifica en distintos materiales del Terciario inferior, desde las cuencas de Aquitania y París hasta el N de Italia y diferentes localidades de Alemania.

En la actualidad ha sido identificada con una amplia dispersión geográfica (Radtke, 1993; Vogel *et al.*, 2000; Beuck & Freiwald, 2005, Beuck *et al.* 2009; Carreiro da Silva *et al.*, 2005, 2009, 2012; Wisshak *et al.*, 2005, 2011).

En este estudio se cita por primera vez en el Plioceno, concretamente en las cuencas marinas del Mediterráneo occidental y en los yacimientos submarinos pleistocenos de la misma área.

## 6.5. Foraminíferos

En base a su tamaño, las perforaciones de foraminíferos pueden ser asignadas tanto a micro como a macroendolitos (Tribollet *et al.*, 2011). En el presente estudio se ha identificado una microperforación atribuible a la actividad de este grupo. Los foraminíferos bentónicos secretores de conchas de carbonato cálcico se consideran muy sensibles a las condiciones ambientales del agua de mar donde viven (por ejemplo, Boyle, 1981; Wefer *et al.*, 1999; Lea, 2004; Munsel *et al.*, 2010). De hecho, la distribución de las especies y las densidades de población de foraminíferos son utilizados para el control de la contaminación (Alve, 1991, 1995; Yanko *et al.*, 1994, 1999; Debenay *et al.*, 2001, 2005; Coccioni *et al.*, 2003, 2005; Armynot du Chatelet *et al.*, 2004; Cherchi *et al.*, 2009; Frontalini *et al.*, 2009; Romano *et al.*, 2009; Frontalini & Coccioni, 2011; Denoyelle *et al.*, 2012; Foster *et al.*, 2012).

La nominación de las trazas de foraminíferos ha sido un tema de controversia desde que el organismo se nominó como *Globodendrina*, sobre la base de la interpretación de su traza fósil pero dando nombre al productor (Plewes *et al.*, 1993), posteriormente fue descrito formalmente como *Semidendrina* (Bromley *et al.*, 2007).

En *Semidendrina pulchra* la superficie de los tubos está abundantemente cubierta por filamentos rizoidales finos con diámetros de 2-4,5  $\mu\text{m}$ , disminuyendo hacia sus extremos (Beuck & Freiwald, 2005). Entre el material estudiado se ha identificado *Semidendrina pulchra* Bromley *et al.*, 2007.

*Semidendrina pulchra* Bromley, Wisshak, Glaub & Botquelen, 2007

(Fig. 6.23)

**Material estudiado:** Se ha determinado la presencia de esta icnoespecie en numerosas conchas estudiadas:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, *Glossus humanus* y *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum* y *Arctica islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Bromley *et al.* (2007): *Dendritic boring consisting of a fanshaped plexus of branching galleries, issuing from a single, large main chamber. The plexus emerges to one side of the main chamber.* [Perforación dendrítica consistente en un plexo en forma de abanico de galerías ramificadas que parten de una única y gran cámara principal. El plexo emerge de un lado de la cámara principal.]

**Descripción:** Las perforaciones consisten en una cámara principal de perfil redondeado o elipsoidal de la cual parte un tubo, desde el que a su vez salen plexos de galerías ramificadas en forma de abanico. Así que entre la cámara principal y los plexos hay un pequeño tubo, que tiene poco  $\mu\text{m}$  de grueso. Por encima de los plexos de galerías se distinguen filamentos rizoidales muy finos. En esto se distingue claramente la fase juvenil de la más madura. El cuerpo tiene más o menos la misma forma, aunque en la fase juvenil se identifica un solo plexo que es poco desarrollado.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) la cámara principal tiene un diámetro que varía entre 47,66 y 155  $\mu\text{m}$ . En un caso, el ejemplar más pequeño identificado, corresponde a una fase juvenil. La microperforación está en el 8,7% de las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Papiol) se ha encontrado un solo ejemplar de esta icnoespecie, con el cuerpo central del tamaño de 62,92 x 64,16  $\mu\text{m}$ , lo que representa una presencia en el 8,3% de las muestras estudiadas. En *N. cochlear* (Sant Onofre) no se observa bien la estructura, así que no ha sido posible obtener una medición correcta. Se

localiza en el 8,3% de las muestras analizadas.

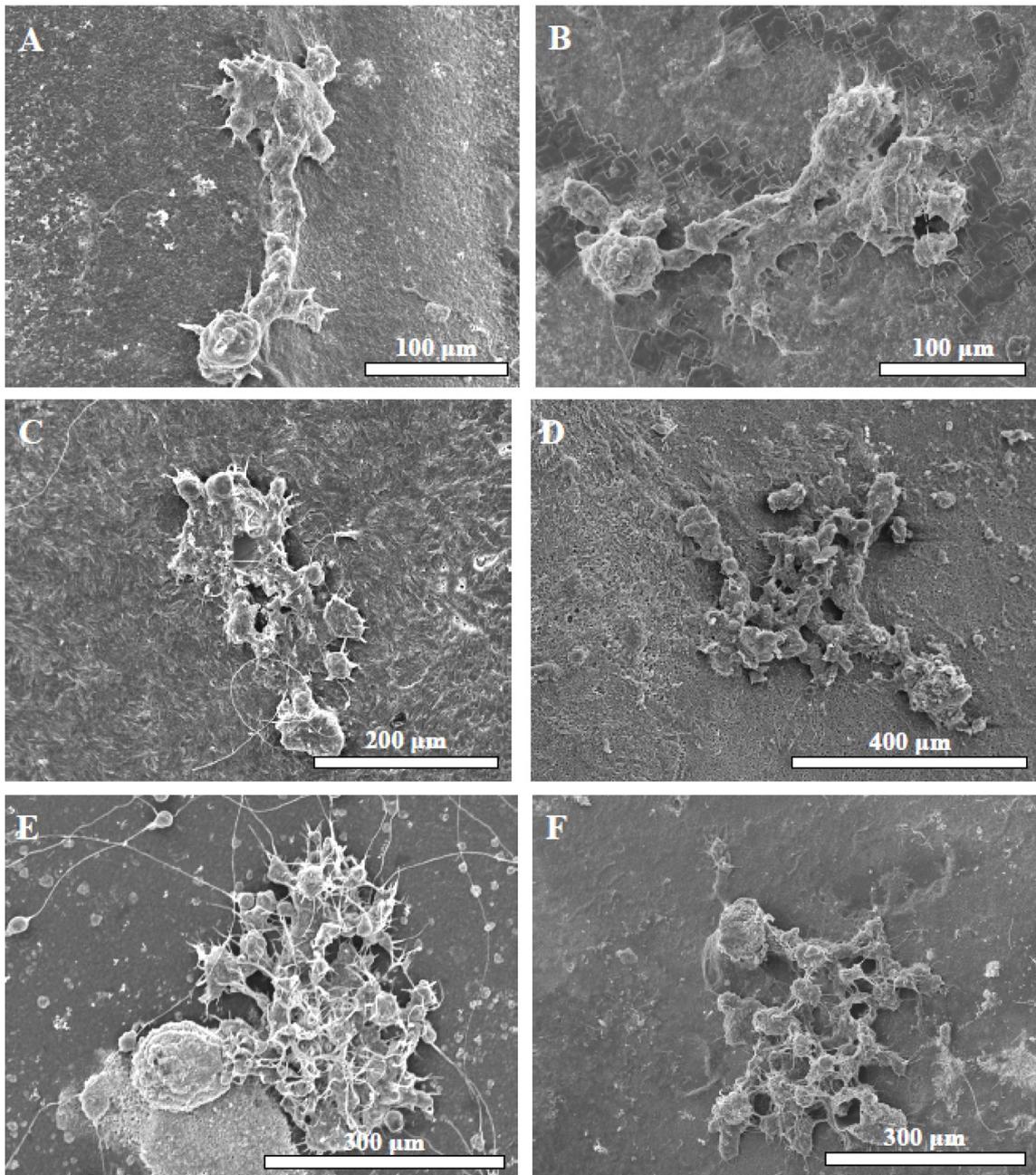


Fig. 6.23: Fases de crecimiento de *Semidendrina pulchra* Bromley, Wisshak, Glaub & Botquelen, 2007: A) En una valva de *Arctica islandica* (Delta de l'Ebre, Pleistoceno): el espécimen está en un estadio juvenil; B) En una valva de *A. islandica* (Cap de Creus, Pleistoceno); C) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Papiol, Plioceno inf.); D) En una valva de *N. cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.); E-F) En estas imágenes se aprecian formas adultas en valvas de *A. islandica* (E) Blanes y (F) Delta de l'Ebre, ambas del Pleistoceno.

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) hay un único ejemplar que presenta la cámara principal de dimensiones de 99,79-115,19  $\mu\text{m}$ . *Semidendrina pulchra* está en un 2,3% de las muestras totales.

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus) el diámetro de la cámara

principal de la microperforación varía entre 71,29 y 99,16  $\mu\text{m}$ . En este caso, la icnoespecie está en un 66,7% de las muestras total. En *P. septemradiatum* (Palamós) se han hallado dos especímenes con tamaños respectivos de 78,66 hasta 102,33  $\mu\text{m}$  y 53,41 hasta 59,71  $\mu\text{m}$ . La microperforación se localizó en el 50% de las muestras.

- ♦ En *Arctica islandica* (Cap de Creus) aparecen formas juveniles cuyo diámetro varía entre un mínimo de 24,84 y un máximo de 67,55  $\mu\text{m}$ , mientras que las formas más maduras tienen diámetros desde 38,64 hasta 123,61  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en un 37,5% de las muestras estudiadas. En *A. islandica* (Palamós) se ha identificado una sola forma, que es juvenil. El cuerpo principal tiene unas dimensiones de 40,23-54,41  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en el 12,5% de las muestras estudiadas. En *A. islandica* (Blanes) las trazas muestran un cuerpo principal con el tamaño que varía entre 33,8 y 131,44  $\mu\text{m}$ . Hay una forma juvenil cuyo cuerpo central presenta unas dimensiones de 24,01 y 29,79  $\mu\text{m}$ . En esta especie y localidad, la perforación está en el 14,5% de las muestras. En *A. islandica* (Delta de l'Ebre) se han identificado dos especímenes: uno juvenil, con el cuerpo principal de tamaño 37,88 y 44,71  $\mu\text{m}$ , y otro más adulto con el cuerpo principal del tamaño de 80,17 y 81,36  $\mu\text{m}$ . La perforación está en un 12,5% de las muestras estudiadas.

- ♦ En *Glossus humanus* (Cap de Creus) se localizan formas juveniles con diámetros mínimos de 19,86  $\mu\text{m}$  y máximos de 23,82  $\mu\text{m}$ . Las formas más maduras tienen un diámetro que va desde 48,42  $\mu\text{m}$  hasta 81,55  $\mu\text{m}$ . En el conjunto de las conchas, la icnoespecie se ha identificado en un 27,3%.

- ♦ *Chlamys islandica* (Palamós). Hay una forma juvenil cuyo cuerpo principal tiene dimensiones de 40,23 y 54,41  $\mu\text{m}$ . La microperforación está en un 8,7% de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** *Semidendrina pulchra* como tal se ha identificado en pocas zonas, y seguramente a ello contribuye lo reciente de su nominación, si bien antes de esta fecha se la ha nombrado también como *Semidendrina*-form. Tanto bajo la nomenclatura abierta como una vez nominada con el término icnoespecífico de *pulchra*, esta perforación se ha identificado en diversas localidades. Así, ha sido localizada en Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda), donde aparece a una profundidad de 200-400 m, en aguas afóticas profundas (Beuck & Freiwald, 2005); en Kosterfjord (Suecia), donde se localizó en número pequeño desde 15 hasta 85 m de profundidad (Wisshak *et al.*, 2005a; Wisshak & Rüggeberg, 2008); en Sacken (Suecia)

(Wisshak *et al.*, 2005b); finalmente, al sur del Canal de Faial, situado entre las islas de Faial y Pico (Archipiélago de las Azores) la icnoespecie se encontró entre 5 y 500 m de profundidad (Wisshak *et al.*, 2011).

El probable productor actual de *S. pulchra* es el foraminífero *Globodendrina monile* Plewes *et al.*, 1996 (Wisshak, 2012), aunque su identificación aún no ha sido confirmada.

**Discusión/Comentarios:** Antes de 2008, esta forma fue descrita por diversos autores de varias maneras: por Radtke (1991) como “spinous tube relief” (relieve de tubo espinoso); por Mayoral (1988b) con el nombre de “Morfortipo B<sub>5</sub>”; por Glaub (1994) como *Semidendrina*-form; y por Bromley (2005) como “Radiating Form 1”. Pero ya Cherchi & Schroeder (1991) hacen un importante avance en el estudio de estas microperforaciones, que antes de esta fecha se pensaba era producida por un alga.

En las muestras analizadas para el presente trabajo se ha encontrado *Semidendrina pulchra* en asociación con macroperforaciones de esponja (*Entobia*). Además, cabe añadir que muchos ejemplares aparecen junto con *Saccomorpha clava*.

**Distribución estratigráfica:** *Semidendrina pulchra* se encontró en muy raros ejemplares de bivalvos en la área de los depósitos carboníferos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA) (Wisshak & Rüggeberg, 2008); también Bromley *et al.* (2007) la señalan en el Carbonífero; en el Jurásico por Glaub (1994); en el Mioceno superior en la Formación Talchini (SO de Alaska, USA) (Vogel & Marincovich, 2004); en aguas profundas del Pleistoceno de la bahía de Lardos (Archipiélago del Dodecaneso, Grecia) (Bromley, 2005).

En el presente estudio se ha localizado *Semidendrina pulchra* por vez primera en materiales del Plioceno, en este caso en las cuencas marinas del Mediterráneo noroccidental, y se aporta mayor información sobre su presencia en el Pleistoceno, también de la misma zona.

## 6.6. Porifera

*Entobia*, traza fósil atribuida a la actividad de esponjas perforantes, es uno de los más renombrados icnotaxones y sus numerosas icnoespecies muestran una amplia variedad de morfologías que reflejan la gran diversidad de los correspondientes productores (Wisshak, 2008). Las diferentes icnoespecies descritas pueden variar, por ejemplo, en la abundancia de las cámaras, en la morfología, en la conexión de las cámaras, en el tamaño de la abertura o en la ornamentación de la superficie de penetración, entre otros taxobases (ver Bromley & D'Alessandro, 1984; Calcinai *et al.*, 2003).

En las imágenes de SEM, las trazas de esponja pueden distinguirse fácilmente de otras perforaciones por su característico aspecto verrugoso, debido a la microornamentación botrioidal. Al excavar el substrato calcáreo, las esponjas crean enormes galerías de cámaras, que están conectados con el exterior a través de canales de apertura (Försterra *et al.*, 2005; Bromley, 2005).

Las esponjas juegan un papel central en la destrucción de los ecosistemas arrecifales (Acker & Risk, 1985), pero sólo 2-3% del substrato se disuelve por ataque químico (Rützler & Rieger, 1973; Pomponi, 1980).

La mayoría de especímenes de *Entobia* pueden llegar a la magnitud de unos pocos centímetros y por esto son generalmente visibles a simple vista, y por lo tanto pertenecen al grupo de las macroporaciones (Bromley, 2005). Sin embargo, el límite inferior del tamaño se extiende a pequeñas formas de sólo una fracción de milímetro, algunas de las cuales pueden tener una microornamentación botrioidal de sólo alrededor del 5  $\mu\text{m}$  de dimensión (Wisshak, 2008). Wisshak (2008) nominó dos nuevas icnoespecies de microporaciones de este grupo, las cuales se han identificado en el presente estudio: *Entobia mikra* Wisshak, 2008; *Entobia nana* Wisshak, 2008.

*Entobia mikra* Wisshak, 2008

(Fig. 6.24)

**Material estudiado:** Los ejemplares de *Entobia mikra* se han podido identificar con claridad. Se han localizado especímenes en:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, *Glossus humanus* y *Arctica islandica*, Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Chlamys islandica*, *Pseudamussium septemradiatum* y *Arctica islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Wisshak (2008a): *E. mikra* is characterised by solitary or clustered, irregular cavities ranging from 60 to 335  $\mu\text{m}$  in size with a mean of only 171  $\mu\text{m}$ , and comprises elongate, branched and anastomosing forms. The traces possess a characteristic botryoidal microsculpture with etching scars measuring 3.6 to 8.1  $\mu\text{m}$  at a mean of only 5.6  $\mu\text{m}$ . The scars are locally encountered in various growth stages resembling initial rims, semi- and nearly-closed etching cells. [*E. mikra* se caracteriza por cavidades solitarias o agrupadas, irregulares, que van desde 60 hasta 335  $\mu\text{m}$  de tamaño con una media de sólo 171  $\mu\text{m}$ , y comprende formas alargadas, ramificadas y anastomosadas. Las trazas poseen una microornamentación botrioidal característica con marcas que miden entre 3,6 y 8,1  $\mu\text{m}$ , con una media de sólo 5,6  $\mu\text{m}$ . Las marcas se encuentran a nivel local en diferentes etapas de crecimiento asemejándose a bordes iniciales, celdas cerradas o semi-cerradas].

**Descripción:** La mayoría de especímenes de *Entobia nana* identificados están aislados, y en las formas agrupadas no se observa ningún tubo o filamento que pudiera conectar unas con las otras. Los ejemplares tienen diferentes formas, algunos son pequeños y otros grandes, algunos tienen forma de herradura, otros son tubiformes con algunas ramificaciones. Todas las formas encontradas presentan la característica de estar constituidas por un conjunto de cavidades con microornamentación botrioidal. En particular:

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) las trazas tienen dimensiones que van de un tamaño mínimo de 3,3  $\mu\text{m}$  hasta un tamaño máximo de 19,98  $\mu\text{m}$  y

tienen unas formas más o menos circulares. Esta microperforación está presente en un 11,5% de las muestras obtenidas.

- ♦ En *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus) las trazas tienen el diámetro que varía desde un mínimo de 3,68  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 6,11  $\mu\text{m}$ . Está presente en el 33,3% de las muestras. En las muestras de Palamós aparece un sólo ejemplar, con un cuerpo de amplitud máxima de 37,34  $\mu\text{m}$  y una longitud máxima de 99,01  $\mu\text{m}$  y las cámaras tienen un diámetro de 4,03-4,54  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie está presente en un 50% de estas muestras.

- ♦ En *Arctica islandica* (Cap de Creus) se han localizado dos especímenes de *Entobia mikra*, uno tiene las cámaras con un diámetro mínimo de 4,99  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 6,14  $\mu\text{m}$  mientras que la identificación del segundo es dudosa por su mala conservación; sin embargo, aparecen evidentes las cámaras del tamaño variante entre 8,43-9,58  $\mu\text{m}$  y además hay filamentos de 16,58  $\mu\text{m}$ . Esta microperforación está en un 12,5% de las muestras. En *Arctica islandica* (Palamós) las formas tienen un tamaño mínimo de 44,45  $\mu\text{m}$  y máximo de 264,89  $\mu\text{m}$ . Las cámaras tienen un diámetro mínimo de 3,57  $\mu\text{m}$  y máximo de 7,65  $\mu\text{m}$ . La icnoespecie está presente en un 25% de las muestras estudiadas. En *Arctica islandica* (Blanes) el cuerpo de la traza tiene un diámetro mínimo de 45,66  $\mu\text{m}$  y un diámetro máximo de 228,03  $\mu\text{m}$ . Las cámaras miden 3,34  $\mu\text{m}$  de diámetro mínimo, mientras que el mayor es de 7,37  $\mu\text{m}$ . La microperforación se ha identificado en el 9,7% de las muestras. En *Arctica islandica* (Delta de l'Ebre), *Entobia mikra* tiene un tamaño que varía desde un mínimo de 51,78  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 211,02  $\mu\text{m}$ . Las cámaras tienen diámetros de 4,18-8,11  $\mu\text{m}$ . Se localizó en un 12,5% de las muestras.

- ♦ En *Glossus humanus* (Cap de Creus) el diámetro de las cámara de *Entobia mikra* va desde 3,55  $\mu\text{m}$  hasta 5,20  $\mu\text{m}$ . En dos casos las trazas no ha sido posible medirlas debido a su deficiente conservación. Esta perforación está presente en el 18,2% de las muestras analizadas.

- ♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) hay un solo ejemplar con cámaras de tamaño desde 3,77  $\mu\text{m}$  hasta 5,33  $\mu\text{m}$ . Esta microperforación se ha localizado en un 50% en las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** Wisshak (2008a) indica que *Entobia mikra* es propia de zonas afóticas; Wisshak *et al.* (2011) complementan la información indicando que algunas de estas microtrazas se encuentran preferentemente en aguas frías, siendo muy

raras en aguas cálidas.

*Entobia mikra* se ha identificado en material actual de Kosterfjord (SW de Suecia) (Wisshak *et al.*, 2005a, 2005b) y Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda) (Beuck & Freiwald, 2005). Sólo raramente se ha encontrado también entre 5 y 60 m en aguas actuales de las Azores (Wisshak, 2011).

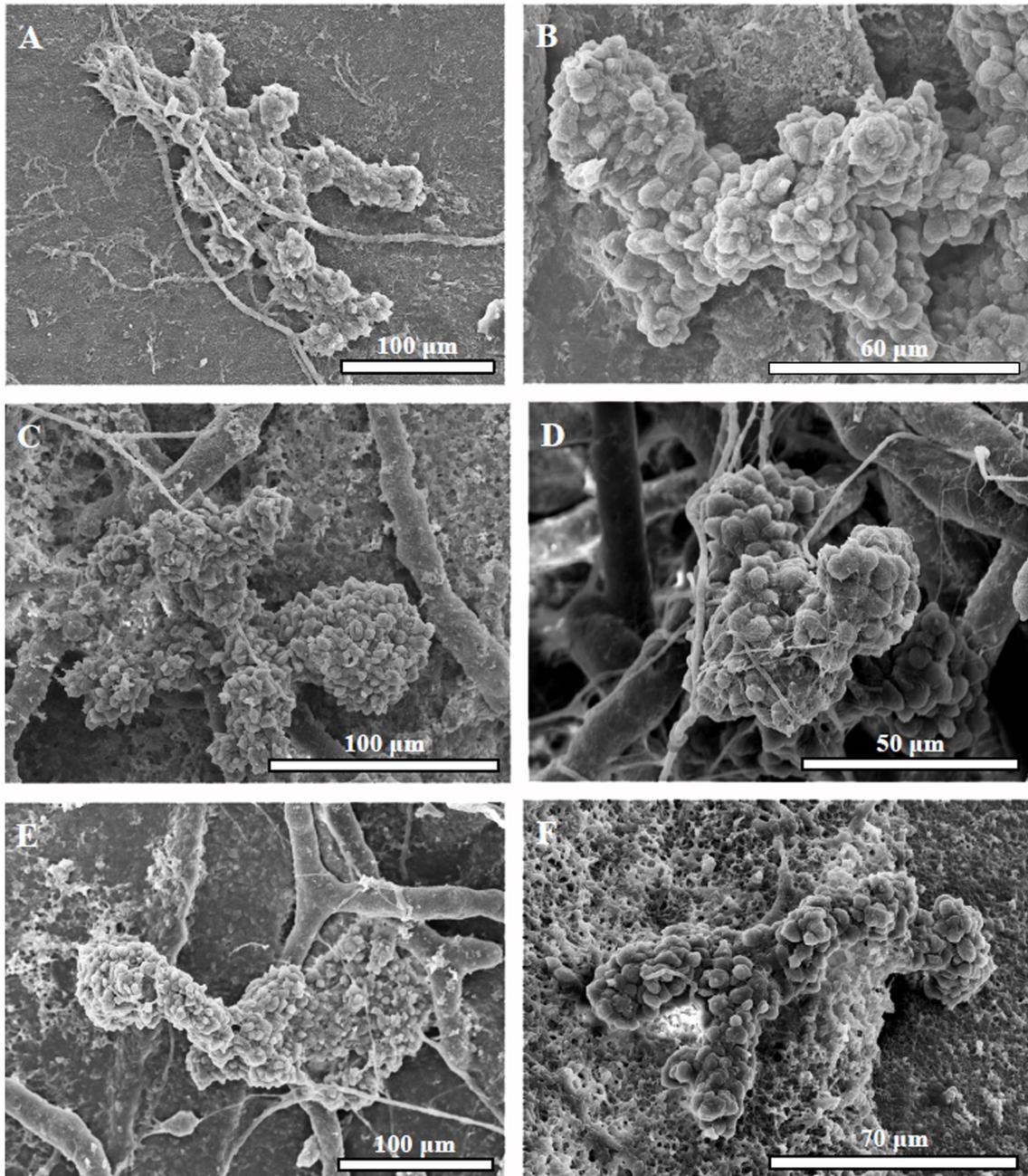


Fig 6.24: *Entobia mikra* Wisshak, 2008: A) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum, Plioceno inf.); B) En una valva de *Pseudamussium septemradiatum* (Cap de Creus, Pleistoceno); C) En una valva de *Arctica islandica* (Palamós, Pleistoceno); D) En una valva de *Chlamys islandica* (Palamós, Pleistoceno); E) En una valva de *A. islandica* (Blanes, Pleistoceno); F) En una valva de *A. islandica* (Delta de l'Ebre, Pleistoceno).

**Discusión/Comentarios:** *Entobia mikra* es producida por la actividad de una microesponja desconocida, probablemente clionaida. Se ha descartado que pudiera representar otra *Entobia* en una fase juvenil porque no se observa ninguna fase de crecimiento (Wisshak, 2008a).

Wisshak (2005b) diferenció esta morfología, aunque no la describió ni la denominó formalmente sino que solamente la cita como *Entobia form.* Wisshak (2008a) la describe como una forma pequeña, irregular, alargada y ramificada, con serie de cámaras irregulares conectadas a la superficie mediante una o varias series de aperturas. En las muestras encontradas hay igualmente estas formas similares a las así descritas por este autor, sin observarse, por tanto, grandes diferencias. Wisshak (2011) añade que esta icnoespecie presenta una microornamentación botrioidal que la caracteriza. Las descripciones de *Entobia mikra* en la bibliografía son escasas debido a su muy reciente nominación. Sin embargo, han resultado útiles para efectuar una identificación segura.

Cabe señalar que algunos ejemplares de *Entobia mikra* en las muestra de estudio se han localizado asociadas a *Saccomorpha clava*.

**Distribución stratigráfica:** *Entobia mikra* se ha descrito desde el Pleistoceno inf. (Lidos Bay Clay, Rodas, Grecia) (Bromley, 2005) hasta la actualidad (Wisshak, 2012). También del Pleistoceno son algunas de las nuevas citas que se aportan en esta memoria. A la vez, el presente estudio alarga su presencia en el registro fósil hasta el Plioceno inf. con su localización en materiales de la cuenca marina del Alt Empordà.

*Entobia nana* Wisshak, 2008

(Fig. 6.25)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en conchas de:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Chlamys islandica* y *Arctica islandica*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Delta de l'Ebre, Baix Ebre, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Wisshak (2008a): *Entobia nana* is slightly larger of *Entobia mikra*, with solitary or cluster cavities and show a bulged to weakly botryoidal surface texture. The chambers posses varying numbers of apophyses and exploratory threads which terminate bluntly or lead to neighbouring chambers. [*Entobia nana* es algo mayor que *Entobia mikra*, con cavidades solitarias o agrupadas, y muestran una textura superficial desde abultada hasta ligeramente botrioidal. Las cámaras poseen un número variable de apófisis y filamentos exploratorios que terminan bruscamente o conducen a cámaras vecinas].

**Descripción:** Las formas atribuidas a esta icnoespecie son pequeñas, aunque algo mayores que las identificadas como *Entobia mikra*. *E. nana* muestra en su cuerpo una microornamentación ligeramente botrioidal. Se trata de perforaciones irregulares, con cavidades en forma de saco, a menudo orientadas paralelamente a la superficie del substrato, con pocos o muchos filamentos que a veces conducen a cámaras cercanas (Wisshak, 2008a). Los ejemplares de *E. nana* encontrados son distintos entre sí. Algunos tienen forma de fréjoles, otros forma de ocho y otros son ovales.

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) los ejemplares identificados se caracterizan por presentarse bien como formas solitarias, bien como agrupaciones. Tienen la anchura de un mínimo de 113,3 µm y un máximo de 370,01 µm. En uno de los especímenes se observan las cámaras, con dimensiones aproximadas de 12 µm, aunque son poco claras. Una de ellas tiene la forma de haba, con una longitud de 168,83 µm. En la parte central presenta un diámetro de 99 µm, y en la parte más ancha de 122,92 µm. Esta está unida a la superficie por la parte más alta. La microperforación está presente en un 23,1% de la totalidad de muestras estudiadas.

- ♦ En *Arctica islandica* (Palamós) hay una sola forma, con el anchura mínima de

93,78  $\mu\text{m}$  y máxima de 96,36  $\mu\text{m}$ . La muestra que la contiene constituye el 12,5% del total de muestras analizadas. En el material de Blanes se han observado cámaras con una anchura mínima de 45,66  $\mu\text{m}$  y una máxima de 357,21. Algunas están unidas a tubos con diámetros alrededor de 16  $\mu\text{m}$ , mientras que en un espécimen son visibles las cámaras con un diámetro mínimo de 4,92  $\mu\text{m}$  y máximo de 5,4  $\mu\text{m}$ . *Entobia nana* está presente en un 12,9% en la totalidad de las muestras estudiadas en esta localidad. En Delta de l'Ebre se ha identificado un sólo ejemplar (cámara), con un diámetro mínimo de 84,25  $\mu\text{m}$  y máximo de 115,53  $\mu\text{m}$ . De esta cámara parten filamentos con un diámetro de 2,15  $\mu\text{m}$ . En la totalidad de las muestras analizadas esta microperforación está presente en un 6,25%.

♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) hay cámaras con una anchura mínima de 108,61  $\mu\text{m}$  y máxima de 172,02  $\mu\text{m}$ . *Entobia nana* se localizó en el 11,54% de la totalidad de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** Esta icnoespecie se ha citado en materiales actuales de Cozumel (Mar del Caribe, México) desde 1,5 hasta 28 m de profundidades (Günther, 1990); en Mauritania entre 41-156 m (Glaub 2004); en Kosterfjord (SW de Suecia) entre 15-30 m (Wisshak *et al.*, 2005a) y Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda) en 780 m (Beuck & Freiwald, 2005). Wisshak *et al.* (2011) citan esta icnoespecie entre 15 y 60 m en las islas Azores (Portugal).

**Discusión/Comentarios:** Como en el caso de *Entobia mikra*, *E. nana* es producida por una microesponja desconocida hasta el momento (Wisshak, 2008a).

Apenas se dispone de datos sobre esta icnoespecie, por lo que se ha tenido pocas ocasiones de comparar la muestras estudiadas con ejemplares de otras localidades. Los especímenes encontrados son pequeños, y en ellos sólo se ha podido distinguir la microornamentación botrioidal que, en la mayoría de los casos, se ve con dificultad, tanto que a veces ni se pueden distinguir. Las formas encontradas tienen forma de saco, son cuadradas u ovals. En cada muestra analizada siempre hay una forma distinta a las de otras; lo único que se puede distinguir bien es la presencia de filamentos, que cambian de unos especímenes a otros y pueden ser más o menos abundantes.

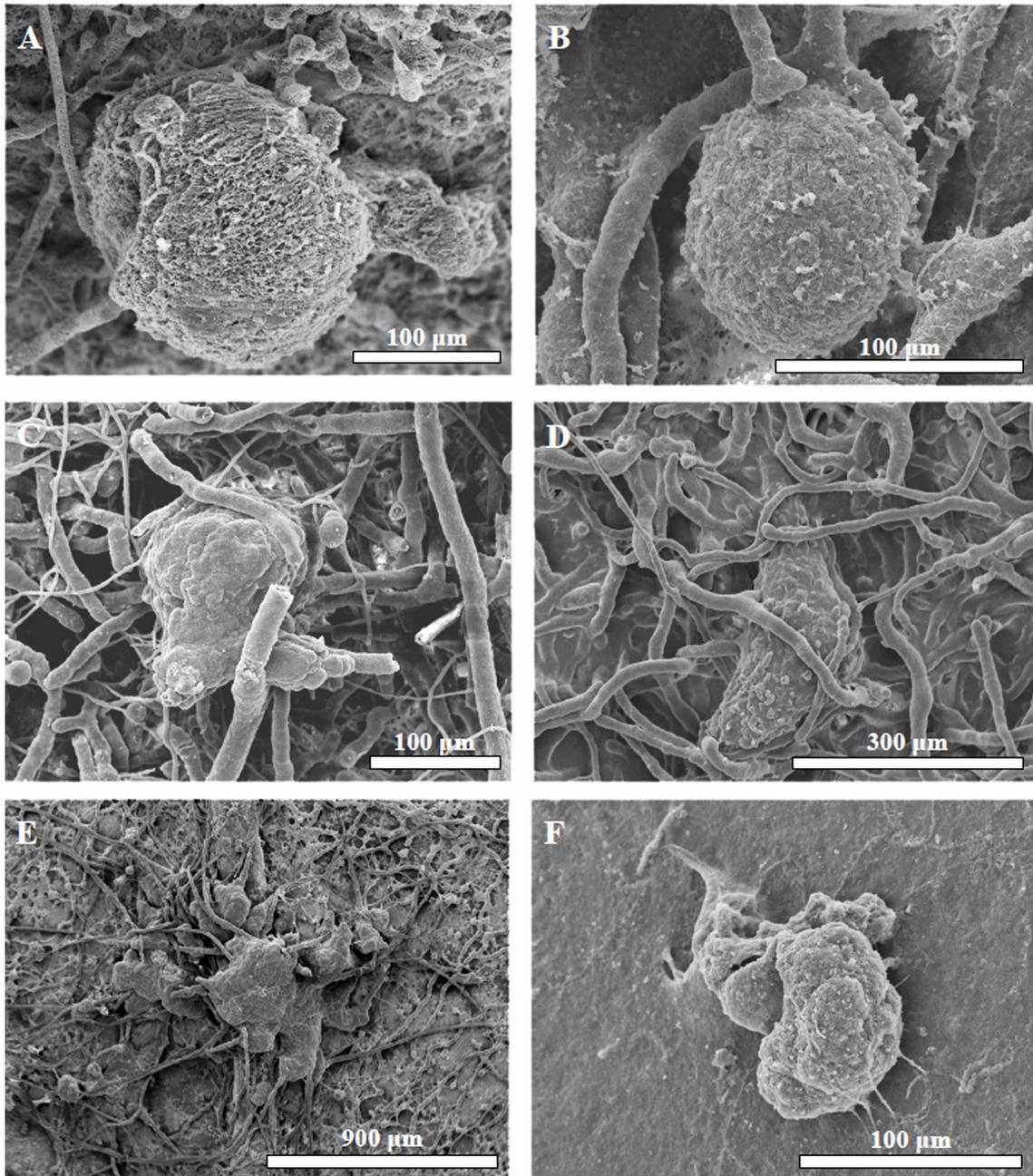


Fig 6.25: *Entobia nana* Wisshak, 2008: A) En una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Plioceno inf.); B) En una valva de *Arctica islandica* (Palamós, Pleistoceno); C) En una valva de *Chlamys islandica* (Palamós, Pleistoceno); D) En una valva de *A. islandica* (Blanes); E) En una valva de *A. islandica* (Blanes, Pleistoceno); F) En una valva de *A. islandica* (Delta de l'Ebre, Pleistoceno).

Wisshak (2008a) describe y nombra formalmente estas perforaciones como *Entobia nana*; hasta entonces, dichas morfologías se habían citado en la literatura como *Entobia form* o *Entobia isp.* (Wisshak, 2005a).

En las muestras estudiadas en esta memoria, estas perforaciones suelen aparecer junto a *Saccomorpha clava*, de forma similar a como lo hace *E. mikra*, la otra microperforación atribuida a la actividad de esponjas.

**Distribución estratigráfica:** *Entobia nana* se ha identificado en el Cretácico superior/Maastichtiense inf. en Maastricht (Holanda) (Hofmann, 1996); en el Eoceno superior de Possagno (Italia) (Radtke, 1991); en el Pleistoceno de Lidos Bay Clay (Rodas, Grecia) (Bromley, 2005) y de Palamós (Wisshak, 2008a). En el presente estudio se ha localizado de nuevo en esta última localidad. Además, se cita aquí por vez primera en el Plioceno inf., en este caso del Alt Empordà.

## 6.7. Briozoos

Existe actualmente más de una docena de géneros de briozoos con un modo de vida endolítico. La mayoría de ellos pertenecen al orden Ctenostomata. Los ctenostomados suelen ser colonias erectas flexibles de pequeño tamaño, o bien colonias que perforan en las partes esqueléticas de otros organismos. Parece que utilizan un proceso de disolución química, cuyos detalles no son del todo conocidos (Aguirre, 2009).

Las especies del orden se distinguen, según Pohowsky (1978), por el tamaño, la forma y la orientación espacial de los zooides, por los ángulos de ramificación de los estolones, y por la existencia de conexión entre los estolones y el zooide (pedúnculo). Los individuos en solitario (zooides) de una colonia están interconectados por estolones, que subyacen a la superficie (Beuck & Freiwald, 2005).

La falta de esqueleto mineral es un rasgo diagnóstico entre los ctenostomados. (Olempska, 2012). En las perforaciones de este orden, la parte basal de cada zooide de alimentación está completamente inmerso dentro del substrato calcáreo y sólo el polípido flexible puede sobresalir a la superficie mientras abre su lofóforo (por ejemplo, Hayward 1985; Mukai *et al.*, 1997; Schwaha *et al.*, 2011). El lofóforo y el collar, en la parte inferior del lofóforo, son las únicas partes del briozoo que se extienden periódicamente por encima de la superficie del substrato mientras el briozoo se alimentan (por ejemplo, Pohowsky, 1978). El collar tiene una apariencia similar a un peine, de ahí el nombre de la orden (Prenant & Bobin, 1956; Banta *et al.*, 1995; McKinney & Dewel, 2002; McKinney, 2008).

En el ámbito de la microbioerosión, sólo se ha descrito el icnogénero *Iramena*, producido por briozoos ctenostomados actuales del género *Penetrantia*, aunque no se ha llegado a determinar ni las especies ni las icnoespecies.

La traza que produce *Penetrantia* presenta la cavidad alargada, que representa los zooides individuales o el organismo colonial, conectados a una red de estolones por un corto pedúnculo. Las cavidades de los gonozooides son esféricas (Wisshak, 2010).

En los ambientes de aguas profundas del Atlántico N, la microtraza más común producida por briozoos en el esqueleto de corales de agua fría es *Spathipora* isp. Sus etapas ontogenéticas de crecimiento en el substrato fueron descritas por Beuck & Freiwald (2005).

*Iramena* isp.

(Fig. 6.26)

**Material estudiado:** Se ha identificado este icnogénero en conchas recogidas en dos de los ámbitos estudiados:

- a) *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, Murcia, Plioceno inf.
- b) *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Boekschoten (1970): *Borings of probably ctenostome bryozoa, consisting of long (stolon) tunnels in an irregular network, with round to reniform (zooid cavity) apertures situated in alternating positions laterally to and close by the tunnels.* [Perforaciones de probables briozoos ctenostomados, consistentes en largos (estolones) túneles en una red irregular, con aberturas entre redondas y reniformes (cavidad del zooide) situadas en posiciones alternantes lateralmente a y cerca de los túneles].

**Descripción:** Se trata de perforaciones de cuerpo cilíndrico, con una longitud de alrededor 132  $\mu\text{m}$  y acabadas en una punta. Se aprecia que de este cuerpo salen grupos de tubos que unen unos a otros, aunque en los ejemplares estudiados son poco visibles. Los cuerpos pueden estar solos o en un gran número.

♦ En *Arctica islandica* las perforaciones tienen un diámetro entre 98,29  $\mu\text{m}$  y 137,62  $\mu\text{m}$ . El tubo de unión presenta un diámetro de 20,80  $\mu\text{m}$ . La traza se encuentra en el 6,45% de las muestras analizadas.

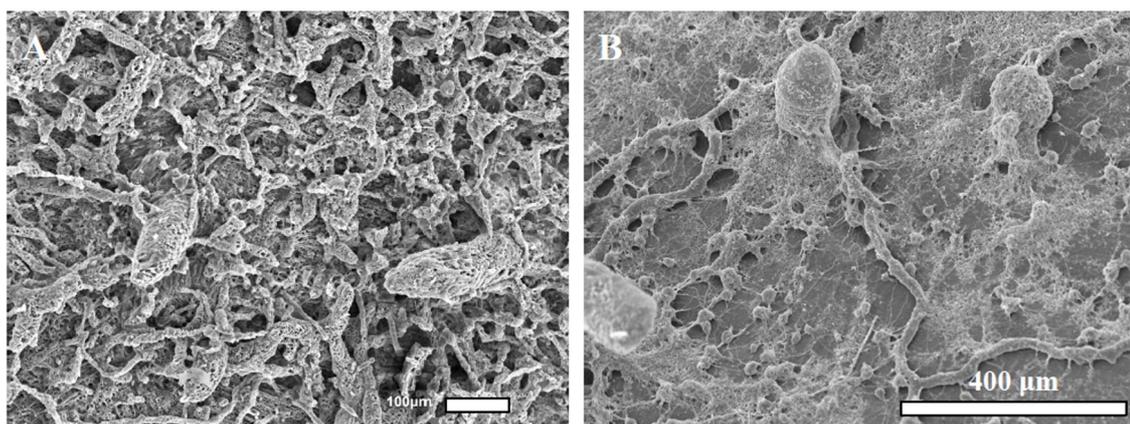


Fig. 6.26: *Iramena* isp.: A) En una valva de *Terebratula calabra* (Cañada Brusca, Plioceno inf.); B) En una valva de *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno).

♦ En *Terebratula calabra* se han identificado dos ejemplares: uno tiene un diámetro de 72,80  $\mu\text{m}$ , que en el extremo se adelgaza hasta 61,02  $\mu\text{m}$ . Su cuerpo tiene una longitud de 159,52  $\mu\text{m}$ . El segundo tiene un diámetro de 85,48  $\mu\text{m}$  y en la punta se

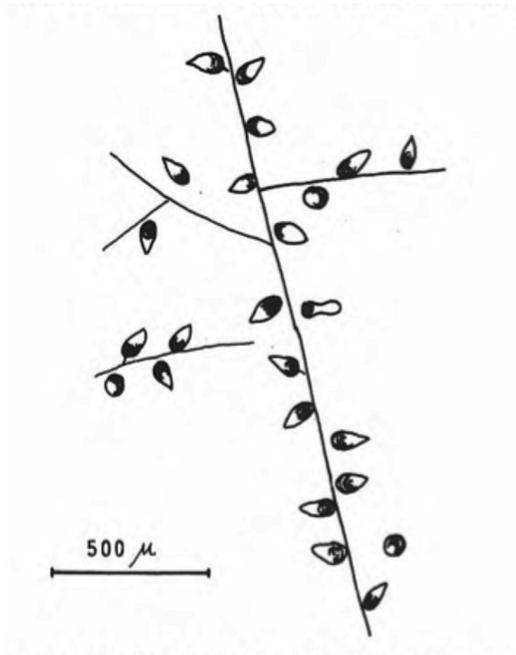
afina más que la anterior, hasta 54,07  $\mu\text{m}$ . Su longitud total es de 231,94  $\mu\text{m}$ . Las microperforación está en el 5,3 % de las muestras analizadas de este braquiópodo.

**Información ambiental:** Las perforaciones identificadas como *Iramena* se atribuyen al género de briozoo *Penetrantia*, propio de ambientes de aguas poco profundas (Boekschoten, 1966; Pohowsky, 1978).

Se dispone de muy poca información ambiental ligada al icnogénero. Antes de describir formalmente el icnogénero, Boekschoten (1966) describió la presencia de *Penetrantia* en la costa actual de Alemania, mientras que Wisshak (2010) la cita en la zona de Kosterfjord (Suecia). Vogel & Marincovich (2004) citan *Penetrantia* sobre conchas de moluscos oligocenos y lo atribuyen a la zona eufótica superficial.

**Discusión/Comentarios:** Boekshoten (1970) describe la traza fósil *Iramena* con el nombre de su productor, y lo hace como una red irregular de estolones largos con aberturas redondas reniformes en posiciones alternadas en las inmediaciones de los túneles.

Se ha comparado el material en estudio con los especímenes descritos por Wisshak (2010). Este autor describe sobre todo una red de tubos con un diámetro de 10 hasta 15  $\mu\text{m}$ , mientras que en las muestras estudiadas se ha reconocido el cuerpo cilíndrico de *Iramena* con un tubos conectores de 20  $\mu\text{m}$ . El cuerpo tiene una longitud de 150-250  $\mu\text{m}$  y un tamaño entre 75 y 125  $\mu\text{m}$ . Esta diferencia en las dimensiones podría ser debido a distintos productores (de rango específico o genérico), o a factores ambientales (e.g. temperatura, salinidad, etc.).



Las formas analizadas son similares a *Iramena bonaresi*, icnoespecie descrita por Mayoral (1988b) por lo que se ha procedido a su comparación. Los tubos de *Iramena bonaresi* (Fig. 6.27) se extienden perpendicularmente; su forma es cilíndrica, las paredes son bastante lisas, con la presencia de filamentos (Mayoral, 1988b). También la forma de *Iramena* isp. es cilíndrica, pero una diferencia sustancial es que en las muestras estudiadas sólo se han podido observar pocos ejemplares de esta forma, y los tubos de conjunción no se han podido apreciar y estudiar en detalle.

Como ya se ha indicado, en los mares actuales *Iramena* es el producto de la actividad de briozoos ctenostomados del género *Penetrantia*. Estos briozoos presentan los zooides alargados, conectados con los estolones mediante pedúnculos cortos.

Este icnogénero a veces es nombrado como *Penetrantia*, asimilándolo al productor, y en otras ocasiones como *Iramena*. Puesto que en icnología se definen los taxones por la morfología de la perforaciones, el término icnogénero *Iramena* se debe usar para asignar aquellas perforaciones similares a las que produce el género actual, *Penetrantia* (Mayoral, 1988b). Ya en Mayoral (1988b) se habla de la discusión sobre la utilización correcta del término: muchos autores, como Pohowsky (1970), aducen a favor de usar siempre la denominación taxonómica habitual por el hecho de que hay una perfecta correspondencia entre la parte del cuerpo y las trazas. Sin embargo, Boekschoten (1970) opina que debe distinguirse productor de producto, incluso si este último coincide con la morfología corporal de un briozoo actual concreto.

Wisshak (2010) rectifica el nombre que en Wisshak *et al.* (2005a) dieron a la traza encontrada (*Immergentia*, otro género de briozoo ctenostomado de hábito perforante) y utiliza *Iramena*, tal como se hace en el presente estudio.

La traza también es morfológicamente similar a el género *Spathipora*. La mayor problemática es que los tubos pueden confundirse con filamentos de *Orthogonum*, pero tienen unos patrones de ramificación diferentes. Las trazas atribuibles a *Orthogonum*

observadas carecen de segmentación; en contraste, los tubos de briozoos siempre llevan uniones de sutura como entre diferentes tubos (Beuck & Freiwald, 2005).

Con el material estudiado para este trabajo no se ha podido llegar a identificar la icnoespecie, así que la microperforación se ha clasificado sólo hasta nivel icnogénico como *Iramena* isp. En general, todos los briozoos y sus perforaciones son muy difíciles de distinguir y por tanto es complicado llegar a una clara identificación. En el material investigado, los ejemplares de *Iramena* se encuentran en grupos limitados, debido a la presencia de muchos tubos que crean dificultad para distinguir la microestructura.

**Información estratigráfica:** El icnogénero *Iramena* ha sido citado desde el Paleoceno europeo (Rosso, 2008) hasta la actualidad. Boekschoten (1966) lo definió en el Eoceno de la costa de Alemania. Vogel & Marincovich (2004) mencionan *Penetrantia* sobre conchas de moluscos de la Formación Stepovak (Alaska, USA) de edad Oligoceno inf. Gibert *et al.* (1998) identifican *Iramena* isp. en conchas de moluscos el Plioceno inf. de las cuencas del Baix Ebre y del Alt Empordà. En el material estudiado para esta memoria no ha aparecido de nuevo este taxón.

Mayoral (1988b) indica la presencia del género *Iramena* en el Plioceno de Huelva (SO de la península Ibérica), donde identifica la icnoespecie *Iramena danica* Boekschoten, 1970 y describe *Iramena bonaresi*.

Este estudio expande la presencia del icnogénero al Plioceno de la cuenca de Águilas (Murcia), y se cita por primera vez en el Pleistoceno a partir de conchas wurmienses de la plataforma marina catalana.

## 6.8. Heterótrofos desconocidos

Algunos microendolitos o sus restos se encuentran habitualmente en profundidades sin luz y por lo tanto se identifican como heterótrofos. Puesto que en general son identificados por sus trazas, su adjudicación taxonómica está por resolver.

Una traza muy común es *Orthogonum lineare* Glaub, 1994, que se ha localizado repetidamente a lo largo de este estudio. Además, se ha identificado *Aurimorpha varia* Wisshak, Seuß & Nützel, 2008, *Orthogonum spinosum* Radtke, 1991 y *Orthogonum tubulare* Radtke, 1991. Finalmente, se describen las 4 nuevas formas identificadas en este estudio, algunas sin nominar formalmente: *Saccomorpha globata* n.isp., morfo dendroide; morfo piriforme y morfo en forma de ocho.

*Aurimorpha varia* Wisshak, Seuß & Nützel, 2008

(Fig. 6.28)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en conchas de dos de las zonas estudiadas:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Wisshak *et al.* (2008): *Ear- to tongue-shaped microboring cavities of variable, occasionally incised outline, widening but not thickening from an elongate area of entry. The thickness of the tongue is uniform or slightly thinning towards its centre. The traces are entering the substrate in oblique to perpendicular orientation.* [Cavidad plana a forma auriculiforme y leingüiforme, ocasionalmente con un contorno inciso, que se amplia y no se engrosa en la área de entrada. El espesor es uniforme o ligeramente engrosado en la parte central. La traza entra en el substrato oblicuamente o perpendicularmente.]

**Descripción:** Los ejemplares identificados en este estudio encajan con bastante precisión con la morfología y las dimensiones descritas por Wisshak *et al.* (2008). La microperforación se caracteriza por una morfología en forma de hoja lanceolada. Las trazas tienen 31,78-41,49 µm de ancho, con un espesor de 5-10 µm. En *Neopycnodonte cochlear* de Vilacolum se ha localizado una sola traza. La forma es de una hoja lanceolada acabada en una punta redondeada. La anchura en la parte inferior de la hoja es de 37,74 µm, mientras que su anchura en la parte terminal es de 31,78 µm. La longitud es de 45,01 µm. En la muestra de Papiol, la forma de la perforación es siempre de hoja lanceolada pero más redondeada; la anchura en la parte inferior de la hoja es de 36,22 µm y la anchura en la parte terminal es de 11,81 µm. La longitud es de 38,99 µm, pero sólo algunas cavidades se ven conectadas con la superficie del substrato.

**Información ambiental:** Esta icnoespecie es exclusiva del registro fósil. A partir del contenido paleontológico acompañante, Wisshak *et al.* (2008) la ubicarían en la zona eufótica poco profunda.

**Discusión/Comentarios:** Wisshak *et al.* (2008) indican que *Aurimorpha varia* aparece de forma rara sobre conchas de gasterópodos del Carbonífero, si bien determinan como tal también la forma mencionada como “*Piatella-Form*” por

Bundschuh (2000) en materiales del Silúrico, la cual se correspondería en gran medida con *A. varia*. Así mismo, estos autores señalan su presencia en el Paleógeno de la cuenca de París, según comunicación personal de G. Radtke. Se desconoce el productor de esta traza, pero existirían muchas opciones como tal debido a su ocurrencia en la zona eufótica poco profunda (Wisshak *et al.*, 2008).

Después del artículo original (Wisshak *et al.*, 2008) no se ha descrito o nombrado de nuevo esta iconespecie, sea con o sin identificación taxonómica. Ello puede ser debido tanto a su difícil identificación como por la rareza de la traza. La presente señalización permite aumentar su rango estratigráfico y geográfico de forma notable.

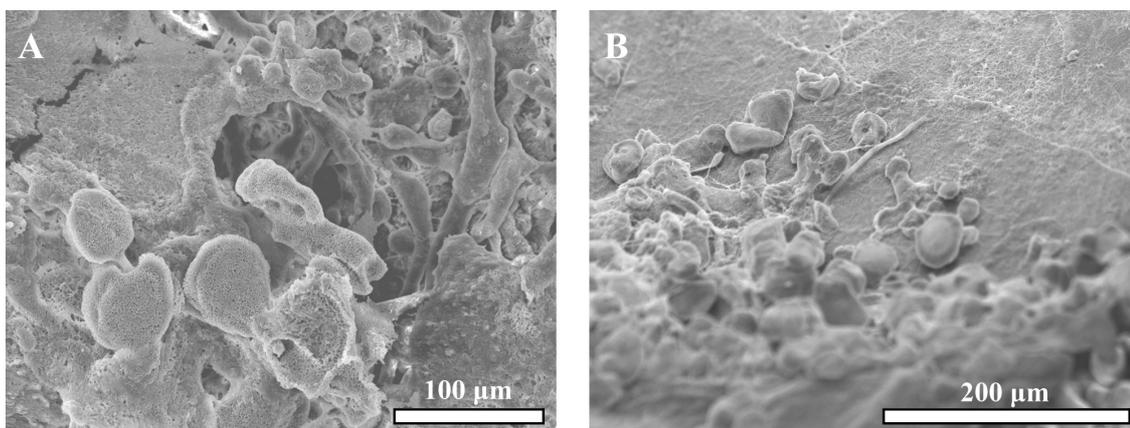


Fig. 6.28: *Aurimorpha varia* Wisshak *et al.*, 2008: en valvas de *Neopycnodonte cochlear* de dos diferentes localidades del Plioceno inf.: A) Prat d'En Cervera, Vilacolum; B) Papiol.

**Distribución estratigráfica:** *Aurimorpha varia* se ha citado (sin identificar) en el Silúrico en el hemisferio norte (Bundschuh, 2000, en Wisshak *et al.*, 2008) y en los depósitos de Buckhorn Asphalt (Oklahoma, USA), del Carbonífero (Wisshak *et al.*, 2008). Wisshak *et al.* (2008) también dan referencia de su presencia en el Paleógeno de la cuenca de París (Radtke, *pers. comm.* en Wisshak, 2008). La presente cita permite prolongar por tanto su presencia hasta el Plioceno.

*Orthogonum lineare* Glaub, 1994

(Fig. 6.29)

**Material estudiado:** Se ha identificado esta icnoespecie en la mayoría de afloramientos pliocenos estudiados:

- ♦ *Megerlia truncata* y *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol y Pedrera Ana, Baix Llobregat; Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Arctica islandica* y *Clamys islandica*, Palamós, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Cabo Cope, Murcia, Plioceno inf.
- ♦ *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, Murcia, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Glaub (1994): *A rectangular branching system of tubes without swellings, with apophyses directed into the substrate and closely parallel course of the tubes.* [Un sistema de ramificación rectangular de tubos sin hinchazones, con apófisis dirigidas hacia el substrato y con una disposición de los tubos prácticamente paralela].

**Descripción:** *Orthogonum lineare* aparece abundantemente en la mayoría de conchas de todas las localidades estudiadas. De manera general, las trazas presentan una forma tubular continua y uniforme de diámetro, sin ampliaciones ni estreñimientos. No obstante, aparece a menudo formando ramificaciones. La pared de esta traza puede también presentar ondulaciones suaves. Estas ondulaciones son consecuencia de la adaptación de esta estructura al substrato de la concha. Se han encontrado ejemplares bastante largos, de algún centímetro, o al revés muy cortos, una longitud menor de 15  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) las trazas tienen un diámetro mínimo de 9,47  $\mu\text{m}$  y máximo de 16,84  $\mu\text{m}$ . Esta perforación está presente en el 6,81% de las muestras estudiadas.
- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Pedrera Ana) han aparecido 2 ejemplares, cuyo diámetro varía entre 11,65  $\mu\text{m}$  y 14,48  $\mu\text{m}$ . En la totalidad de las muestras estudiadas esta microperforación está presente en un 22,22%; en *N. cochlear* (Vilacolum) el

diámetro de las trazas varía entre 2,93 y 24,20  $\mu\text{m}$ . La perforación se localizó en el 71,15% de la muestras analizadas; en *N. cochlear* (Papiol), el diámetro del tubo varía entre un mínimo de 13,09  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 28,33  $\mu\text{m}$  y la icnoespecie se ha identificado en el 33,33% de la muestras estudiadas; en *N. cochlear* (Sant Onofre), la perforación tiene un diámetro mínimo de 5,01  $\mu\text{m}$  y uno máximo de 12,8  $\mu\text{m}$  y está presente en el 41,66% de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets) los tubos de *O. lineare* tienen un diámetro mínimo de 3,06  $\mu\text{m}$  y máximo de 7,61  $\mu\text{m}$ . Aquí esta microperforación está presente en un 28,57% de la muestras estudiadas. En las muestras de *A. scabrella* (Cabo Cope) el diámetro del tubo varía entre 6,93  $\mu\text{m}$  y 35,22  $\mu\text{m}$  y se ha encontrado en el 36,36% de la muestras. En *A. scabrella* (Vila-robau) han aparecido únicamente 2 ejemplares: el tubo tiene el diámetro desde un mínimo de 21,38  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 25,61  $\mu\text{m}$  y se ha podido señalar en un 25% de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Arctica islandica* (Blanes) el diámetro varía desde un mínimo de 7,85  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 22,78  $\mu\text{m}$ . Aquí esta microperforación está presente en un 17,74% de las totalidad de la muestras estudiadas. En la misma concha de Palamós los tubos da 14,84  $\mu\text{m}$  llegan hasta un diámetro de 15,28  $\mu\text{m}$ . La microperforación está presente en un 25% de las muestras.

- ♦ En *Chlamys islandica* (Palamós) se ha podido medir sólo un espécimen, cuyo diámetro es de 14,69  $\mu\text{m}$ . Esta microperforación está presente en un 33,3% de las totalidad de la muestras estudiadas de esta localidad.

- ♦ En *Terebratula calabra* (Cañada Brusca) el diámetro varía desde un mínimo de 4,96  $\mu\text{m}$  hasta un máximo de 27,79  $\mu\text{m}$ . Aquí esta microperforación está presente en un 31,6% de las totalidad de la muestras estudiadas.

- ♦ En *Megerlia truncata* (Vilacolum) la perforación forma una estructura tubular de un diámetro entre 6,47  $\mu\text{m}$  y 13,36  $\mu\text{m}$ . En esta localidad, las trazas presentan un mal estado de conservación. Además, las endoperforaciones propias de la estructura de la concha de este braquiópodo son muy densas, lo cual crea problemas para la observación clara de las muestras, la perforación aparece en el 23,4% de las muestras examinadas.

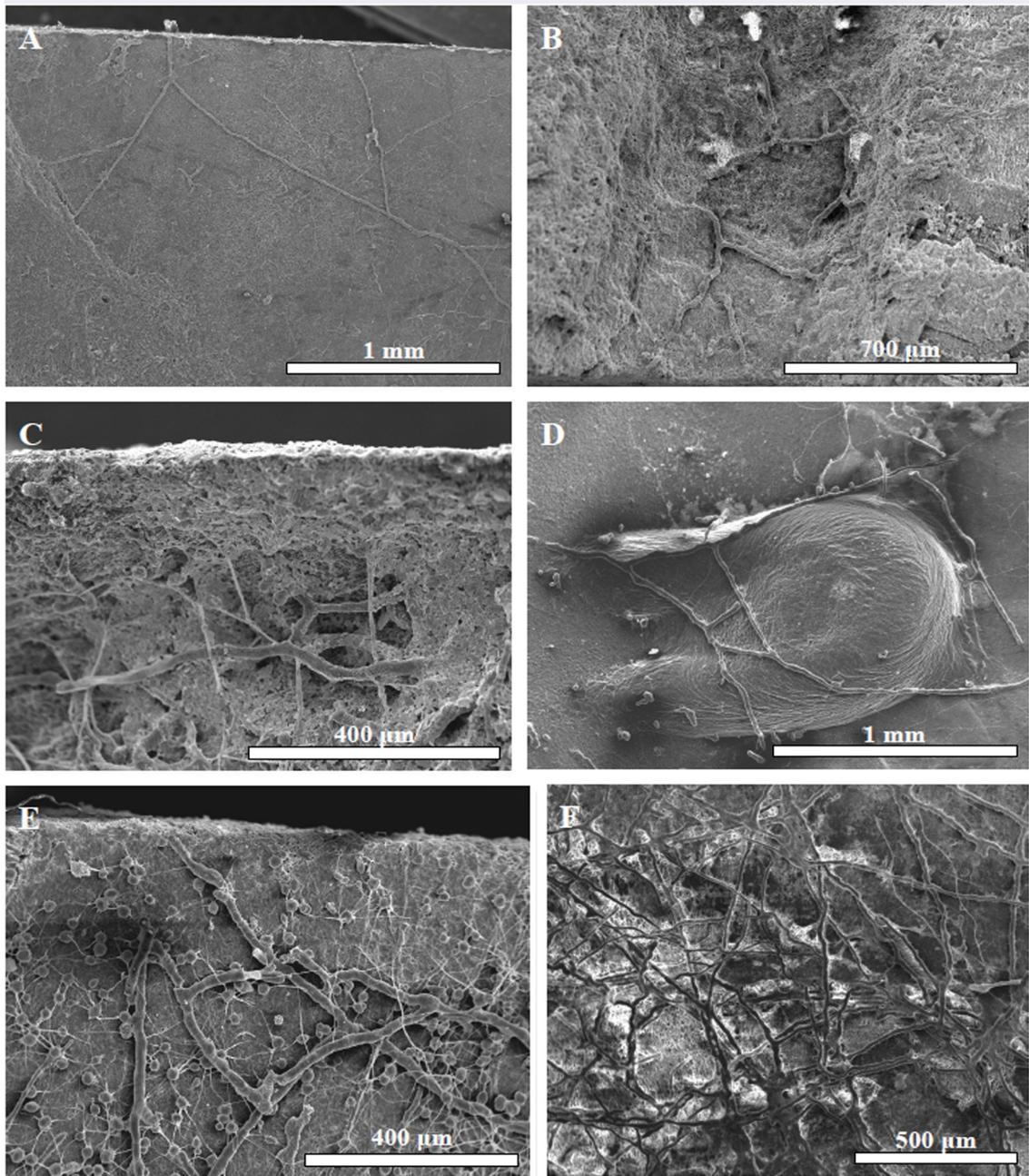


Fig. 6.29: *Orthogonum lineare* Glaub, 1994 en el Plioceno inf.: A) En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera, Vilacolum); B) En una valva de *Ostrea lamellosa* (Els Olivets); C-D-E) En valvas de *N. cochlear* (Papiol); F) En una valva de *N. cochlear* (Pedrera Ana).

**Información ambiental:** En general, esta icnospecie se ha descrito en zonas afóticas de diferentes latitudes del mundo.

Beuck & Freiwald (2005) descubrieron *O. lineare* en aguas afóticas profundas (200-400 m), en un montículo de corales de aguas profundas y frías, en Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda). La temperatura de la agua varía entre 9°-10 °.

Además, su presencia se ha detectado en cuatro estaciones de Cerdeña, en materiales procedentes de 1-2 cm por debajo de la columna superior de agua, donde la temperatura

del agua oscila entre 27,7° y 30,6° (Cherchi *et al.*, 2012); en Tahití, en aguas tropicales, entre 41,6 a 117,5 m (Heindel *et al.*, 2008); en el entorno frío-templado de Kosterfjord (Suecia) (Wisshak *et al.*, 2005a); en depósitos de la isla de Rodas (Grecia), donde la temperatura de las aguas es fría-templada (Wisshak, 2008b); y entre 15 y 500 m de profundidad en el sur del Canal de Faial, situado entre las islas de Faial y Pico (Archipiélago de las Azores), donde la temperatura superficial del mar llega a la media máxima mensual de 22,3° C y el valor medio más bajo de 15,6° (Wisshak *et al.*, 2011).

Wisshak *et al.* (2005b) la reconocen en la mayoría de los especímenes del coral *Lophelia pertusa* encontrados en Sacken (Suecia).

**Discusión/Comentarios:** Los especímenes de *Orthogonum lineare* identificados presentan magnitudes de diámetro muy variables, desde diámetros pequeños (2,93 µm) hasta de gran magnitud (35,22 µm). *Neopycnodonte cochlear* es un bivalvo epifaúnico que puede vivir a una cierta profundidad, pero en los yacimientos estudiados se encuentra en abundancia, lo que, junto con la paleogeografía de la cuenca y fósiles acompañantes, descarta el hecho que vivieran en profundidad. Las microperforaciones identificadas en Sant Onofre llega a tener un diámetro máximo más pequeño comparado con las de otras conchas de Vilacolum y Papiol. En aquellas recolectadas en las cuencas pliocenas del Alt Empordà y Baix Llobregat llega a tener un diámetro máximo mayor, aunque se debe añadir que en Vilacolum alcanza el diámetro mínimo menor. Esto puede ser debido a la temperatura de las aguas, que es uno de los factores principales que determinan la distribución latitudinal de los organismos marinos, sobre todo en ambientes marinos someros (Golubic *et al.*, 1975). *O. lineare* es una microperforación de ambiente afótico, de manera que se puede afirmar que la diferencia de magnitud, que se observa en varias zonas no es distintiva de ningún carácter ambiental.

*Aequipecten scabrella* es un pectínido muy abundante en el registro fósil y con una dispersión estratigráfica y geográfica amplia, desde el Mioceno inf. hasta el Plioceno sup. en los dominios europeos. En Cabo Cope, más al sur, los diámetros máximo y mínimo de *O. lineare* que aparecen en estas conchas son los mayores comparados con los de yacimientos más septentrionales, como el de Els Olivets, donde las microperforaciones tienen el diámetro más pequeño, o el de Vila-robau.

A primera vista, lo que puede causar estos diferentes tamaños son las condiciones ambientales, aunque Golubic *et al.* (1975) explican que las condiciones ambientales pue-

den ser más marcadas en ambientes superficiales mientras en ambientes más profundos son menos pronunciadas.

Beuck & Freiwald, (2005) afirman que en el montículo de coral de Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda) se encontraron dos formas de *Orthogoum*: *O. tubulare* y *O. lineare*. Ambos consisten en tubos que difieren por el diámetro y por la terminación. *O. lineare* se ha encontrado en aguas afóticas profundas (200-400 m).

La icnoespecie *Orthogonum lineare* se ha encontrado frecuentemente asociada a *Saccomorpha clava* y, en algunos casos, a *Entobia* ispp. De hecho la asociación entre ambas icnoespecies (*O. lineare* y *S. clava*) constituye una clave icnotaxónomica utilizada para el reconocimiento de la zona afótica en materiales marinos del registro fósil (Glaub, 1994).

Se desconoce el organismo productor, aunque debido al tamaño y morfología es un organismo heterótrofo y podría tratarse de un hongo (Wisshak *et al.*, 2005b).

Según Beuck & Freiwald (2005) la traza es morfológicamente similar a las que produce *Spathipora*, género de briozoos de la clase de los gimnolemados, y que a menudo se identifica con el mismo nombre que el productor. El tubo de conjunción de los cuerpos de *Spathipora* puede confundirse con filamentos de *Orthogonum*, pero se distinguen por los diferentes patrones de ramificación. La diferencia entre ambas morfologías es que en la pared del tubo de *Orthogonum* no hay segmentación mientras que, en contraste, los tubos de briozoos como *Spathipora* siempre presentan uniones de sutura.

**Distribución estratigráfica:** La asociación *Saccomorpha clava/Orthogonum lineare* aparece a partir del Silúrico, aunque ambas perforaciones se han encontrado por separado en materiales del Ordovícico (Vogel *et al.*, 2006). Vogel & Brett (2009) describieron ambas icnoespecies en sedimentos del Ordovícico en la región de Cincinnati (norte de Kentucky y sur de Ohio, USA); Bromley (2005) la localizó en la bahía de Lardos (Archipiélago del Dodecaneso, Grecia), en aguas profundas del Pleistoceno, y Heindel *et al.* (2008) las describieron en Tahití, en facies pertenecientes a la última deglaciación. Se localizó en el Mioceno en la localidad de Borač (República Checa) en sedimentos bioclasticos miocenos que indica las condiciones del océano frío profunda (Axmann *et al.*, 2010). Posteriormente, Wisshak (2012) reconoció la asociación *Saccomorpha clava/Orthogonum lineare* en corales típicos de aguas frías del Pleistoceno de la isla de Rodas (Grecia).

En este estudio se ha identificado *Orthogonum lineare* en el Plioceno inf. y Pleistoceno de las diversas cuencas marinas del Mediterráneo occidental.

*Orthogonum spinosum* Radtke, 1991

(Fig. 6.30)

**Material estudiado:** *Orthogonum spinosum* sólo se ha identificado en una localidad de cada período:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Arctica islandica* de Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Überwiegend gerade bis leicht gebogene, meist rechtwinklig verzweigte parallel der Schalenoberfläche verlaufende, dicke Gänge mit vielen kurzen stachelartigen Fortsätzen auf der Gangoberfläche.* [Perforación parcialmente recta o ligeramente curvada, generalmente ramificada en ángulo recto paralelo a la superficie de la concha, extendiendo gruesas transiciones con muchas proyecciones espinosas cortas hacia la superficie].

**Descripción:** *Orthogonum spinosum* es una microperforación de forma tubular con la pared lisa, a lo largo de la cual, aunque de manera esporádica, se observan estructuras similares a espinas, muy cortas. En ocasiones aparecen ramificaciones que forman un ángulo de 90° respecto a la rama principal.

- ♦ En *Arctica islandica* (Blanes) los tubos presente tienen un diámetro de 7,48 µm. No se pudieron medir las espinas porque no se ven bien. En las muestras se localizó en 1,61%.

- ♦ En las conchas de *Neopycnodonte cochlear* (Papiol) se han observado claramente dos trazas. En la primera muestra, la traza posee un diámetro de 4,52 µm, con espinas del diámetro de 1,09 µm y longitud de 4,49 µm. En el segundo espécimen, el diámetro es de 17,41 µm, mientras que las espinas presentan un diámetro de 2,1 µm y una longitud de 2,29 µm. La perforación aparece en el 6,7% de las muestras estudiadas.

**Información ambiental:** El productor de *Orthogonum spinosum* es desconocido. Radtke (1992) identifica *O. spinosum* en substratos esqueléticos fósiles del Eoceno de la cuenca de París y señala que es propia de la zona fótica inf., en aguas con profundidades desde 30 hasta 100 m.

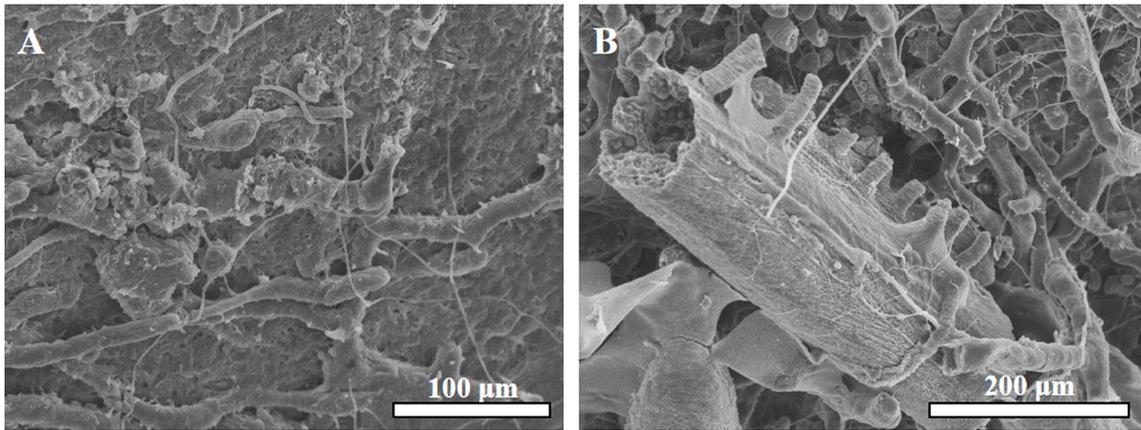


Fig. 6.30: *Orthogonum spinosum* Radtke, 1991 en el Plioceno inf.: A-B) En valvas de *Neopycnodonte cochlear*, Papiol.

Wisshak *et al.* (2005b) la describen en esqueletos actuales del coral *Lophelia pertusa* del área de Kosterfjord (Suecia). Según estos autores, *L. pertusa* vive en esa zona a una profundidad de 80-90 m.

**Discusión/Comentarios:** Los ejemplares descritos por Vogel & Marincovich (2004) presentan medidas semejantes a las de las descripciones originales, diferenciándose sin embargo por la ausencia de espinas. Wisshak *et al.* (2005a) cuestionan la validez icnotaxonómica de *Orthogonum spinosum*. De hecho, Radtke (1991) consideran que las espinas son características de la forma y las considera como diagnósticas para reconocer esta microperforación, pero Wisshak *et al.* (2005a) aducen que las espinas no son exclusivas de *O. spinosum*, sino que aparecen en muchas otras icnoespecies. Finalmente, Wisshak *et al.* (2008) consideran *O. spinosum* como sinónimo de *Orthogonum lineare*.

En este estudio se considera *Orthogonum spinosum* y *O. lineare* distintas icnoespecies. Los aspectos similares son que ambas tienen un tamaño semejante de los tubos. En ambas también, las ramificaciones presentan el mismo patrón de la rama principal. Por contra, es muy clara en *O. spinosum* la presencia de espinas, las cuales mantienen en toda la pared de los especímenes un mismo diámetro y un mismo tamaño. En las microperforaciones estudiadas se observa que las espinas, a lo largo de cada traza, son similares. Cabe añadir que, en comparación a *O. lineare*, *O. spinosum* no se encuentra con frecuencia, lo cual no permite apreciar bien las diferencias y realizar un estudio más detallado. El hallazgo de más material en un futuro permitirá que sea tratada con mayor atención y se puedan llegar a resolver las dudas de clasificación.

**Distribución estratigráfica:** *Orthogonum spinosum* fue descrita por Radtke (1991)

en el Terciario inf. del área de París y Aquitania (Francia), en el Norte de Italia y en la desembocadura del río Rin (Alemania). *O. spinosum* aparece por primera vez en el registro fósil en materiales del Carbonífero, y se ha identificado también en el Triásico, el Paleógeno y el Cuaternario (Glaub *et al.*, 2007). Vogel & Marincovich (2004) citan esta microperforación en materiales de edad oligocena de la Formación Stepovak al sudoeste de Alaska (USA). Glaub (2004) la cita en conchas de moluscos del Cuaternario inf. de Mauritania.

La presente supone su primera cita en sedimentos marinos pliocenos. Y también se localizó en la concha pleistocénica de *Arctica islandica* de Blanes (la Selva).

*Orthogonum tubulare* Radtke, 1991

(Fig. 6.31)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie se localizó en diferentes zonas de estudio pliocenas:

- ♦ *Mergelia truncata* y *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Ostrea lamellosa*, Els Olivets, Vilacolum, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Plioceno inf.

**Diagnosis:** Radtke (1991): *Großes, zur Schalenoberfläche paralleles Gangsystem mit dicken, geraden und meist rechtwinklig, untergeordnet auch gebogen und U-förmig verzweigten Gängen. Die Verzweigungsstellen können in unterschiedlichem Maße ausgeweitet sein.*

**Descripción:** En general, *Orthogonum tubulare* aparece como una microperforación de morfología alargada con filamentos de forma tubular. Estos filamentos forman arcos y en algunos casos poseen ramificaciones. El material estudiado presenta las siguientes particularidades:

- ♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) el diámetro mínimo es de 14,72 µm y el máximo de 29,45 µm. Sólo en un espécimen se localizó una ramificación con un diámetro parecido a la forma tubular principal y que forma un ángulo de 87° con respecto a la pared principal. La traza aparece en el 13,5% de muestras de los especímenes analizados. En *N. cochlear* (Papiol) se ha identificado un solo ejemplar atribuible a la icnoespecie, con un diámetro del tubo de 21,75 µm, el cual presenta diversas protuberancias. *O. tubulare* aparece en el 8,3% de la totalidad de muestras analizadas. En *N. cochlear* (Sant Onofre), el diámetro de la perforaciones oscila entre 7,28 y 12,97 µm, es decir, está representada por ejemplares menores a los de los otros yacimientos. En la totalidad de las muestras estudiadas se vio en 16,7% de las trazas.

- ♦ En *Ostrea lamellosa* (Els Olivets) se ha identificado un solo ejemplar. El diámetro de la perforación es de 8,93 µm. Su presencia corresponde a un 2,3% en las muestras.

- ♦ En *Mergelia truncata* (Prat d'En Cervera), *O. tubulare* tiene un diámetro mínimo de 6,47 µm y el máximo es de 13,36 µm. Algunos especímenes están

ramificados y algunos aparecen junto a *Saccomorpha clava*. La forma aparece en el 2,1% de las muestras.

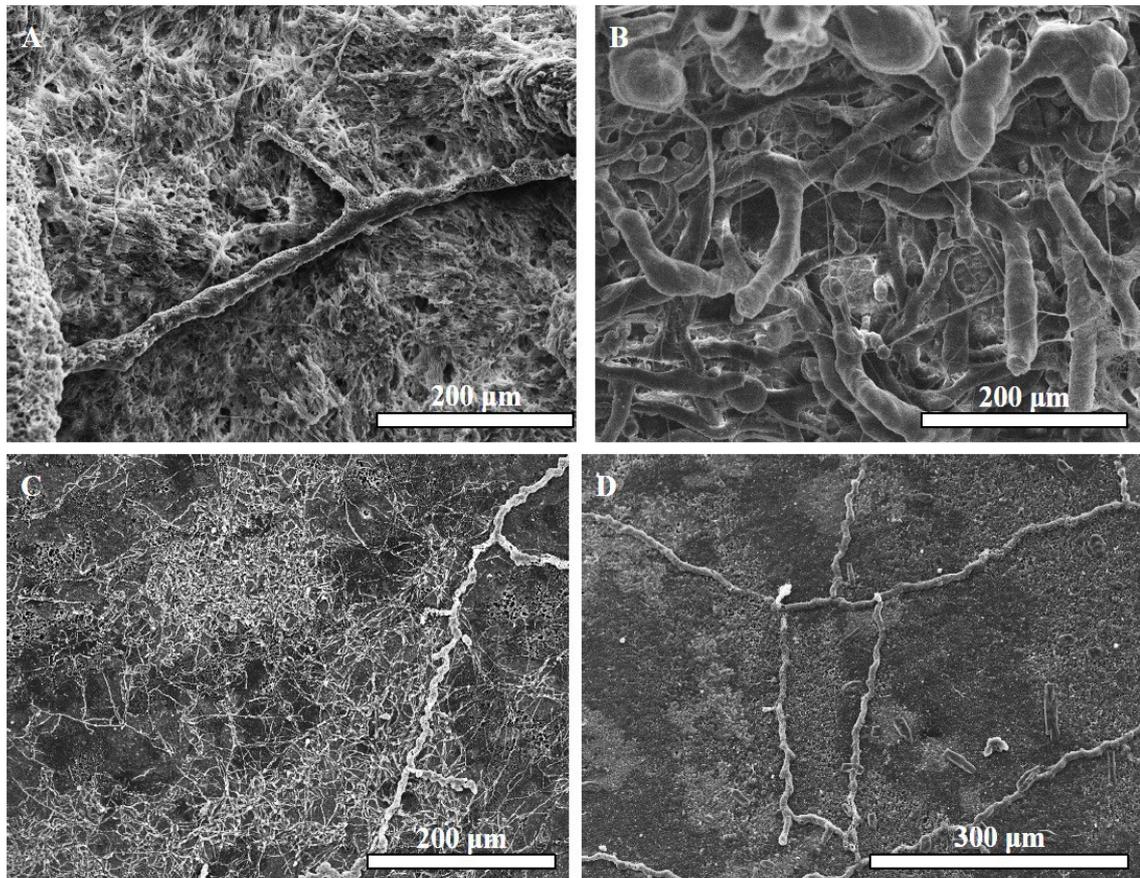


Fig. 6.31: *Orthogonium tubulare* Radtke, 1991: en conchas de *Neopycnodonte cochlear* de diferentes localidades del Plioceno inf: A) Vilacolum; B) Papiol; C-D) Sant Onofre.

**Información ambiental:** *Orthogonium tubulare* se ha identificado en corales ahermatípicos de aguas profundas y frías en Propeller Mound (Bahía de Porcupine, SW de Irlanda) (Beuck & Freiwald, 2005) y en aguas profundas de Santa Maria di Leuca (Apulia, Mar Jónico) (Beuck *et al.*, 2009) donde la temperatura de la agua es ligeramente superior a los 13°.

Wisshak *et al.* (2011) registraron *O. tubulare* en las estaciones de las profundidades 15 y 60 m estudiadas en Faial (Islas Azores).

Radtke (1993) la identificó en materiales de Lee Stocking Island (Bahamas), donde aparece junto a *Saccomorpha clava*. Radtke (1993) propuso esta asociación, en ausencia de otras microperforaciones, como un indicador de la zona disfótica más profunda, y señaló que en la actualidad también se ubica en profundidades desde 119 hasta 2.350 m.

Se desconoce el taxón responsable tanto de la icnoespecie como también del

icnogénero, aunque dadas las profundidades a las que se encuentra se le debe relacionar con perforantes heterótrofos.

**Discusión/Comentarios:** Después de la primera descripción de esta microperforación (Radtke, 1991) en materiales del Eoceno-Oligoceno de la cuenca de París, Radtke (1992) remarcó la existencia de una asociación recurrente entre *Orthogonum tubulare* y *Saccomorpha clava*. Ambas trazas aparecen en todos los ambientes marinos y, cuando lo hacen en solitario, se les considera indicativos de la zona afótica. También Beuck *et al.* (2009) indican la asociación con *S. clava* y la tratan de típicamente afótica.

Otros autores expresan dudas acerca la identificación de esta microperforación. Así por ejemplo, Wisshak *et al.* (2005b) identificaron *Orthogonum tubulare* en el coral *Lophelia pertusa* de Sacken (Suecia), si bien reconocen que las trazas encontradas son más cercanas al diagnóstico para *Orthogonum lineare* de Glaub (1994). Sin embargo, estas perforaciones se caracterizan por galerías tubulares lisas de un diámetro constante de 10-15  $\mu\text{m}$ , sin hinchazones, y presentan ramificaciones predominantemente perpendiculares. También Radtke (comunicación personal, 2011) considera que *O. tubulare* es en realidad una forma de *O. lineare* y que las distintas morfologías podrían ser debidas a la estructura de las conchas perforadas. Sin embargo, a partir del material observado en este trabajo se puede ver que *O. lineare* difiere de *O. tubulare* al tener más constantes los diámetros del tubo y por la ausencia de hinchazones en las ramificaciones. Además, aparecen bien diferenciadas en conchas de las mismas especies (el braquiópodo *Megerlia truncata* y las ostras *Ostrea lamellosa* y *Neopycnodonte cochlear*). Por todo ello, se ha mantenido la validez de ambas icnoespecies.

Respecto a las diferencias entre la descripción original y el material estudiado, se ha evidenciado que las morfologías encajan con ésta, aunque en los distintos especímenes identificados se observa una diferencia en el tamaño de los tubos, siendo los ejemplares de Papiol de mayor tamaño, con un diámetro del tubo que alcanza los 21,75  $\mu\text{m}$ .

**Distribución estratigráfica:** *O. tubulare* aparece en el Jurásico, y existe registro fósil del Cretácico, Paleógeno y Cuaternario (Glaub *et al.*, 2007). Entre otras localidades, se ha identificado en el Jurásico (Glaub, 1994) en Sainte-Honorine-des-Pertes (Norte de Francia), Unterlenningen (Alemania) y Balinger (Alemania); en conchas eocenas de la cuenca de París (Radtke, 1992); en el Cretácico superior del NO

de Europa (Hofmann, 1996), y en el Cuaternario inf. de Mauritania (Glaub, 2004).

La presente constituye su primera cita para el Plioceno, con su hallazgo en diversas cuencas marinas del Mediterráneo noroccidental.

*Saccomorpha globata* nov. isp.

(Fig. 6.32)

**Material estudiado:** Esta microperforación se ha identificado en muestras de diversas conchas:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequiptecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Material tipo, localidad y nivel:** Molde de resina Pv-02a-020 de una concha de *Aequiptecten scabrella* en la que aparece un ejemplar (Fig. 6.32C) de la coquina de la localidad de Els Olivets (Vilacolum, Alt Empordà), de edad Plioceno inferior.

**Respositorio:** El holotipo se ha depositado provisionalmente en la Colección de Icnología del Área de Paleontología de la Universitat de Barcelona con el nº de registro IC-704.

**Etimología:** *globata*, del latín "globosa".

**Diagnosis:** La perforación empieza con un filamento largo y paralelo a la superficie del substrato, cuyo diámetro es constante en toda la longitud. Este filamento termina con un cuerpo oval que a veces tiene forma de mazo, o es más o menos redondeado.

**Descripción:** Esta traza aparece con morfología variable en diferentes zonas. La estructura es paralela a la concha y está constituida por un filamento cuyo diámetro varía desde 1,5 µm hasta 6,5 µm. Este filamento tiene longitudes desde 27 hasta 53 µm y termina con un cuerpo ovalado cuyo diámetro principal varía desde 13 µm hasta 29 µm.

♦ En *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) se ha identificado una forma nominada V2-1c001 en la que el cuerpo oval tiene un diámetro de 15,77 µm y una longitud de cerca de 39 µm. De este cuerpo sale un filamento de 27,96 µm de longitud. En *N. cochlear* (Papiol) sólo aparece un ejemplar en la imagen Pa-1a-004, donde el cuerpo oval tiene la dimensión de 14,56-25,2 µm y desde el cual parte un filamento del diámetro de 1,82 µm. En *N. cochlear* (Sant Onofre) esta traza se localizó en la imagen E-03b-006. El filamento tiene un diámetro de 6,44 µm y la parte superior

del cuerpo oval, es decir, la más alejada del filamento, tiene un diámetro de 28,99  $\mu\text{m}$ .

♦ En *Aequipecten scabrella* (Els Olivets), la forma Pv-02a-007 presenta un cuerpo oval con un diámetro mínimo de 31,71 hasta un máximo de 42,79  $\mu\text{m}$ . En la forma Pv-02a-020, el cuerpo oval tiene una dimensión desde 24,77 hasta 28,3  $\mu\text{m}$  y de él sale un filamento con un diámetro de 3,9  $\mu\text{m}$ . En la forma Pv-01a-002 el filamento tiene un diámetro de 2,64  $\mu\text{m}$  cuyo cuerpo oval terminal mide entre 22,05 y 3,64  $\mu\text{m}$ .

♦ En la imagen B1-11c-003 de *Arctica islandica* (Blanes) aparece un filamento de 2,69  $\mu\text{m}$  de diámetro que termina con un cuerpo oval. Su mal estado de conservación no permitió efectuar medidas. En la imagen B2-7b-008 hay un filamento fino del diámetro de 1,67  $\mu\text{m}$  que termina con un cuerpo muy similar a un mazo de longitud de 19,67  $\mu\text{m}$  y un diámetro cerca del tubo de 5,3  $\mu\text{m}$ , mientras que en su centro el diámetro es de 13,35  $\mu\text{m}$ .

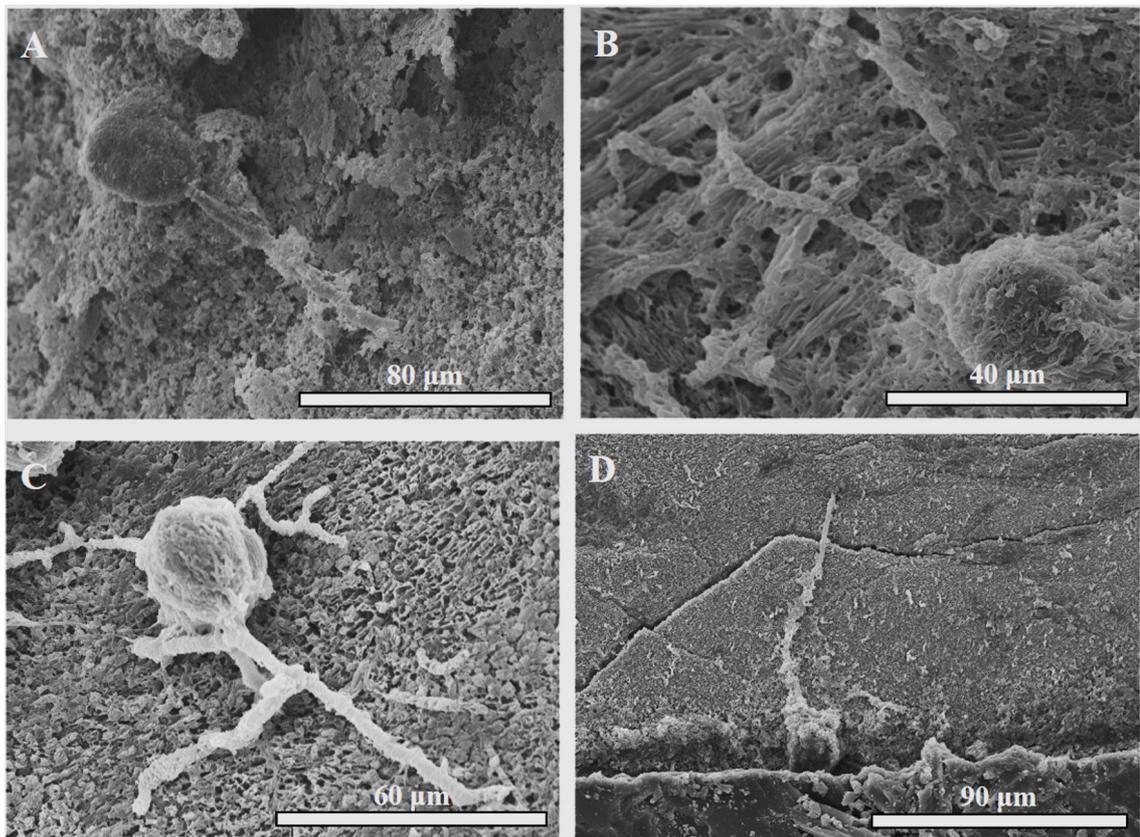


Fig. 6.32: *Saccomorpha globata* nov. isp.: A) Foto E-03b-006 en una valva de *Neopycnodonte cochlear* (Sant Onofre, Plioceno inf.); B) Foto Pv-01a-002 en la muestra de *Aequipecten scabrella* (Els Olivets, Plioceno inf.); C) Foto Pv-02a-020 en la concha de *A. scabrella* (Els Olivets, Plioceno inf.); D) Foto B1-11c-003 en un espécimen de *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno).

**Información ambiental:** El material más moderno en el que se ha encontrado esta microperforación son conchas del bivalvo endobentónico *Arctica islandica*, del

Pleistoceno de Blanes (La Selva). Las otras trazas se ha localizado en conchas de bivalvos epibentónicos del Plioceno (*Neopycnodonte cochlear* y *Aequipecten scabrella*). No se dispone por tanto de información ambiental actual.

**Discusión/Comentarios:** En las muestras se ha encontrado esta microperforación con una cierta frecuencia. La morfología de esta estructura es muy similar a la descripción general de *Saccomorpha*, por lo que se ha considerado adecuado incluirla en este icnogénero.

La nueva icnoespecie propuesta puede ser confundida con *Saccomorpha terminalis*, la cual sin embargo presenta los filamentos más gruesos y su parte oval terminal no está tan bien definida.

En las conchas analizadas se ha podido calcular el porcentaje de la abundancia de la traza: en *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) esta nueva forma aparece en un 1,1% de las muestras; en *Neopycnodonte cochlear* (Papiol) en un 8,3%; en *Neopycnodonte cochlear* (Sant Onofre) en un 8,33%; en *Aequipecten scabrella* (Els Olivets), en un 28,6% y en *Arctica islandica* (Blanes) en un 3,2%.

Comparando *Saccomorpha globata* con *Saccomorpha clava* se evidencia que esta última tiene una forma muy característica: es una bola, con forma de esfera o de pera, conectada a la superficie con un cuello estrecho, mientras que *S. globata* tiene una forma que para nada es similar: es constituida da un filamento en la cuya parte final hay una forma globular. Por su parte, *S. stereodiktyon* consiste en una red de tubos en los que puede o no presentarse un cuerpo ovalado a lo largo de los tubos, aunque su característica principal es la ramificación de los tubos, mientras que en *S. globata* consiste un filamento y las trazas aparecen en solitario.

**Distribución estratigráfica:** Este microperforación se ha identificado en conchas de bivalvos del Plioceno inferior (cuencas del Alt Empordà, Baix Llobregat y Baix Ebre) y del Pleistoceno (Blanes), del Mediterráneo nordoccidental.

## Morfo dendroide

(Fig. 6.33)

**Material estudiado:** Esta icnoespecie se localizó en diferentes zonas y edades:

- ♦ *Aequipecten scabrella*, Vila-robau, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Terebratula calabra*, Cañada Brusca, Murcia, Plioceno inf.
- ♦ *Glossus humanus* Cap de Creus, Alt Empordà, Pleistoceno.
- ♦ *Arctica islandica*, Blanes, la Selva, Pleistoceno.

**Diagnosis:** *Perforaciones con morfología ramiforme, semejante a una planta que crece a partir de un punto y se ramifica en todas la direcciones, lo que le proporciona un aspecto dendroide. La ramas se ensanchan y desde el centro de este cuerpo sale otra rama que a su vez se ensancha creando otro cuerpo, hasta un extremo con ensanchamiento ligero y cuerpo redondeado.*

**Descripción:** En general, esta microperforación está constituida por un tubo, del diámetro entre 11  $\mu\text{m}$  y 13  $\mu\text{m}$ , que se ensancha hasta llegar a entre 21,57  $\mu\text{m}$  y 30,88  $\mu\text{m}$  de diámetro. Desde esta estructura salen ramas con un diámetro inicial de 1-1,5  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En el espécimen VR1a.001 (foto 9 D) de *Aequipecten scabrella* (Vila-robau) desde el cuerpo central salen 4-5 ramas. Los tubos tienen el diámetro alrededor de 11  $\mu\text{m}$  que se ensancha llegando a ser de 21,57  $\mu\text{m}$ . En este punto las ramas se bifurcan: una es larga, con un diámetro de 13,04  $\mu\text{m}$ , mientras que la otra es una rama corta, llegando a tener una longitud de 28,70  $\mu\text{m}$  y un diámetro de 7,33  $\mu\text{m}$ . La perforación aparece en el 12,5% de las muestras estudiadas.

- ♦ En Cbb3b.001 de *Terebratula calabra* (Cañada Brusca) el ejemplar identificado está mal conservado, lo que impidió su medición, y su presencia corresponde a un 5,3% de las muestras analizadas.

- ♦ En Ccgh-2b-002 (foto 9 C), en *Glossus humanus* (Cap de Creus), el diámetro, cerca del tubo, es de 11,12  $\mu\text{m}$  mientras que en la parte más gruesa del tubo es de 22,35  $\mu\text{m}$ . Se ha identificado en el 9,1% de las muestras estudiadas.

- ♦ En B2-10a-011 (Foto 9 A-B) de *Arctica islandica* (Blanes), el diámetro del tronco principal es de 13,06  $\mu\text{m}$  mientras que en las partes con el cuerpo ensanchado hay un diámetro de 30,88  $\mu\text{m}$ . Se ha observado en el 1,6% de las muestras.

**Información ambiental:** Wisshak *et al.* (2011) figuran una forma equivalente a la aquí descrita (Fig 7J), encontrada en un ambiente disfótico de las islas Azores. Cabe retener, además, su presente identificación en conchas de bivalvos wurmienses, que corresponderían a medios de aguas frías.

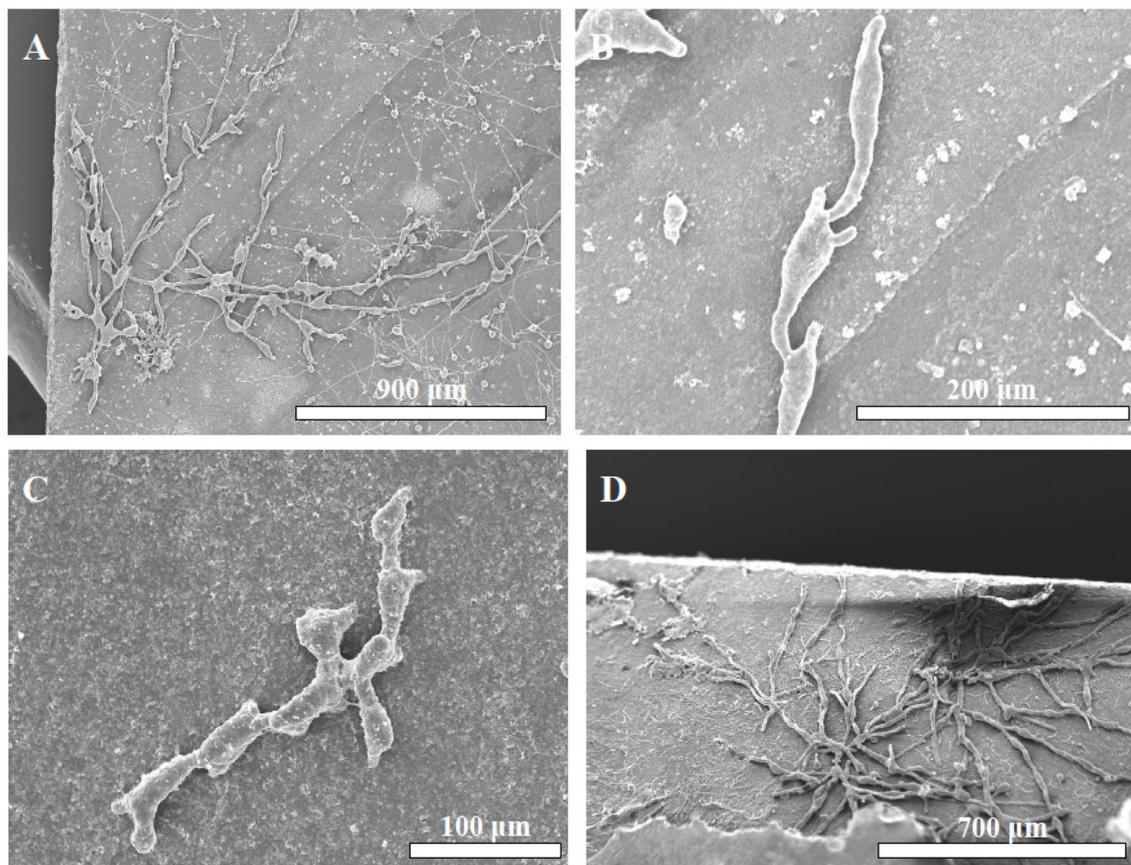


Fig. 6.33: Morfo dendroide: A) Foto B2-10a-011 en *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno); B) Detalle de la imagen anterior en *A. islandica* (Blanes, Pleistoceno); C) Especímenes en *Glossus humanus* (Cap de Creus, Pleistoceno); D) Ejemplar en la concha de *Aequipecten scrubella* (Vila-robau, Plioceno inf.).

**Discusión/Comentarios:** Esta perforación presenta una morfología similar a la de una planta que crece a partir de un punto y se ramifica en todas las direcciones; es una rama con cuerpo ensanchado. El problema principal para su correcta observación es que no se puede distinguir claramente cuál es el centro porque todas las ramas presentan cuerpos más ensanchados. Se trata de una microperforación poco frecuente en las muestras estudiadas, aunque es muy característica y notable. Si bien se la considera con casi total seguridad un nuevo taxón, se espera a obtener más ejemplares en investigaciones futuras que permitan una aproximación taxonómica definitiva. Por el momento, se mantiene en nomenclatura abierta.

Wisshak *et al.* (2011) figuran una forma similar (Fig 7J) que describen como *Dendroid form 1*: las ramas salen de las ramificaciones de los cuerpos ensanchados.

Comparando con las trazas de este estudio los cuerpos ensanchados se ramifican lateralmente con ramas muy cortas, mientras que desde el centro sale un otro cuerpo que se hincha. A causa de esta diferencia se descarta que sean el mismo icnotaxón y se nombra la forma en estudio como morfo dendroide en base a su morfología, dejándola en nomenclatura abierta en espera de nuevas señalizaciones.

**Distribución estratigráfica:** Esta microperforación se ha localizado en el Plioceno inferior de cuencas del Mediterráneo occidental, en el Pleistoceno de la misma zona y, posiblemente, en la actualidad (islas Azores) (Wisshak *et al.*, 2011).

## Morfo piriforme

(Fig. 6.34)

**Material estudiado:** Esta microperforación solamente se encontró en algunas muestras de *Arctica islandica* de Blanes (Pleistoceno).

**Diagnosis:** *El cuerpo de la perforación está constituido por un tubo largo con un diámetro que aumenta hasta llegar al final del tubo con una forma parecida a una porra.*

**Descripción:** Esta microperforación tiene una disposición perpendicular a la concha. El cuerpo de la perforación está constituido por un tubo largo, de 178-327  $\mu\text{m}$ , cuyo diámetro aumenta desde 4,50 hasta 12  $\mu\text{m}$  y la trayectoria del tubo finaliza con una forma parecida a una porra, cuyo diámetro varía entre 10 y 71  $\mu\text{m}$ . Esta forma terminal aparece en el 8% de las muestras estudiadas.

- ♦ En la muestra B1-5a-005 (Foto 10 C), la estructura está constituida por un tubo que en la parte terminal es más grueso. El tubo tiene en la parte inicial un diámetro de 7,91  $\mu\text{m}$  mientras que en la parte terminal es de 17,32  $\mu\text{m}$ . El tubo tiene una longitud de 178,44  $\mu\text{m}$  mientras que la parte hinchada tiene una longitud de 126,42  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En la muestra b1-4c-007, se obtuvo una foto en el perfil de la concha. Esta perforación tiene una forma a zigzag. Su cuerpo está dividido en tres partes, más hinchadas cuánto más alejadas del sustrato. En este caso, presenta un diámetro de 8,98  $\mu\text{m}$  en la parte inferior, 23,84  $\mu\text{m}$  en la parte mediana y de 28,92  $\mu\text{m}$  en la parte superior.

- ♦ En la muestra b1-4bfoto6 (Foto 10 A) se ha encontrado esta perforación representada por un tubo que cuánto más se acerca a la zona final más se ensancha. En la parte inicial, el tubo tiene un diámetro de 4,73  $\mu\text{m}$ , en la mediana tiene 11,82  $\mu\text{m}$  y termina con un cuerpo más alargado cuyo diámetro es de 70,23  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En la muestra B1-5a-006 (Foto 10 D) la forma está constituida por un filamento que a lo largo de 326,78  $\mu\text{m}$  se mantiene con un diámetro constante de 8,05  $\mu\text{m}$ . A continuación el tubo se ensancha alcanzando un diámetro de 26,85  $\mu\text{m}$  y en la parte terminal se estrecha, llegando a tener un diámetro de 18,83  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En la muestra B2-7a-006 (Foto 10 B) el cuerpo de la perforación es un tubo de diámetro de 8,02  $\mu\text{m}$  que se ensancha hacia el final. El diámetro es de cerca de 16  $\mu\text{m}$ .

y se mantiene constante en toda la longitud del tubo, que es de 403,272  $\mu\text{m}$ , La parte terminal, que tiene una longitud de 126,81 $\mu\text{m}$ , alcanza un diámetro de 37,07  $\mu\text{m}$ .

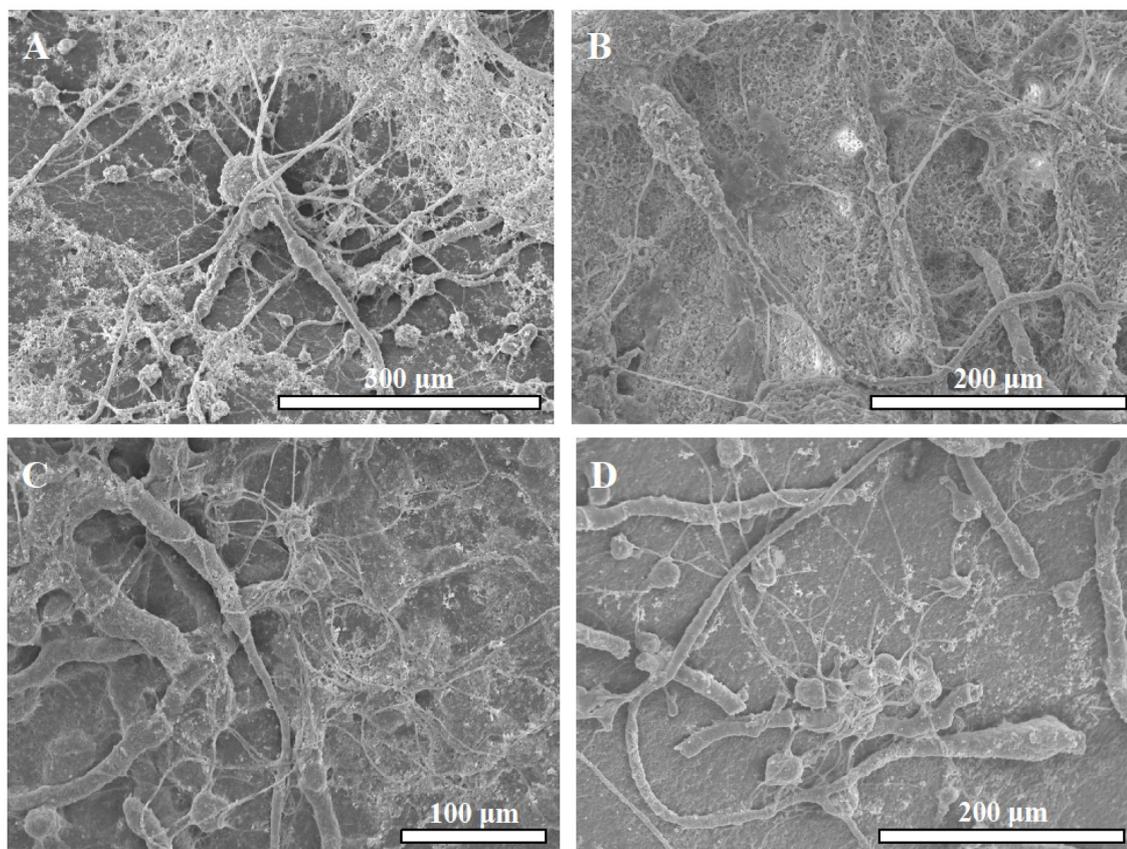


Fig. 6.34: Especímenes descritos como morfo piriforme: A-B-C-D) en una valva de *Arctica islandica* (Blanes, Pleistoceno).

**Discusión/Comentarios:** Esta microperforación puede ser confundida con una rama de *Polyactina araneola* porque los filamentos de esta última empiezan finos y se engruesan llegando al centro del cuerpo. Además las ramas de *Polyactina araneola* por un pequeño tramo son finas (13-27  $\mu\text{m}$ ), después se engruesan (hasta 49  $\mu\text{m}$ ) y por último devienen más finas (hasta 4  $\mu\text{m}$ ).

Solo en la muestra B1-5a-006 (Foto X D) se ve este estrechamiento, y en este caso hace dudar que no sea una parte del cuerpo de *Polyactina araneola*. Sin embargo, en el resto de especímenes no se aprecia ningún estrechamiento después que los tubos devengan gruesos.

Además, estas microperforaciones pueden ser parecidas a *Flagrichnus profundus*, pero en este último los filamentos constantemente se ensanchan, así que el diámetro en toda la longitud del filamento aumenta hasta llegar a la parte terminal donde llega a tener 23  $\mu\text{m}$ . En comparación con la traza aquí analizada, los filamentos de

*Flagrichnus profundus* son más finos. En todo caso, esta forma no se ha clasificado como una icnoespecie nueva porque no se ha podido identificar nada parecido en la bibliografía y, al tratarse de material muy escaso, se describe como morfo a la espera del hallazgo de más y mejores ejemplares.

Esta perforación debería ser de origen fúngico, atendiendo al parecido que tiene el largo filamento a una hifa.

**Distribución estratigráfica:** La microperforación se ha localizado sólo en conchas de bivalvos endofáunicos (*Arctica islandica*) del Pleistoceno submarino del Mediterráneo noroccidental.

## Morfo en forma de ocho

(Fig. 6.35)

**Material estudiado:** Esta morfología se ha localizado en varias de las zonas estudiadas:

- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Prat d'En Cervera, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Aequipecten scabrella*, Els Olivets, Vilacolum, Alt Empordà, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Papiol, Baix Llobregat, Plioceno inf.
- ♦ *Neopycnodonte cochlear*, Sant Onofre, Baix Ebre, Plioceno inf.
- ♦ *Pseudamussium septemradiatum*, Palamós, Alt Empordà, Pleistoceno.

**Diagnosis:** *Microperforación con forma de ocho o lazo, constituida por dos lóbulos más o menos ovalados, uno de ellos mayor que el otro. El punto de unión entre ambos lóbulos está bien marcado. Da la estructura principal parten filamentos muy finos.*

**Descripción:** La microperforación presenta forma de 8, con dos lóbulos de dimensiones distintas. El lóbulo menor tiene un diámetro entre 11,92-39,07  $\mu\text{m}$  mientras que el más grande tiene un diámetro entre 22,84-46,7  $\mu\text{m}$ . En el punto de unión, bien marcado, el diámetro varía entre 14,67 y 29,51  $\mu\text{m}$ . Desde la estructura salen filamentos finos, de alrededor de 7  $\mu\text{m}$  de diámetro.

- ♦ En la imagen Va08b-011 (Foto XD) de *Neopycnodonte cochlear* (Prat d'En Cervera) la estructura de la microperforación tiene un diámetro inferior de 39,07  $\mu\text{m}$ , el superior es de 46,7  $\mu\text{m}$  y el mediano, en el punto de unión, es de 29,51  $\mu\text{m}$ . Desde esta estructura salen pequeños filamentos de diámetro 7,06  $\mu\text{m}$ . En la imagen Pa-1b-012 (Foto X B), correspondiente a *N. cochlear* (Papiol), el diámetro de la microperforación en la área más pequeña es de 16,97  $\mu\text{m}$ , en la área más grande es de 32,17  $\mu\text{m}$ . En la parte mediana, donde se cruzan los dos cuerpos ovalados, el diámetro es de 14,67  $\mu\text{m}$ . Desde aquí sale un pequeño filamento de 2,28  $\mu\text{m}$ . En E-02b-005 correspondiente a *N. cochlear* (Sant Onofre), la microperforación en la parte más alta tiene una dimensión de 22,84  $\mu\text{m}$ , mientras que en la parte inferior el diámetro es de 11,92  $\mu\text{m}$ . En E-02b-011 (Foto XA) (misma especie y localidad), el lóbulo mayor presenta un diámetro de 24,76  $\mu\text{m}$  y el menor, de 14,41  $\mu\text{m}$ .

- ♦ En Pv-01b-011, de *Aequipecten scabrella* (Els Olivets), en el lóbulo inferior de la traza se midió un diámetro de 19,14  $\mu\text{m}$  mientras que el superior es de 44,94  $\mu\text{m}$ . La

longitud del cuerpo es de 111,81  $\mu\text{m}$ . Desde este cuerpo sale un filamento con el diámetro de 1,35  $\mu\text{m}$ .

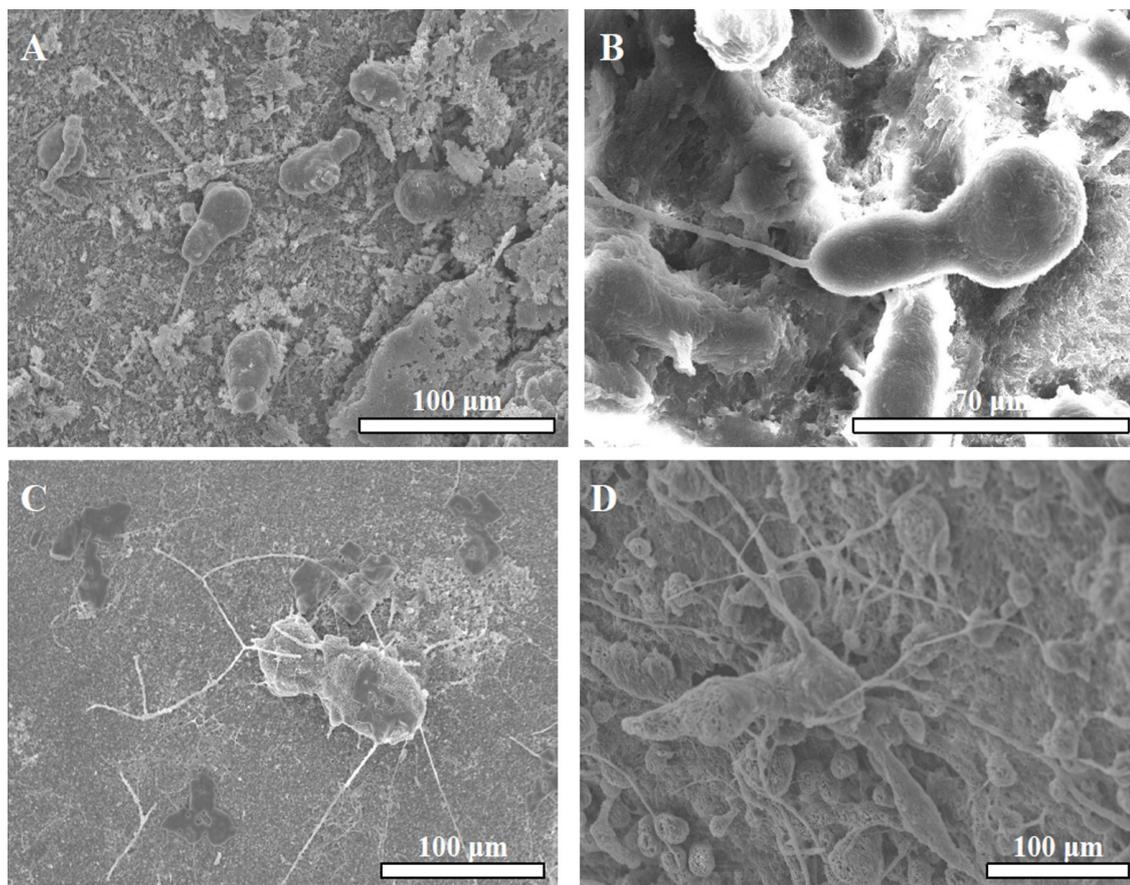


Fig. 6.35: Morfo en forma de ocho en diferentes conchas del Plioceno inf.: A) En *Neopycnodonte cochlear* (Sant Onofre); B) En *N. cochlear* (Papiol); C) En *Pseudamussium septemradiatum* (Palamós); D) En *N. cochlear* (Vilacolum).

♦ En Pci-2a-001 (Foto XC), de *Pseudamussium septemradiatum* (Palamós), la perforación presenta una longitud de 113,09  $\mu\text{m}$ ; el diámetro en la parte inferior es de 46,01  $\mu\text{m}$ , en la parte superior es de 46,86  $\mu\text{m}$  y en la zona mediana de unión es 19,12  $\mu\text{m}$ .

**Información ambiental:** Esta morfología no se ha identificado hasta el momento en ejemplares actuales. Su presencia en *Pseudamussium septemradiatum* del último periodo frío mediterráneo podría indicar afinidad con medios de aguas frías. Sin embargo, ha aparecido sólo un ejemplar, lo cual impide presentar una hipótesis verosímil. Por otra parte, también se ha identificado en conchas de bivalvos epibentónicos (*Neopycnodonte cochlear* y *Aequipecten scabrella*) del Plioceno inferior, período caracterizado en latitudes medias por un clima sólo relativamente frío.

**Discusión/Comentarios:** Se dispone de muy poco material atribuible a este morfo y en la bibliografía consultada no se ha encontrado ninguna descripción o imagen equiparable a él. Debido a ello, se ha considerado prudente dejar la forma en nomenclatura abierta a la espera de nuevas identificaciones que corroboren su validez como nueva icnoespecie.

**Distribución estratigráfica:** Hasta el momento, se ha localizado esta forma en materiales del Plioceno inferior de las cuencas marinas del NE de la Península Ibérica y en el Pleistoceno de la misma área.



## 7. OBSERVACIONES ADICIONALES

Los dos ejemplos tratados en esta memoria proceden de yacimientos con edades, orígenes y ambientes representados bien diferentes. A pesar de ello, ha parecido interesante hacer un ejercicio de comparación entre los resultados taxonómicos obtenidos y ver si realmente el censo microicnotaxonómico resulta también distinto.

De los 30 icnotaxones distintos identificados entre el Plioceno (26: 9 autótrofos y 17 heterótrofos) y el Pleistoceno (22: 5 autótrofos y 17 heterótrofos) de las cuencas del Mediterráneo occidental, el 60% (18) ha resultado comunes a ambos periodos, mientras que el 40% (12) restante aparece en sólo uno de ellos (Tabla 8.1). Resulta razonable el mayor porcentaje de autótrofos en las muestras pliocenas atendiendo al carácter somero de los yacimientos, corroborado por los propios fósiles corporales y por la macrobioerosión. Los yacimientos pleistocenos corresponderían a depósitos de mayor profundidad, o de aguas más turbias que permitían una menor penetración de la luz. Los datos tafonómicos sólo permiten considerar con certeza que las conchas se hallan *in situ* en el Delta de l'Ebre. En las restantes localidades, no se descartaría una cierta reelaboración. Por otra parte, la taxonomía de los moluscos, junto con una menor diversidad en la macrobioerosión, se corresponden con el clima frío del momento.

Entre las formas exclusivas en el Plioceno (8) destacan las fotoautótrofas (5) frente a las heterótrofas (3). Las formas fotoautótrofas están especialmente presentes en los yacimientos de Prat d'En Cervera (Vilacolum) y Els Olivets, los que representan quizás los niveles más a techo de la serie y, por tanto, también los más litorales. La cuenca que presenta mayor número de icnotaxones exclusivos es el Alt Empordà (7/8) mientras que las restantes cuencas pliocenas tienen entre 1 y 3.

Respecto al Pleistoceno, las muestras sólo presentan 4 icnotaxones exclusivos, 2 de fotoautótrofos y 2 de heterótrofos. Igualmente, es en los yacimientos submarinos del Alt Empordà (concretamente, en el de Cap de Creus) donde se concentran estas formas, mientras que en Blanes sólo hay una forma exclusiva del Pleistoceno y en el Delta de l'Ebre, ninguna.

*Saccomorpha clava* es la icnoespecie más abundante en todos los yacimientos pleistocenos; en los pliocenos, el protagonismo queda más repartido si bien *S. clava* e *Ichnoreticulina elegans* constituyen las formas más relevantes. Taxones propios en principio de aguas frías, como por ejemplo *Fascichnus baiulus*, se encuentran tanto en

el Plioceno como en el Pleistoceno estudiados, lo cual plantea dudas sobre las preferencias termométricas reales de sus productores.

		Presencia exclusiva en los yacimientos pliocenos				
		AE	BL	BE	M	Productor
Fotoautótrofos	<i>Fascichnus dactylus</i> (Radtke, 1991)	x				Cianobacteria
	<i>Fascichnus frutex</i> (Radtke, 1991)	x				Cianobacteria
	<i>Planobola macrogota</i> Schmidt, 1992	x				Cianobacteria
	<i>Rhopalia catenata</i> Radtke, 1991	x			x	Clorofita
	<i>Rhopalia clavigera</i> Golubic & Radtke, 2008	x			x	Clorofita
Heterótrofos	<i>Saccomorpha terminalis</i> Radtke, 1991	x		x		Hongo
	<i>Aurimorpha varia</i> Wisshak <i>et al.</i> , 2008	x	x			Desconocido
	Morfo esférico				x	Cianobacteria ?

		Presencia exclusiva en los yacimientos pleistocenos			
		AE	BA	DE	Productor
Fotoautótrofos	<i>Scolecia serrata</i> Radtke, 1991	x			Bacteria
	<i>Fascichnus parvus</i> (Radtke, 1991)	x			Cianobacteria
Heterótrofos	<i>Saccomorpha stereodiktyon</i> Golubic <i>et al.</i> , 2014	x			Hongo
	Morfo piriforme		x		Desconocido

Tabla 8.1: Icnotaxones exclusivos de las muestras estudiadas del Plioceno y del Pleistoceno. AE: Alt Empordà, BL: Baix Llobregat, BE: Baix Ebre, M: cuencas de Águilas y Cope (Murcia); BA: Blanes, DE: Delta de l'Ebre.

En la tabla 8.2 se indica la distribución geológica de las distintas microtrazas estudiadas, en base a la bibliografía consultada (X), los datos proporcionados concretamente por Glaub & Vogel (2004) (G), en cuyo trabajo aparece el listado más actualizado de distribución de microperforaciones, y, por último, los datos recabados en la elaboración de esta memoria (A). Como resulta evidente, todas las trazas excepto una están documentadas en el Cuaternario (incluidas las actuales) mientras que la información en el registro fósil es relativamente limitada para la mayoría. Sin embargo, se aprecia la extraordinaria larga duración de algunas icnoespecies: 1 documentada desde el Precámbrico (el 3,3%), 13 ya durante el Paleozoico (el 43,3%), y 3 desde el Triásico (el 9,9%). Se observa que todas las icnoespecies estudiadas han sido citadas en el Cuaternario, excepto *Aurimorpha varia*. Esta forma ha aparecido por primera vez ahora en materiales del Plioceno, pero tampoco está presente en las muestras del Pleistoceno. Este dato vendría a dar más soporte a la idea de que el productor o productores de la icnoespecie se habrían extinguido antes del Cuaternario. En la tabla se ha sombreado en rojo las trazas que aparecen por primera vez en el Plioceno (9) y/o en el Pleistoceno (2).

Iconotaxones	Proterozoico	Cámbrico	Ordovícico	Silúrico	Devónico	Carbonífero	Permico	Triásico	Jurásico	Cretácico	Paleógeno	Neógeno	Cuaternario
<i>Scolecia filosa</i> Radtke, 1991			XG	XG	X	XG	G	G	G	G	XG	AXG	AXG
<i>Scolecia serrata</i> Radtke, 1991						X					XG	XG	AXG
<i>Fascichnus dactylus</i> (Radtke, 1991)			XG			X	XG	G	G	G	XG	AXG	XG
<i>Fascichnus frutex</i> (Radtke, 1991)	X		G	G		X	G	G	G	G	XG	AX	XG
<i>Fascichnus parvus</i> (Radtke, 1991)											XG		AXG
<i>Planobola macrogota</i> Schmidt, 1992			X	X	X	X	X	XG	X	X	X	A	X
Morfo esferoidal													A
<i>Ichnoreitculina elegans</i> (Radtke, 1991)			XG	G	G	XG	G	G	G	XG	XG	AXG	AXG
<i>Rhopalia catenata</i> Radtke, 1991						X		XG	G	G	XG	AXG	XG
<i>Rhopalia clavigera</i> Golubic & Radtke, 2008											X	A	X
<i>Cavernula pediculata</i> Radtke, 1991								XG	XG	XG	XG	AXG	AXG
<i>Saccomorpha clava</i> Radtke, 1991			XG		G	XG			XG	G	XG	AXG	AXG
<i>Saccomorpha globata</i> n.sp.												A	A
<i>Saccomorpha stereodiktikon</i> Golubic et al., 2014								X			X		AX
<i>Saccomorpha terminalis</i> Radtke, 1991			X		X	X		XG	G		XG	AG	G
<i>Planobola radicata</i> Schmidt, 1992								XG	X	G		A	AX
<i>Polyactina araneola</i> Radtke, 1991				XG			XG	XG	G	G	XG	A	AXG
<i>Flagrichnus bailulus</i> Wisshak & Porter, 2006											X	AX	AX
<i>Flagrichnus profundus</i> Wisshak & Porter, 2006											X	AX	AX
<i>Flagrichnus pulchra</i> Bromley et al., 2007									XG			AXG	AXG
<i>Ertobia mikra</i> Wisshak, 2008							XG					AX	AX
<i>Ertobia nana</i> Wisshak, 2008										X	X	A	AX
<i>Iramena Boeckschoten</i> , 1970											X	AX	AX
<i>Orthogonum lineare</i> Glaub, 1994			X	X		G			G	G	G	AX	AXG
<i>Orthogonum spinosum</i> Radtke, 1991						XG		XG			XG	AX	AXG
<i>Orthogonum tubulare</i> Radtke, 1991									XG	XG	XG	AX	AXG
<i>Aurimorpha varia</i> Wisshak et al., 2008				X		X					X	A	A
Morfo dendroide												A	A
Morfo piriforme													A
Morfo en forma de ocho												A	A

Tabla 8.2: Distribución estratigráfica de los iconotaxones identificados: G: Datos basados en Glaub & Golubic (2004); X: Datos basados en la bibliografía consultada; A: Datos obtenidos a partir de la presente memoria. En sombreado se resaltan aquellos iconotaxones que se citan por primera vez en el Neógeno y/o en el Cuaternario.



## 8. CONCLUSIONES

Las perforaciones producidas por microorganismos endolíticos (bacterias, algas, hongos, entre otros) se vienen utilizando en el registro fósil para la interpretación paleoambiental de medios marinos. Las características particulares de estos organismos y de sus trazas permiten identificar zonas fóticas, que a su vez se pueden relacionar con la paleobatimetría relativa. En general, los organismos fotoautótrofos precisan de aguas más o menos iluminadas para realizar sus actividades vitales, mientras que los heterótrofos son independientes de la luz al no realizar la función clorofílica. Además, algunas microperforaciones o asociaciones de ellas se utilizan como indicadores paleotermométricos. En la presente memoria se han estudiado mediante técnicas de microscopía electrónica las trazas de microperforación presentes en conchas de moluscos y braquiópodos procedentes de yacimientos pliocenos y pleistocenos de las costas del Mediterráneo occidental.

El primer caso se ha basado en las perforaciones presentes en conchas de bivalvos (*Neopycnodonte cochlear*, *Ostrea lamellosa* y *Aequipecten scabrella*) y braquiópodos (*Terebratulina calabra* y *Megerlia truncata*) epibentónicos recolectados en cinco cuencas marinas pliocenas de la costa mediterránea española (Alt Empordà, Baix Llobregat, Baix Ebre, Cope y Águilas). El segundo ejemplo ha analizado las microtrazas presentes en conchas de bivalvos endo (*Arctica islandica* y *Glossus humanus*) y epibentónicos (*Chlamys islandica* y *Pseudamussium septemradiatum*) procedentes de los yacimientos submarinos würmienses (Pleistoceno Superior) de la costa catalana (Cap de Creus, Palamós, Blanes y Delta de l'Ebre).

En total se han identificado 30 icnoespecies distintas, de las cuales 26 aparecen en los depósitos pliocenos (9 icnotaxones atribuidos a la actividad de organismos fotoautótrofos y 17 a la de heterótrofos) y 22 en el Pleistoceno (5 de fotoautótrofos y 17 de organismos heterótrofos). El 60% de las formas identificadas son comunes para las conchas de ambos periodos. Todas estas icnoespecies se han descrito, figurado y comentado ampliamente.

*Saccomorpha clava* es la icnoespecie más abundante en todos los yacimientos pleistocenos; en los pliocenos, el protagonismo queda más repartido si bien *S. clava* e *Ichnoreticulina elegans* constituyen las formas más relevantes. Taxones propios en principio de aguas frías, como por ejemplo *Fascichnus baiulus*, se encuentran tanto en

el Plioceno como en el Pleistoceno estudiados, lo cual plantea dudas sobre las preferencias termométricas reales de sus productores.

Se ha nominado una icnoespecie nueva para la ciencia, *Saccomorpha globata* n. isp., y se proponen otros 3 morfos susceptibles de representar nuevos icnotaxones (morfo esferoidal, morfo piriforme y morfo en forma de ocho). La escasez o mala conservación del material ha impedido su nominación formal.

Se citan por primera vez 6 microperforaciones (*Planobola macrogota*, *Rhopalia clavigera*, *Planobola radicans*, *Polyactina araneola*, *Entobia nana*, *Aurimorpha varia*) en depósitos del Plioceno. Además, la nueva icnoespecie *Saccomorpha globata* se ha identificado en material plioceno y en él también se ha identificado los morfos dendroide, esferoidal y en forma de ocho.

En el Pleistoceno se describen por primera vez la nueva icnoespecie *Saccomorpha globata* y los morfos dendroide, en forma de ocho y piriforme.

En las conchas del Plioceno se han hallado 8 icnoespecies no presentes en las del Pleistoceno, entre las que destacan las fotoautótrofas (5) frente a las heterótrofas (3). Las formas fotoautótrofas están especialmente presentes en los yacimientos de Prat d'En Cervera (Vilacolum) y Els Olivets, los niveles más a techo de la serie pliocena y, por tanto, también los más litorales. La cuenca que ha librado mayor número de icnotaxones exclusivos es el Alt Empordà (7/8).

Las muestras del Pleistoceno sólo presentan 4 icnotaxones exclusivos, 2 de fotoautótrofos y 2 de heterótrofos. Estas formas se concentran en los yacimientos submarinos del Alt Empordà (concretamente, en el de Cap de Creus), mientras que en Blanes sólo hay una forma exclusiva del Pleistoceno y en el Delta de l'Ebre, ninguna.

Se ha tenido en consideración la influencia de los factores tafonómicos en la conservación de las conchas, en especial el papel del transporte *post-mortem*, que podría condicionar las condiciones de iluminación en las que fueron perforadas las conchas. Este transporte puede ser más o menos significativo para las conchas que afloran sobre el fondo marino. En el caso de las muestras pliocenas, las señales tafonómicas y la información disponible a partir de los diversos estudios paleontológicos previos indican un transporte nulo o muy reducido. Sin embargo, el material pleistoceno estudiado muestra signos de transporte más o menos acusado. Sólo las valvas cerradas que se dragaron en el Delta de l'Ebre indicarían con seguridad un grado bajo o nulo de transporte bioestratinómico, y seguramente un enterramiento rápido. Entonces, para el

primer caso las microperforaciones indicarían con casi total seguridad las condiciones de iluminación en el mismo lugar donde vivieron las entidades paleobiológicas. En el caso del Pleistoceno, hay una cierta probabilidad de que las conchas fueran perforadas en parte o totalmente fuera del hábitat de esos bivalvos. Es importante, por tanto, tener en cuenta estos factores en el momento de las interpretaciones paleoambientales.

La presencia de perforaciones producidas por fotoautótrofos en las conchas pleistocenas es remarcable porque permiten descartar que fuesen producidas, por ejemplo, por bioerosionadores actuales ya que las profundidades a las que se ha dragado todo el material no son susceptibles de recibir radiación solar. De hecho, aunque diversas, las microperforaciones atribuibles a fotoautótrofos aparecen muy esporádicamente en los materiales pleistocenos. Sólo *Scolecia filosa* es abundante en conchas de *Pseudamussium septemradiatum* de Cap de Creus e *Ichnoreticulina elegans* en valvas de *Chlamys islandica* de Palamós. Aunque también presentes en valvas de *Arctica islandica*, estas perforaciones son más abundantes en bivalvos epibentónicos (*Chlamys* y *Pseudamussium*), y están ausentes en conchas de *Arctica* (bivalvo endobentónico) tanto de Palamós como del Delta de l'Ebre. En conjunto, las microperforaciones porcentualmente más abundantes son *Saccomorpha clava*, *S. stereodiktyon*, *Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra* (atribuidas a heterótrofos). En este caso, no hay diferencias entre bivalvos huéspedes, endo o epibentónicos.

En ambos ejemplos se han aplicado las zonaciones batimétricas propuestas por diversos autores a partir de microperforaciones o asociaciones de ellas para la determinación de las profundidades relativas a las cuales se habrían producido. Teniendo en cuenta los factores tafonómicos para matizar las interpretaciones, en general las asociaciones indican aguas relativamente bien iluminadas para los depósitos pliocenos (en los que la escasez puntual de fotoautótrofos obedecería más a factores como las zonas de sombra en coquinas de ostras, por ejemplo, como sería el caso de Prat d'En Cervera o Sant Onofre) y algo menos para los pleistocenos (desde un medio eufótico superficial en Cap de Creus hasta una zona afótica para el Delta de l'Ebre).

La abundancia de muestras recolectadas en los depósitos pleistocenos ha permitido la aplicación por primera vez en el registro fósil de índices ecológicos (de diversidad, de afinidad) para la cuantificación y comparación entre las distintas localidades y/o substratos esqueléticos. De las tablas de los índices de afinidad en *Arctica islandica* se puede observar que 4 microperforaciones (*Saccomorpha clava*, *Flagrichnus baiulus*,

*Semidendrina pulchra* y *Entobia mikra*) son comunes a las 4 localidades consideradas. *Saccomorpha clava* se caracteriza por tener un rango batimétrico muy amplio y aparece tanto en aguas disfóticas como afóticas, igual como *Entobia mikra*. *Flagrichmus baiulus* y *Semidendrina pulchra* son trazas propias de aguas frías, así que su presencia indica temperaturas bajas en el mar en las 4 zonas estudiadas. En general, los índices de afinidad son elevados entre las zonas, especialmente entre Delta de l'Ebre y Cap de Creus o Palamós. Los resultados de icnodiversidad dan índices elevados en todos los casos.

La metodología utilizada para la preparación de las muestras ha seguido los protocolos estandar propuestos en la literatura. Sin embargo, diversos incidentes acaecidos a lo largo del procedimiento han llevado a proponer alguna modificación en las proporciones de reactivos y resinas para evitar reacciones inesperadas (ebullición de la resina, falta de consolidación, procesos demasiado largos).

## **BIBLIOGRAFIA**

**A**

- Acker, K.L., Risk, M.J. 1985. Substrate destruction and sediment production by the boring sponge *Cliona caribbaea* on Grand Cayman Island. *Journal of Sedimentary Petrology*, 55: 705-711.
- Aguirre, J. 2009. Briozoos. En: Martínez Chacón, M. L., Rivas P. (eds.) *Paleontología de invertebrados*: 419-446.
- Aguirre, J., Belaústegui, Z., Domènech, R., de Gibert, J.M., Martinell, J. 2014. Snapshot of a lower Pliocene *Dendropoma* reef from Sant Onofre (Baix Ebre Basin, Tarragona, NE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 395: 9-20.
- Agustí, J., 1985. Roedores y lagomorfos (Mammalia) del Plioceno de San Onofre (BaixEbre, NE de España). *Paleontologia i Evolució*, 19: 57-60.
- Agustí, J., Anadón, P., Julià, R., 1983. Nuevos datos sobre el Plioceno del Baix Ebre. Aportación a la correlación entre las escalas marina y continental. *Acta Geológica Hispánica*, 18: 123-130.
- Agustí, J., Domènech, R., Julià, R., Martinell, J. 1990. Evolution of the Neogene Basin of Empordà (NE Spain). *Paleontologia i Evolució, Memòria Especial*, 2: 251-268.
- Al-Thukair, A. A. 2002. Effect of oil pollution on euendolithic cyanobacteria of the Arabian Gulf. *Environmental Microbiology*, 4: 125-129.
- Almera, J. 1894. Descripción de los terrenos pliocénicos de la cuenca del Bajo Llobregat y llano de Barcelona. *Mapa Geológico de la Provincia de Barcelona*: 354 pp.
- Almera, J., Bofill, A. 1898. Moluscos fósiles recogidos en los terrenos pliocenos de Cataluña. Descripciones y figuras de las formas nuevas y enumeración de todas las encontradas en dichos yacimientos. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, 24: 1-222.
- Alve, E. 1991. Benthic foraminifera reflecting heavy metal pollution in Sørkjord, Western Norway. *Journal of Foraminiferal Research*, 34, 1641-1652.
- Alve, E. 1995. Benthic foraminifera response to estuarine pollution, a review. *Journal of Foraminiferal Research*, 25, 190-203.
- Anagnostidis, K., Pantazidou, A., 1988. Endolithic cyanophytes from the saline thermal springs of Aedipsos, Hellas (Greece). *Algolog. Stud./Arch. Hydrobiol.* 50-53(Suppl.): 555-559.
- Arasa, A. 1990. El Terciario del Baix Ebre: aportaciones estratigráficas y sedimentológicas. *Acta Geológica Hispánica*, 25: 271-288.
- Arko-Pijevac, M., Benac, Č., Kovačić, M., Kirinčić, M. 2001. A submarine cave at the Island of Krk (North Adriatic Sea). *Natura Croatica*, 10(3): 163-184.
- Armynot du Châtelet, E., Debenay, J. P., Saulard, R. 2004. Foraminiferal proxies for pollution monitoring in moderately polluted harbors. *Environmental Pollution*, 127: 27-40.
- Axmann, D., Mikuláš, R., Wisshak, M. 2010. Mikroskopická vrtba *Planobola* macrogota Schmidt, 1992 v bioklastech z miocenních sedimentů - možný důkaz mělkomořského prostředí na Českotřebovsku. *Zprávy o geologických výzkumech. Roč.:93-96*.

**B**

- Balog S.J. 1996. Boring thallophytes in some Permian and Triassic reefs: Bathymetry and bioerosion. *En: Reitner J, Neuweiler F, Gunkel F (eds) Global and regional controls on biogenic sedimentation.- I. Reef evolution. Research Reports. Göttinger Arb. Geol. Paläont., 2: 305-309.*
- Balog S.J. 1997. Mikroendolithen im Capitan Riff Komplex (New Mexico, USA). *Courier Forschinst Senckenberg, 201: 47-55.*
- Banta, W.C., Perez, F.M., Santagata, S. 1995. A setigerous collar in *Membranipora chesapeakeensis* n. sp. (Bryozoa): implications for the evolution of cheilostomes from ctenostomes. *Invertebrate Biology, 114: 3-88.*
- Barbaza, Y. 1971. Morphologie des secteurs rocheux du littoral catalan septentrional. *Mémoires et Documents, 2: 1-152.*
- Bardají, T., Silva, P., Goy, J.L., Zazo, C., Dabrio, C., Civis, J. 1999. Recent evolution of the Aguilas Arc Basins (SE, Spain): Sea-level record and neotectonics. Subcomision on Mediterranean and Black sea Shorelines. *M.B.S.S. Newletters, 21: 21-26.*
- Berger, W.H. 1990. The younger dryas cold spell--a quest for causes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Global and Planetary Change Section), 89: 219-327.*
- Beuck, L., Freiwald, A. 2005. Bioerosion patterns in a deep-water *Lophelia pertusa* (Scleractinia) ticket (Propeller Mound, northern Porcupine Seaboght). *En: Freiward A., Roberts JM (eds.) Old-water Corals and Ecosystems. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 915-936.*
- Beuck, L., Vertino, A., Stepina, E., Karoleczak M., Pfannkuche, O. 2007. Skeletal response of *Lophelia pertusa* (Scleractinia) to bioeroding sponge infestation visualised with micro-computed tomography. *Facies, 53: 157-176.*
- Beuck, L., Wisshak, M., Munnecke, A., Freiwald, A., 2008. A giant boring in a Silurian stromato- poroid analysed by computer tomography. *Acta Palaeontologica Polonica, 53: 149-160.*
- Beuck, L., Freiwald, A., Taviani, M. 2009. Spatiotemporal bioerosion patterns in deep-water scleractinians from off Santa Maria di Leuca (Apulia, Ionian Sea). *Deep-Sea Research II, 57: 458-470.*
- Blissett, D.J., Pickerill, R.K. 2007. Systematic ichnology of microborings from the Cenozoic White Limestone Group, Jamaica, West Indies. *Scripta Geologica, 134: 77-108.*
- Boekschoten, G.J. 1966. Shell boring of sessile epibiontic organisms as Palaeoecological guides (with examples from the Dutch coas). *Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 2: 333-379.*
- Boekschoten, G.J. 1970. On bryozoan boring from the Damian at Fakse, Denmark. *En: Crimes, T.P., Harper, J.C. (eds.) Trace fossils. Geological Journal Special Issue. 3: 43-48.*
- Boyle, E. A. 1981. Cadmium, zinc, copper, and barium in foraminifera tests. *Earth and Planetary Science Letters, 53: 11-35.*
- Brébion, P., Lauriat-Rage, A., Pajaud, D., Pouyet, S., Roman, J. 1978. Les faunes pliocènes des environs d'Aguilas (provinces d'Almeria et de Murcia, Espagne

méridionale). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle* 511, Sciences de la Terre 68: 55-76.

Bromley, R. G. 2005. Preliminary study of bioerosion in the deep-water coral *Lophelia*, Pleistocene, Rhodes, Greece *En: Freiward A., Roberts JM (eds.) Old-water Corals and Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 895-914.

Bromley, R. G., D'Alessandro, A. 1984. The ichnogenus *Entobia* from the Miocene, Pliocene and Pleistocene of southern Italy. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 90: 227-296.

Bromley, R.G., Martinell, J. 1990. *Centrichnus*, new ichnogenus for centrally patterned attachment scars on skeletal substrates. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 38: 243-252.

Bromley, R.G., Wisshak, M., Glaub, I., Botquelen, A. 2007. Ichnotaxonomic Review of Dendriniform Boring Attributed to Foraminiferans: *Semidendrina* igen. Nov. *En: Miller III, W. (de.) Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam: 518-530.

Budd, D.A., Perkins, R.D. 1980. Bathymetric zonation and paleoecological significance of micronorings in Puerto Rican shelf and slope sediments. *Journal of sedimentary Petrology*, 50: 881-903.

Bundschuh, M. 2000. *Silurische Mikrobohrspuren, ihre Beschreibung und Verteilung in verschiedenen Faziesräumen (Schweden, Litauen, Großbritannien und U.S.A.)*. Tesis Doctoral, Johann Wolfgang Goethe Universität, Frankfurt am Main: 129 pp.

## C

Canals, M., Casamor, J.L., Lastras, G., Monaco, A., Acosta, J., Berne, S., Loubrieu, B., Weaver, P.P.E., Grehan, A., Dennielou, B. 2004. The role of canyons in strata formation. *Oceanography* 17: 80-91.

Canals, M., Puig, P., De Madron, X.D., Heussner, S., Palanques, A., Fabres, J. 2006. Flushing submarine canyons. *Nature*, 444(7117): 354-357.

Carreiro-Silva, M., McClanahan, T.R., Kiene, W.E. 2005. The role of inorganic nutrients and herbivory in controlling microbioerosion of carbonate substratum. *Coral Reef*, 24: 214-221.

Carreiro-Silva, M., McClanahan, T.R., Kiene, W. E. 2009. Effects of inorganic nutrients and organic matter on microbial euendolithic community composition and microbioerosion rates. *Marine Ecology Progress Series*, 392: 1-15.

Carreiro-Silva, M., Kiene, W.E., Golubic, S., McClanahan, T.R. 2012. Phosphorus and nitrogen effects on microbial euendolithic communities and their bioerosion rates. *Marine Pollution Bulletin*, 64: 602-613.

Cavaliere, A.R., Alberte R.S. 1970. Fungi in animal Shell Fragments. *The journal of the Mitchell Society*: 203-206.

Cerulli-Irelli, S. 1908. Fauna malacologica mariana. Parte seconda: Leptonidae, Galeommidae, Cardiidae, Chamidae, Cyprinidae, Veneridae. *Paleontographia Italica*, 14: 1-63.

Chazottes, V., Cabrioch, G., Golubic, S., Radtke, G. 2009. Bathymetric zonation of modern microborers in dead coral substrates from New Caledonia – Implications for

- paleodepth reconstructions in Holocene corals. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 280: 456-468.
- Cherchi, A., Schroeder, R. 1991. Perforations branchues dues à des Foraminifères cryptobiotiques dans des coquilles actuelles et fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences* (2), 312: 111-115.
- Cherchi, A., Da Pelo, S., Ibba, A., Mana, D., Buosi, C., Floris, N. 2009. Benthic foraminifera response and geochemical characterization of the coastal environment surrounding the polluted industrial area of Portovesme (South-Western Sardinia, Italy). *Marine Pollution Bulletin*, 59: 281-296.
- Cherchi, A., Buosi, C., Zuddas, P., De Giudici, G. 2012. Bioerosion by microbial euendoliths in benthic foraminifera from heavy metal-polluted coastal environments of Portovesme (south-western Sardinia, Italy). *Biogeosciences*, 9: 4607-4620.
- Civis, J. 1975. *Estudio de los Foraminiferos del Plioceno del NE de España*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca.
- Civis, J. 1977. Los Foraminiferos pliocénicos de Papiol (Barcelona), significación paleoecológica y paleogeográfica. *Studia Geologica XIII*: 7-30.
- Coccioni, R., Marsili, A., Venturati, A. 2003. Foraminiferi e stress ambientale. En: Coccioni, R. (ed.) *Verso la gestione integrata della costa del Monte San Bartolo: risultati di un progetto pilota*. Quaderni del Centro di Geobiologia dell'Università degli Studi di Urbino, 1: 99-118.
- Coccioni, R., Frontalini, F., Marsili, A., Troiani, F. 2005. Foraminiferi bentonici e metalli in traccia: implicazioni ambientali. En: Coccioni, R. (ed.) *La dinamica evolutiva della fascia costiera tra le foci dei fiumi Foglia e Metauro: verso la gestione integrata di una costa di elevato pregio ambientale*. Quaderni del Centro di Geobiologia dell'Università degli Studi di Urbino, 3: 57-92.

## **D**

- De Renzi, M., Martinell, J. 1979. Application of the taxonomic diversity and others quantitative methods to the paleoecological studies of the Pliocene deposits of Emporda (Catalunya, Spain). *Tertiary Research* 2: 135-147.
- Debenay, J.P., Geslin, E., Eichler, B.B., Duleba, W., Sylvestre, F., Eichler, P. 2001. Foraminiferal assemblages in a hypersaline lagoon Araruama (RJ) Brazil. *Journal of Foraminiferal Research*, 31: 133-151.
- Debenay, J.P., Millet, B., Angelidis, M.O. 2005. Relationships between foraminiferal assemblages and hydrodynamics in the Gulf of Kalloni, Greece. *Journal of Foraminiferal Research*, 35: 327-343.
- DeGeest, A. L., Mullenbach, B. L., Puig, P., Nittrouer, C. A., Drexler, T. M., Durrieu de Madron, X., Orage, D. L. 2008. Sediment accumulation in the western Gulf of Lions, France: the role of Cap de Creus canyon in linking shelf and slope sediment dispersal systems. *Continental Shelf Research*, 28: 2031-2047.
- Denoyelle, M., Geslin, E., Jorissen, F.J., Cazes, L., Galgani, F. 2012. Innovative use of foraminifera in ecotoxicology: A marine chronic bioassay for testing potential toxicity of drilling muds. *Ecological Indicators*, 12: 17-25.
- Dierick, M., Cnudde, V., Masschaele, B., Vlassenbroeck, J., Van Hoorebeke, L., Jacobs, P. 2007. Micro-CT of fossils preserved in amber. *Nuclear Instruments and Methods*

*Physics Research Section. A*, 580: 641-643.

Di Salvo, L.H. 1969. Isolation of bacteria from the corallum of *Porites lobata* (Vaughn) and its possible significance. *American Zoologist*, 9: 735-740.

Domènech, R. 1983. *Els bivalves del Pliocè de l'Empordà. Sistemàtica i Paleoecologia*. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona, 482 pp.

Domènech, R., Martinell, J. 1980. Contribució al conocimiento de la fauna malacològica sumergida del Würm del litoral gerundense. *Comunicaciones Primer Congreso Nacional de Malacología*, Sociedad Española de Malacología, Madrid: 13-23.

Domènech, R., Martinell, J. 1982. Fauna malacològica submergida del Würm del litoral gironí. Descriptiva y sistemàtica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 46 (Geologia 3): 31-60.

Domènech, R., Julià, R., Martinell, J., Serra, J. 1982. Puntualizaciones sobre el Würm del litoral de Girona (España). *Bolletino Malacologico*, XVIII(9-12): 285-290.

Durán, R., Canals, M., Lastras, G., Micallef, A., Amblàs, D., Pedrosa-Pàmies, R., Sanz, J.L. 2013. Sediment dynamics and post-glacial evolution of the continental shelf around the Blanes submarine canyon head (NW Mediterranean). *Progress in Oceanography*, 118: 28-46.

Durán, R., Canals, M., Sanz, J.L., Lastras, G., Amblas, D., Micallef, A. 2014. Morphology and sediment dynamics of the northern Catalan continental shelf. *Geomorphology*, 204: 1-20.

## **E**

Emig, C.C., Geistdoerfer, P. 2004. The Mediterranean deep-sea fauna: historical evolution, bathymetric variations and geographical changes. *Notebooks on Geology*, 2004/1: 1-10.

Encinas, A., Martinell, J. 1992. Braquiópodos del Plioceno del Empordà (Catalunya). *Actas III Congreso Geológico de España*, I: 501-505.

Eriksson, M.E., Terfelt, F. 2012. Exceptionally preserved Cambrian trilobite digestive system revealed in 3D by synchrotron-radiation X-ray tomographic microscopy. *PLoS ONE* 7(4): e35625. doi 10.1371/journal.pone.0035625.

## **F**

Fleta, J., Arasa, A., Escuer, J. 1991. El Neógeno del Empordà y Baix Ebre (Catalunya): estudio comparativo. *Acta Geológica Hispánica* 26: 159-171.

Försterra, G., Beuk, L., Häussermann, V., Freiwald, A. 2005. Shallow-water *Desmophyllum dianthus* (Scleractinia) from Chile: characteristics of the biocoenoses, the bioeroding community, heterotrophic interactions and (paleo)-bathymetric implications. In: Freiwald A, Roberts JM (eds.) *Cold-water Corals and Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 77: 937-977.

Foster, W.J., Armynot du Châtelet, E., Rogerson, M. 2012. Testing benthic foraminiferal distributions as a contemporary quantitative approach to biomonitoring estuarine heavy metal pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 64: 1039-1048.

Fredj, G., Falconetti, C., 1977. Sur la présence d'Algues filamenteuses perforantes dans le test des *Gryphus virtreus* (Born) (Brachiopodes, Térébratulidés) de la limite

inférieure du plateau continental méditerranéen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, D 284: 1167-1170.

Froget, C., Thommeret, J., Thommeret, V. 1972. Mollusques septentrionaux en Méditerranée occidentale: datation par le 14C. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 12: 285-293.

Frontalini, F., Coccioni, R. 2011. Benthic foraminifera as bioindicators of pollution: A review of Italian research over the last three decade. *Revue de Micropaléontologie*, 54: 115-127.

Frontalini, F., Buosi, C., Da Pelo, S., Coccioni, R., Cherchi, A., Bucci, C. 2009. Benthic foraminifera as bio-indicators of trace element pollution in the heavily contaminated Santa Gilla lagoon (Cagliari, Italy). *Marine Pollution Bulletin*, 58: 858-877.

## G

García-Pichel, F. 2006. Plausible mechanisms for the boring on carbonates by microbial phototrophs. *Sedimentary Geology*, 185: 205-213.

García-Ramos, D. 2006. Nota sobre Terebratulinae del Terciario de Europa y su relación con los representantes neógenos del sureste español. *Boletín de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana*, 5: 23-83.

Gektidis, M., Dubinsky, Z., Goffredo, S. 2007. Microendoliths of the Shallow Euphotic Zone in open and shaded habitats at 30 N-Eilat, Israel-paleoecological implications. *Facies*, 53: 43-55.

Genise, J.F., 2004. Fungus trace in wood: a rare bioerosional item. *En: Buatois, L.A., Mángano, M.G. (eds.) Ichnia 2004, First International Congress on Ichnology, Trelew, Patagonia, Argentina, Abstract Book: 37.*

Gibert, J.M. de 1996. Icnologia de les conques marines pliocenes del marge Nordoccidental de la Mediterrània. *Tesis Doctoral*, Universitat de Barcelona.

Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1992. Principales estructuras biogénicas en el Plioceno marino de la Cuenca del Baix Llobregat (Catalunya). *Geogaceta*, 12: 104-105.

Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1993. Controles paleoambientales sobre la distribución de las paleoicnocenosis en el estuario plioceno del Baix Llobregat (Barcelona, Catalunya). *Revista Española de Paleontología*, 8(2): 140-146.

Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1997. Trace fossil assemblages and their palaeoenvironmental significance in the Pliocene marginal marine deposits of the Baix Ebre (Catalonia, EN Spain). *Géologie Méditerranéenne XIII(3/4): 211-226.*

Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1998. Ichnofabrics of the Pliocene marginal marine basins of the Northwestern Mediterranean. *Revista de la Sociedad Geológica de España* 11(2): 43-56.

Gibert, J.M. de, Martinell, J. 1999. Proximal-distal variations of trace fossil assemblages in a Pliocene ria, Baix Llobregat, Northeastern Spain. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 12(2): 209-214.

Gibert, J.M. de, Martinell, J., Domènech, R. 1998. *Entobia* Ichnofacies in Fossil Rocky Shores, Lower Pliocene, Northwestern Mediterranean. *Palaios*, 13: 476-487.

Gibert, J.M. de, Domènech, R., Martinell, J. 2012. Rocky shorelines. *En: Trace fossils as indicators of sedimentary environments* (Knaust, D., Bromley, R.G., eds.),

- Developments in Sedimentology 64: 441-462. Elsevier.
- Gignoux, M. 1913. Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du Sud et de la Sicilie. *Ann. Univ. Lyon*, 36: 1-195.
- Gignoux, M., Fallot, P., 1922. Le Pliocène marin sur les côtes méditerranéées d'Espagne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 175: 281–283.
- Glaub, I. 1994. Mikrobohrspuren in ausgewählten Ablagerungsräumen des europäischen Jura und der Unterkreide (Klassifikation und Palökologie). *Cour. Forschungsinst. Senckenberg*, 174: 1-324.
- Glaub, I. 1999. Paleobathymetric reconstructions and fossil microboring. *Bulletin of the Geological Society Of Denmark*, 45: 143-146.
- Glaub, I. 2004. Recent and sub-recent microborings from the upwelling area off Mauritania (West Africa) and their implications for palaeoecology. *En: D. McIlroy (ed.) The Application of Ichnology to Palaeoenvironmental and Stratigraphic Analysis*. Geological Society London Special Publications, 228: 63-76.
- Glaub I., Bundschuh, M. 1997. Comparative studies on Silurian and Jurassic/Lower Cretaceous microborings. *Courier Forschinst Senckenberg* 201: 123-135.
- Glaub, I., Königshof, P. 1997. Microborings in conodonts. *Cour. Forschungsinst. Senckenberg*; 201: 137-143.
- Glaub, I., Vogel, K. 2004. The stratigraphic record of microborings. *Fossils Strata*, 51: 126-135.
- Glaub, I., Vogel, K., Gektidis, M. 2001. The role of Modern and Fossil Cyanobacterial Borings in Bioerosion and Bathymetry. *Ichnos*, 8: 185-195.
- Glaub, I., Gektidis, M., Vogel, K. 2002. Microborings from different North Atlantic shelf areas—variability of the euphotic zone extension and implications for paleodepth reconstructions. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 237: 25-37.
- Glaub, I., Golubic, S., Gektidis, M., Radke, G., Vogel, K. 2007. Microborings and Microbial Endoliths: Geological Implications. *En: Miller W. (ed.) Trace Fossils: Concepts, Problems, Prospects*. Elsevier, Amsterdam-Oxford-New York, 28: 368-381.
- Glynn, P.W. 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. *En: Birkeland C. (ed.) Life and Death of Coral Reefs*. New York: Chapman and Hall. 68-95.
- Golubic, S., Radke, G. 2008. The trace *Rhopalia clavigera* isp. n. reflects the development of its maker *Eugomontia sacculata* Kornmann, 1960: *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.) Current Developments in Bioerosion*. Springer, Berlin Heidelberg New York: 95-108.
- Golubic, S., Schneider, J. 1979. Carbonate dissolution- In: biogeochemical cycling of mineral-forming elements. *En: Trudinger P.A., Swaine D.J. (eds.) Biogeochemical Cycling of Mineral-forming Elements*. Elsevier, Amsterdam: 107-129.
- Golubic, S., Schneider, J. 2003. Microbial endoliths as internal biofilms. *En: Krumbein, W.E., Dornieden, T., Volkmann, M. (eds.) Fossil and Recent Biofilms*. Kluwer, Dordrecht: 249-263.
- Golubic, S., Brent, G., Le Campion, T. 1970. Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique. *Lethaia*, 3: 203-209.

Golubic, S., Perkins, R.D., Lukas, K.J. 1975. Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates. *En: Frey, R. W. (ed.). The study of Trace Fossils*, Springer, Berlin: 229-259.

Golubic, S., Friedmann, I., Schneider, J., 1981. The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. *Journal of Sedimentary Petrology*, 51: 475-478.

Golubic, S., Radke, G., Le Campion-Alsumard, T. 2005. Endolithic fungi in marine ecosystems. *Trends in Microbiology*, 13 (5): 229-235.

Golubic, S., Radtke, G., Campbell, S.E., Lee, S.J., Vogel, K., Wisshak, M. 2014. The Complex Fungal Microboring Trace *Saccomorpha stereodiktyon* isp. nov. Reveals Growth Strategy of its Maker. *Ichnos*, 21: 100-110.

Guiry, M.D. 2015. *In: Guiry, M.D., Guiry, G.M. (eds.) AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; accedido el 23 Febrero de 2015.

Günther, A. 1990. Distribution and Bathymetric Zonation of Shell-boring Endoliths in Recent Reef and Shelf Environments: Cozumel, Yucatan (Mexico). *Facies*, 22. 233-262.

## H

Hayward, P.J. 1985. Ctenostome Bryozoans. *Linnean Society Synopses of the British Fauna (New Series)*, 33: 1-169.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan P.D. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (issue 1, art. 4): 1-9. [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. 2006. Paleontological Data Analysis. *Blackwell*, 351 pp.

Heindel, K., Wisshak, M., Westphal, H. 2008. Microbioerosion in Tahitian reefs: a record of environmental change during the last deglacial sea-level rise (IODP 310). *Lethaia*, 10: 1-19.

Heindel, K., Westphal, H., Wisshak, M. 2009. Data report: bioerosion in the reef framework, IODP Expedition 310 off Tahiti (Tiarei, maraa, and Faa sites). *Proceeding Integrated Ocean Drilling Program*, 310: 1-28.

Highsmith R.C. 1981. Lime-boring algae in hermatypic coral skeletons. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 55: 267-281.

Hofmann, A., Martinell, J. 1984. Prey selection by naticid gastropods in the Pliocene of Empordà (Northeast Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie*, 7: 393-399.

Hoffman, E.J. 1985. Distribution patterns of recent microbial endoliths in the intertidal and supratidal zones, Bermuda. *En: Curran, H.A. (Ed.), Biogenic Structures: Their Use in Interpreting Depositional Environments*. Society for Sedimentary Geology, Special Publication., vol. 35, pp. 179-194.

Hofmann, K. 1996. Die mikro-endolithischen Spurenfossilien der borealen Oberkreide Nordwest-Europas. *Geologisches Jahrbuch*, A 136: 1-151.

Hook, J.E., Golubic, S. 1993. Micritic cement in microborings is not necessarily a shallow-water indicator. *Journal of Sedimentary Petrology*, 54 (2): 425-431.

Höhnk, W 1969. Über den pilzlichen Befall kalkiger Hartteile von Meerestieren. *Ber Dt Wiss Komm* 20:129-140.

Hrs-Brenko, M., Legac, M., 2006. Inter- and intra-species relationships of sessile bivalves on the Eastern coast of the Adriatic Sea. *Natura Croatica*, 15: 203-230.

## **J**

Jans, M.E., 2008. Microbial bioerosion of bone-a review. *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.) Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin: 397-413.

Jones, B., Pemberton, S.G., 1987. The role of fungi in the diagenetic alteration of spar calcite. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 24: 903-914.

## **K**

Kidwell, S.M., Bosence, D.W. 1991. Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas. *En: Taphonomy: Allison, P.A., Briggs, D.E.G. (Eds.) Releasing the Data Locked in the Fossil Record. Topics in Geobiology*, 9: 115-209.

Kołodziej, B., Golubic, S., Bucur, I.I., Radtke, G., Tribollet A. 2012. Early Cretaceous record of microboring organisms in skeletons of growing corals. *Lethaia*, 45: 34-45.

Königshof, P., Glaub, I. 2004. Traces of microboring organisms in Palaeozoic conodont elements. *Geobios*, 37: 416-424.

Krings, M., Taylor, T.N., Dotzler, N. 2011. The fossil record of the Peronosporomycetes (Oomycota). *Mycologia*, 103(3): 445-457.

## **L**

Lastras, G., Canals, M., Urgeles, R., Amblas, D., Ivanov, M., Droz, L. 2007. A walk down the Cap de Creus canyon, Northwestern Mediterranean. *Marine Geology* 246: 176-192.

Lea, D.W. 2004. Elemental and isotopic proxies of past ocean temperatures. *En: Elderfield, H., Holland, H.D., Turekian, K.K. (eds.) The Oceans and Marine Geochemistry*. Treatise on geochemistry volume 6, Elsevier, Amsterdam, Heidelberg: 365-390.

Le Campion-Alsumard, T. 1978. *Les Cyanophycées endolithes marines. Systématique, ultrastructure, écologie et biodestruction*. Tesis Doctoral, Université Aix-Marseille II, vol. 1: 198 pp.

Le Campion-Alsumard, T.; Golubic, S. 1985. *Hyella caespitosa* Bornet & Flahault and *Hyella balani* Lehmann (Pleurocapsales, Cyanophyta): a comparative study. *Algological Studies*, 38/39: 119-148.

Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., Hutchings, P. 1995. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia) in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series*, 117:149-157.

Lozano-Francisco, M.C. 1997. *Los bivalvos del Plioceno de la provincia de Málaga*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga: 734 pp.

Lukas, K.J. 1978. Depth distribution and form among common microboring algae from the Florida continental shelf. *Geological Society of America, Abstracts*, 10: 448.

Lukas, K.J., Golubic, S. 1981. New endolithic cyanophytes from the North Atlantic Ocean. I. *Cyanosaccus piriformis* gen. et sp. nov. *Journal of Phycology*, 17: 224-229.

Lukas, K.J., Golubic, S. 1983. New endolithic cyanophytes from the North Atlantic Ocean. II. *Hyella gigas* Lukas & Golubic sp. nov. from the Florida Continental Margin. *Journal of Phycology*, 19: 129-136.

Lüning, K., 1985. Meeresbotanik: Verbreitung, Ökophysiologie und Nutzung der marinen Makroalgen. *Thieme*, Stuttgart: 0-375.

## M

Macintyre, I.G., Prufert-Bebout, L., Reid, R.P. 2000. The role of endolithic cyanobacteria in the formation of lithified laminae in Bahamian stromatolites. *Sedimentology*, 47: 915-921.

Marquina, M.J. 1988. *Estudio de los Gastropoda (Fam. Turridae) del Plioceno del Baix Llobregat, Barcelona*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona: 710 pp.

Martinell, J. 1973. Algunos datos paleoecológicos y tafonómicos de un yacimiento pliocénico del Ampurdán. *Acta Geológica Hispánica*, VIII(2): 16-20.

Martinell, J. 1976. *Estudio de la fauna malacológica (Gastropoda) del Plioceno del Empordà, Girona*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona: 525 pp.

Martinell, J. 1977. Repartición geográfica y estratigráfica de los Gastropoda del Plioceno de l'Empordà (Girona, Catalunya). *Acta Geológica Hispánica*, XII(4/6): 98-102.

Martinell, J. 1982a. Pliocenic shallow marine environments from NE Spain. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 21(2): 303-310.

Martinell, J. 1982b. Echinoid bioerosion from the Pliocene of NE Spain. *Geobios*, 15(2): 249-253.

Martinell, J. 1982c. Borings produced by presumed Pliocene brachiopods from L'Empordà (Catalonia, Spain). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 48 (sec. Geol. 3): 91-97.

Martinell, J. 1985. El Pliocè marí català. Breu síntesi paleontològica. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 50: 213-223.

Martinell, J. 1988. An overview of the marine NE Spanish Pliocene. *Géologie Méditerranéenne*, XV(4): 227-233.

Martinell, J., Domènech, R. 1981. Boring activity of Epibionts in an Early Holocene molluscan fauna of Spanish Catalunya. *Acta Geológica Hispánica*, 16: 145-149.

Martinell, J., Domènech, R. 1982. El Plioceno marino de la margen derecha del río Fluvià (Alt Empordà, Girona). *Estudios Geológicos*, 38: 379-384.

Martinell, J., Domènech, R. 1984. Malacofauna del Plioceno de Sant Onofre (Baix Ebre, Tarragona). *Iberus* 5: 1-27.

Martinell, J., Domènech, R. 1985. Característiques tafonòmiques i paleoecològiques del Pliocè marí de l'Empordà. *Centre d'Investigacions Arqueològiques de Girona*, Ser. monogràfica 6: 1-66.

Martinell, J., Domènech, R. 1986. Actividad bioerosiva en el Plioceno del Empordà (Catalunya). *Paleontologia i Evolució*, 20: 247-251.

Martinell, J., Domènech, R. 1995. Bioerosive structures on the Pliocene rocky shores of Catalonia (Spain). *Revista Española de Paleontología*, 10(1): 37-44.

- Martinell, J., Hoffman, A. 1983. Species duration patterns in the Pliocene gastropod fauna of Empordà (Northeast Spain). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 11: 698-704.
- Martinell, J., Julià, R. 1973. Nuevos datos sobre los yacimientos würmienses del litoral catalán. *Acta Geológica Hispánica*, VIII(3):105-108.
- Martinell, J., Marquina, M.J. 1981. Malacofauna pliocénica de Sant Vicenç dels Horts (Baix Llobregat). *Iberus*, 1: 9-22.
- Martinell, J., Marquina, M.J. 1982. Señales de depredación en los Gastropoda procedentes de un yacimiento pliocénico de Molins de Rei (Barcelona). Implicaciones paleoecológicas. *Acta Geológica Hispánica*, 13(4): 125-128.
- Martinell, J., Pedemonte, F. 1974. Estudio tafonómico del yacimiento de Ventalló, Gerona. *Acta Geológica Hispanica*, IX(2): 42-44.
- Martinell, J., Villalta, J.F. de 1978. Nuevas aportaciones al conocimiento de las formaciones pliocénicas del Alt Empordà, Girona. *Acta Geológica Hispánica*, XIII(1): 25-27.
- Martinell, J., Marquina, M.J., Domènech, R. 1982. Moluscos y crustáceos: una relación traumática. Evidencias en el Plioceno catalán. *Acta Geológica Hispánica*, 17(1-2): 11-19.
- Martinell, J., Domènech, R., Marquina, M.J. 1984. Molluscan assemblages in the North-East Marine Spanish Pliocene. *Annales Géologiques des Pays Helléniques XXX(1/2)*: 35-56.
- Martinell, J., Domènech, R., Villalta, J.F. de 1986. La fauna wurmiana del Delta de l'Ebre. *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, 53: 43-149.
- Martinell, J., Kowalewski, M., Domènech, R. 2012. Drilling predation on serpulid polychaetes (*Ditrupa arietina*) from the Pliocene of the Cope basin, Murcia region, Southeastern Spain. *PLoS ONE*, 7(4): e34576. doi:10.1371/journal.pone.0034576.
- Matias, I., Martinell, J. 1984. Première contribution à la connaissance du nannoplancton calcaire du Pliocène catalan. *Revue de Micropaléontologie*, 27(1): 43-53.
- Mayoral, E. 1988a. Microperforaciones (Tallophyta) sobre bivalvia del Plioceno del Bajo Guadalquivir. Importancia Paleocológica. *Estudios Geológicos*, 44: 301-316.
- Mayoral, E. 1988b. *Pennaticlmus* nov. Icnogen., *Pinaceocladichmus* nov. Icnogen. e *Iramena*. Huellas de bioerosion debidas a bryozoa perforantes (ctenostomata, Plioceno inferior) en la cuenca del bajo Guadalquivir. *Revista Española de Paleontología* (3): 13-22.
- McKinney, M.J., Dewel, R.A. 2002. The ctenostome collar - an enigmatic structure. *En: Wyse Jackson, P.N., Buttler, C.J., Spencer Jones M.E. (eds.) Bryozoan Studies 2001*. Swets & Zeitlinger, Lisse: 191-197.
- McLoughlin, N., Furnes, H., Banerjee, N.R., Staudigel, H., Muehlenbachs, K., de Wit, M., Van Kranendonk, M.J. 2008. Micro-bioerosion in volcanic glass: extending the ichnofossil record to Archaean basaltic crust. *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.) Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin: 371-396.
- Molinu, A.R., Domènech, R., Martinell, J. 2015. Microendoliths in Lower Pliocene Oysters from the Alt Empordà Basin, NW Mediterranean: Paleoenvironmental

Inferences. *Ichnos*, 25: 77-86.

Montenat, C., 1973. *Les formations néogènes et quaternaires du Levant Espagnol (prov. d'Alicante et de Murcia)*. Tesis Doctoral. Université d'Orsay, 1170 pp.

Montenat, C., de Reneville, P., Bizon, G. 1978. Le Néogène des environs d'Aguilas (provinces de Murcia et d'Almería). Cordillères bétiques, Espagne. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 511, Sciences de la Terre 68: 37-54.

Mukai, H., Terakado, K., Reed, C. 1997. Bryozoa. *En: Harrison. F.W. (ed.) Microscopic Anatomy of Invertebrates, Vol. 13, Lophophorates, Entoprocta and Cyclophora*. Wiley-Liss, New York: 45-206.

Muller, E., Löffler, W. 1992. Mykologie. *Thieme, Stuttgart*: 1-367.

Munsel, D., Kramar, U., Dissard, D., Nehrke, G., Berner, Z., Bijma, J., Reichart, G.J., Neumann, T. 2010. Heavy metal incorporation in foraminiferal calcite: results from multi-element enrichment culture experiments with *Ammonia tepida*. *Biogeosciences*, 7: 2339-2350.

## N

Neumann, A.C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of the boring rate of the sponge, *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography*, 54: 92-108.

Nielsen, J.K., Maiboe, J. 2000. Epofix and Vacuum: an easy method to make casts of hard substrates. *Palaentologia Electronica*, 3 (issue 1, art.2): 1-10

Nilsen, J.K.; Hanken, N.M.; Nielsen, J.K., Hansen, K.S. 2006. Biostratigraphy and palaeoecology of the marine Pleistocene of Rhodes, Greece: Scleractinia, Serpulidae, Mollusca and Brachiopoda. *Bulletin of Geosciences*, 81(3): 173-196.

## O

Olempska, E. 2012. Exceptional soft-tissue preservation in boring ctenostome bryozoans and associated "fungal" borings from the Early Devonian of Podolia, Ukraine. *Acta Palaeontologica Polonica*, 57 (4): 925-940.

Olóriz, F., Reolid, M., Rodríguez-Tovar, F.J. 2004. Microboring and taphonomy in Middle Oxfordian to lowermost Kimmeridgian (Upper Jurassic) from the Prebetic Zone (southern Iberia). *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 212: 181-197.

## P

Palanques, A., De Madron, X.D., Puig, P., Fabres, J., Guillén, J., Calafat, A., Canals, M., Heussner, S., Bonnín, J. 2006. Suspended sediment fluxes and transport processes in the Gulf of Lions submarine canyons. The role of storms and dense water cascading. *Marine Geology*, 234 (1-2): 43-61.

Pedersen, S.A. 1994. Population Parameters of the Iceland Scallop (*Chlamys islandica* (Müller) from West Greenland. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 16: 75-87.

Perilli, E., Parkinson, I. H., Reynolds, K. J. 2012. Micro-CT examination of human bone: from biopsies towards the entire organ. *Annali dell'Istituto Superiore di Sanità* Vol. 48 (1): 75-82.

Perkins, R.D., Tsentas, C.I. 1976. Microbial infestation of carbonate substrate planted on the St. Croix shelf, West Indies. *Geological Society of America Bulletin*, 87: 1615-

1628.

Perry, C.T. 1998. Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates. *Sedimentology*, 45: 39-51.

Perry, C.T., Hepburn, L.J. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews*, 86: 106-144.

Perry, C.T., Macdonald, I.A. 2002. Impacts of light penetration on the bathymetry of reef microboring communities: implications for the development of microendolithic trace assemblages. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 186: 101-113.

Plewes, C.R., Palmer, T.J., Haynes, J.R., 1993. A boring foraminiferan from the Upper Jurassic of England and northern France. *Journal of Micropalaeontology*, 12: 83-89.

Pohowsky, R.A. 1978. The boring ctenostomate Bryozoa: taxonomy and paleobiology based on cavities in calcareous substrata. *Bulletins of American Paleontology*, 73: 1-192.

Porter, C.L., Zebrowski, G. 1937. Lime-loving molds from Australian sands. *Mycologia*, 29: 252-257.

Porter, D., Lingle, W.L. 1992. Endolithic thraustochytrid marine fungi from planted shell fragments. *Mycologia*, 84: 289-299.

Prenant, M., Bobin, G. 1956. Bryozoaires, Première Partie. Entoproctes, Phylactolemes, Ctenostomes. *Faune de France*, 60: 1-398.

Priess, K., Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., Gadel, F., Thomassin, B.A., 2000. Fungi in corals: black bands and density-banding of *Porites lutea* and *P. lobata* skeleton. *Marine Biology*, 136, 19-27.

## **R**

Radtke, G. 1991. Die mikroendolithischen Spurenfossilien mi Alt-Tertiar West-Europas und ihre palökologische Bedeutung. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 138: 1-185.

Radtke, G. 1992. Microendolithic Trace Fossils of Paris Basin as Facies Indicators. *En: R.H. Richmond (ed.) Proceedings of the Seventh International Coral Reef Symposium*, Vol. 1. University of Guam Press, UOG Station, Guam.: 419-426.

Radtke, G. 1993. The Distribution of Microborings in Molluscan Shells from Recent Reef Environments at Lee Stocking Island, Bahamas. *Facies*, 29: 81-92.

Radtke, G. 2007. Mikroendolithen in Molluskenschalen aus den Mittleren Pechelbronn-Schichten (Mainzer Becken). *Geol. Abh. Hessen*, 116: 141-155.

Radtke, G., Golubic, S. 2005. Microborings in mollusc shells, Bay of Safaga, Egypt: morphometry and ichnology. *Facies*, 51: 118-134.

Radtke, G., Golubic, S. 2011. Microbial euendolithic assemblages and microborings in intertidal and shallow marin habitats: insight in cyanobacterial speciation. *En: J. Reitner, N., Queric, V. & Arp, G. (eds.): Advances in Stromatolite Geobiology. Lecture Notes in Earth Sciences*, 131: 233-263.

Radtke, G., Le Campion-Alsumard, T., Golubic, S., 1996. Microbial assemblages of the bioerosional “notch” along tropical limestone coasts. *Algological Studies* 83, 469-482.

Radtke, G., Schäfer, P., Blaschek, H., Golubic, S. 2011. Microborings from shallow

marine habitats on both sides of the Panama Isthmus. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, Serie A 113: 245-265.

Raffi, S. 1986. The significance of marine boreal molluscs in the early Pleistocene faunas of the Mediterranean area. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52: 267-289.

Raghukumara, S. 2002. Ecology of the marine protists, the Labyrinthulomycetes (Thraustochytrids and Labyrinthulids). *European Journal of Protistology*, 38 (2): 127-145.

Rahman, I.A., Stewart, S.E., Zamora, S. 2015a. The youngest ctenocystoids from the Upper Ordovician of the United Kingdom and the evolution of the bilateral body plan in echinoderms. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(1): 39-48.

Rahman, I.A., Belaústegui, Z., Zamora, S., Nebelsick, J.H., Domènech, R., Martinell, J. 2015b. Miocene Clypeaster from Valencia (E Spain): Insights into the taphonomy and ichnology of bioeroded echinoids using X-ray micro-tomography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. doi:10.1016/j.palaeo.2015.07.021.

Rémy, R., Chazottes, V., Cabioch, G., Norbert, F., Burr, S.G. 2011. Microborer ichnocoenoses in Quaternary corals from New Caledonia: reconstructions of paleo-water depths and reef growth strategies in relation to environmental changes. *Quaternary Science Reviews*, 30: 2827-2838.

Risk, M.J., McGeachy, J.K. 1978. Aspects of bioerosion of modern Caribbean reefs. *Revista de Biología Tropical*, 26: 85-105.

Robba, E., Ostinelli, F. 1976. Studi paleoecologici sul Pliocene ligure. II - Le tracce degli organismi epibionti sui Molluschi pliocenici di Albenga. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, 82(3): 501-578.

Romano, E., Bergamin, L., Ausili, A., Pierfranceschi, G., Maggi, C., Sesta, G., Gabellini, M. 2009. The impact of the Bagnoli industrial site (Naples, Italy) on sea-bottom environment. Chemical and textural features of sediments and the related response of benthic foraminifera. *Marine Pollution Bulletin*, 59: 245-256.

Rosso, A. 2008. *Leptichnus tortus* isp. nov., a new cheilostome etching and comments on other bryozoan-produced trace fossils. *Studi Trentini di Scienze Naturali: Acta Geologica*, 83: 75-85.

Ruggiero, E.T., Raia, P., Buono, G. 2008. Geometric morphometrics species discrimination within the genus *Terebratulina* from the Late Cenozoic of Italy. *Fossils and Strata* 54: 209-217.

## **S**

Sand, W. 1995. Mineralische Werkstoffe. *En: Brill H (ed.) Mikrobielle Materialzerstörung und Materialschutz*. Fischer, Jena: 78-110.

Santos, A., Mayoral, E. 2007. Paleoeología de la malacofauna de bivalvos del Mioceno superior de Cacela (SE Portugal). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 15: 25-49.

Santos, A., Mayoral, E. 2008. Bioerosion versus colonisation on Bivalvia: A case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*, 41:43-59.

Santos, A., Mayoral, E., Silva, C.M. da, Cachão, M., Domènech, R., Martinell, J. 2008. Trace fossil assemblages on Miocene rocky shores of southern Iberia. *En: Current*

*Developments in Bioerosion* (M. Wisshak, L. y Tapanila eds.). Springer Heidelberg, 431-450.

Schlagintweit, F. 2008. Bioerosional structures and pseudoborings from Late Jurassic and Late Cretaceous-Paleocene shallow-water carbonates (Northern Calcareous Alps, Austria and SE France) with special reference to cryptobiotic foraminifera. *Facies*, 54: 377-402.

Schlichter, D., Kampmann, H., Conrady, S. 1997. Trophic and photoecology of endolithic algae living within coral skeletons. *Marine Ecology*, 18: 299-317.

Schmidt, H., 1992. Mikrobohrspuren ausgewählter Faziesbereiche der tethyalen und germanischen Trias (Beschreibung, Vergleich und bathymetrische interpretation). *Frankfurter Geowissenschaftliche arbeiten*, 12: 1-228.

Schneider, J. 1976. Biological and inorganic factors in the destruction of limestone coasts. *Contributions to Sedimentology*, 6: 1-123.

Schneider, J., Le Campion-Alsumard, T., 1999. Construction and destruction of carbonates by marine and freshwater cyanobacteria. *European Journal Phycology*, 34: 417-426.

Schwaha, T., Wood, T.S., Wanninger, A. 2011. Myoanatomy and serotonergic nervous system of the ctenostome *Hislopiya malayensis*: Evolutionary trends in bodyplan patterning of Ectoprocta. *Frontiers in Zoology*, 8: 1-37.

Schöne, B.R. 2013. *Arctica islandica* (Bivalvia): A unique paleoenvironmental archive of the northern North Atlantic Ocean. *Global and Planetary Change*, 111: 199-225.

Seeler, J.S., Golubic, S., 1991. *Iyengariella endolithica* sp. nova, a carbonate boring stigonematalean cyanobacterium from a warm spring-fed lake: nature or culture. *Algological Studies*, 64: 399-410.

Simonetta, A.M, Della Cave, L. 1978. Notes on new and strange Burgess Shale fossils (Middle Cambrian of British Columbia). *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali di Pisa*, A 85: 87-90.

Sitte, P., Weiler, E.W., Kadereit, J.W., Bresinsky, A., Körner, C. 2002. Strasburger - Lehrbuch der Botanik. *Spektrum, Heidelberg Berlin*: 1-1123.

Sutton, M.D., 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 275: 1587-1593.

## T

Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hoszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S. 2006. Applications of x-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. *Applied Physics A*, 83: 195-202.

Tapanila, L., 2008. The medium is the message: imaging a complex microboring (*Pyrodendrina cupra* igen. n., isp. n.) from the early Paleozoic of Anticosti Island, Canada. *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (Eds.) Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin: 123-146.

Tribollet, A., Payri, C. 2001. Bioerosion of the coralline alga *Hydrolithon onkodes* by microborers in the coral reefs of Moorea, French Polynesia. *Oceanologica Acta*, 24(4):

329-342.

Tribollet, A., Golubic, S., Radtke, G. 2011. Bioerosion. *En: Reitner, J., Thiel, V. (eds.) Encyclopedia of Geobiology*. Encyclopedia of Earth Sciences Series, Springer, Berlin: 117-133.

## V

Valle-Hernández, M.F., 1982. *Estudio palinológico del Plioceno del NE de España*. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca: 204 pp.

Van Rooij, D., De Mol, L., Le Guilloux, E., Wisshak, M., Huvenne, V.A.I., Moeremans, R., Henriët, J.P. 2010. Environmental setting of deep-water oysters in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Research*, I 57: 1561–1572.

Verdaguer, A. 1983. La plataforma continental silicico-clástica del Ebro (Mediterráneo Nord-occidental). Un modelo sedimentario. *Unpublished Ph.D. Thesis*. University of Barcelona.

Via, L., Martinell, J., Domènech, R. 1983. Presencia de *Cancer sismondai*, Meyer 1843 (Crustacea, Decapoda) en el Plioceno español. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Geol.)*, 80: 245-254.

Videt, B. 2005. *Dynamique des paleoenvironnements à huitres du Crétacé Supérieur nord-Aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène Andalou (SE Espagne)*. Tesis Doctoral, Université de Rennes: 264 pp.

Viseras, C., Soria, J., Fernández, J. 2004. Cuencas neógenas postorogénicas de la Cordillera Bética. *En: Vera, J. (Edit.), Geología de España*. Instituto Geológico y Minero de España y Sociedad Geológica de España, Madrid: 576-581.

Vogel, K. 1993. Bioeroders in fossil reefs. *Facies*, 28: 109-114.

Vogel, K., Marincovich, L.Jr. 2004. Paleobathymetric implications of microborings in Tertiary strata of Alaska, USA. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 206: 1-20.

Vogel, K., Brett, C.E. 2009. Record of microendoliths in different facies of the Upper Ordovician in the Cincinnati Arch region USA. The early history of light-related microendolithic zonation. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 281: 1-24.

Vogel, K., Golubic, S., Brett, C.E., 1987. Endolith associations and their relation to facies distribution in the Middle Devonian of New York State, U.S.A. *Lethaia*, 20: 263–290.

Vogel, K., Bundschuh, M., Glaub, I., Hofmann, K., Radtke, G., Schmidt, H. 1995. Hard substrate ichnocoenoses and their relations to light intensity and marine bathymetry. *Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie-Abhandlungen*, 195: 49-61.

Vogel, K., Balog, S.-J., Bundschuh, M., Gektidis, M., Glaub, I., Krutschinna, J., Radtke, G., 1999. Bathymetrical studies in fossil reefs, with microendoliths as paleoecological indicators. *Profil*, 16: 181-191.

Vogel, K., Gektidis, M., Golubic, S., Kliene, W.E., Radtke, G. 2000. Experimental studies on microbial bioerosion at Lee Stocking Island, Bahamas and One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia: implications for paleoecological reconstructions. *Lethaia*, 33: 190-204.

Vogel, K., Golubic, S., Brett, C.E. 2006. Microendoliths: early evolution of ichnotaxa

and ichnocoenoses and their ecological tolerances. *En: Abstracts 5<sup>th</sup> International Bioerosion Workshop, Erlangen (Germany): 13-15.*

## W

Waller, T.R. 1980. Scanning electron microscopy of shell and mantle in the order Arcoidea (Mollusca: Bivalvia). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 313: 1-5.

Wefer, G., Berger, W.H., Bijma, J., Fischer, G. 1999. Clues to ocean history: A brief overview of proxies. *En: Fischer, G., Wefer, G. (eds.) Use of Proxies in Paleoceanography*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Barcelona, Hong Kong, London, Milan, Paris, Singapore, Tokyo: 1-68.

Wisshak, M., 2006. High-latitude bioerosion: the Kosterfjord experiment. *Lect. Notes Earth Sci.*, 109: 1-202.

Wisshak, M. 2008a. Two new dwarf *Entobia* ichnospecies in a diverse aphotic ichnocoenosis (Pleistocene/Rhodes, Greece). *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.) Current Developments in Bioerosion*. Erlangen Earth Conference Series. Springer, Berlin: 213-233.

Wisshak, M. 2008b. High-latitude Bioerosion The Kosterfjord Experiment- *Springer*: 1-202.

Wisshak, M., Porter, D. 2006. The New Ichogenus *Flagrichnus-A* Paleoenvironmental Indicator for Cold-Water Settings? *Ichnos*, 13: 135-145.

Wisshak, M. 2012. Microbioerosion: *En: Knaust D., Bromley R. G. (eds.) Trace Fossils as Indicators of Sedimentary Environments*. Developments in Sedimentology, 64. Elsevier, Amsterdam: 213-243.

Wisshak, M., Rüggeberg, A. 2008. Colonisation and bioerosion of experimental substrates by benthic foraminiferans from euphotic to aphotic depths (Kosterfjord, SW Sweden). *Facies*, 52: 1-17.

Wisshak, M., Gektidis, M., Freiwald, A., Lundälv, T. 2005a. Bioerosion along a bathymetrical gradient in a cold-temperate setting (Kosterfjord/SW Sweden): an experimental study. *Facies*, 51: 93-117.

Wisshak, M., Freiwald, A., Lundälv, T., Gektidis, T. 2005b. The Physical niche of the bathyal *Lophelia pertusa* in a non-bathyal setting: environmental control and palaeoecological implications. *En: Freiward, A., Roberts, J.M. (eds.) Old-water Corals and Ecosystems*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg: 979-1001.

Wisshak, M., Seuß, B., Nützel, A. 2008. Evolutionary implications of an exceptionally preserved Carboniferous microboring assemblage in the Buckhorn Asphalt lagerstätte (Oklahoma, USA). *En: Wisshak, M., Tapanila, L. (eds.) Current Developments in Bioerosion*. Springer, Berlin: 21-54.

Wisshak, M., López-Correa, M., Zibrowius, H., Jakobsen, J., Freiwald, A. 2009. Skeletal reorganisation affects geochemical signals, exemplified in the stylasterid hydrocoral *Errina dabneyi* (Azores Archipelago). *Marine Ecology Progress Series*, 397: 197-208.

Wisshak, M., Tribollet, A., Golubic, S., Jakobsen, J., Freiwald, A. 2011. Temperate bioerosion: Ichno- and biodiversity from intertidal to bathyal depths (Azores). *Geobiology*, 9: 492-520.

## Y

Yanko, V., Kronfeld, J., Flexer, A. 1994. Response of benthic foraminifera to various pollution sources: implications for pollution monitoring. *Journal of Foraminiferal Research*, 24: 1-17.

## Z

Zhang, Y., Golubic, S. 1987. Endolithic microfossils (Cyanophyta) from early Proterozoic stromatolites, Hebei, China. *Acta Micropalaeontologica Sinica*, 4: 1-12.

Zebrowski, G. 1936. New genera of Cladochytriaceae. *Annals Missouri Botanical Garden*, 23, 553-564.

Zeff, M.L., Perkins, R.D. 1979. Microbial alteration of Bahamian deep-sea carbonates. *Sedimentology*, 26: 175-201.

## OTRAS FUENTES

Enciclopedia of life (EOL) John D. y Catherine T., fundación MacArthur y fundación Alfred P. Sloan: [eol.org/pages/22400/overview](http://eol.org/pages/22400/overview)

[www.biology-resources.com/drawing-fungi-10-phytophthora.html](http://www.biology-resources.com/drawing-fungi-10-phytophthora.html)