

BIOCONSTRUCCIONES DE *Saccostrea cucullata* BORN, 1778 EN EL PLIOCENO SUPERIOR DE CÁDIZ (SO DE ESPAÑA): IMPLICACIONES PALEOAMBIENTALES Y PALEOCLIMÁTICAS

Julio AGUIRRE

Departamento de Estratigrafía y Paleontología. Facultad de Ciencias, Campus Fuentenueva s/n, Universidad de Granada. 18071. Granada.

Aguirre, J. 1998. Bioconstrucciones de *Saccostrea cucullata* Born, 1778 en el Plioceno Superior de Cádiz (SO de España): implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas. [*Saccostrea cucullata* Born, 1778 bioconstructions in Late Pliocene of Cádiz (SW Spain): palaeoenvironmental and palaeoclimatic implications]. *Revista Española de Paleontología*, **13** (1), 27-36. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

A bioconstruction of *Saccostrea cucullata* Born, which is present in Upper Pliocene deposits of SW Spain (Puerto Real, Cádiz), is described. Oysters are *in situ* preserved and developed in brackish lagoon or interdistributary bay settings related with a delta. The bioconstruction is eastern-westernwards elongated due to a predominant palaeocurrent to the east. Vertical growth and relais-type arrangement of the oysters are interpreted as adaptive strategies against burial or overgrowth by other individuals.

Present-day *S. cucullata* is related with tropical-subtropical mangrooves or coastal cliffs. Its presence in Cádiz and other localities in south Spain suggest two possible explanations: a) *S. cucullata* grew during warmer periods at this latitude due to high-frequency climatic fluctuations after the onset of Northern Hemisphere glaciation, ca. 2.4 Ma. b) *S. cucullata* had wider palaeobiogeographic distribution in the past.

Keywords: *Saccostrea cucullata*, bioconstructions, palaeoenvironments, palaeoclimatology, Late Pliocene, Cádiz (SW Spain).

RESUMEN

En este trabajo se describe una bioconstrucción de *Saccostrea cucullata* Born que aflora en materiales del Plioceno Superior del SO de España (Puerto Real, Cádiz). Las ostras, preservadas *in situ*, crecieron en un ambiente salobre de laguna costera o bahía interdistributaria relacionada con un delta. La bioconstrucción es elongada según una dirección E-O debido a la existencia de una paleocorriente predominante dirigida hacia el E. El crecimiento vertical y el ordenamiento en relevos se interpretan como estrategias para evitar ser enterrados por el sedimento, en substratos lodosos con una elevada tasa de sedimentación, o por otros individuos.

Actualmente, *S. cucullata* aparece en manglares y acantilados costeros tropical-subtropicales. La presencia de esta especie en Cádiz, así como en otras localidades del sur de España, sugiere dos posibles explicaciones: a) Que creciera durante condiciones más cálidas que las que reinan actualmente en esta latitud debido a las fluctuaciones paleoclimáticas de alta frecuencia después del inicio de la glaciación del Hemisferio Norte, hace aproximadamente 2,4 Ma. b) Que *S. cucullata* tuviera un rango de distribución paleobiogeográfico más amplio que el que posee actualmente.

Palabras clave: *Saccostrea cucullata*, bioconstrucciones, paleoambientes, paleoclimatología, Plioceno Superior, Cádiz (SO de España).

INTRODUCCIÓN

Algunas especies de ostreidos forman bioconstrucciones o 'arrecifes' (*sensu* Stenzel, 1971), principalmente en estuarios, en ambientes protegidos asociados a deltas o en plataformas continentales. Ejemplos bien conocidos de tales bioconstrucciones son los de *Crassostrea virginica* (Gmelin) de la costa SE de Norte América y Golfo de

Méjico (Stenzel, 1971; Lawrence, 1971; Grinnell, 1974; Frey *et al.*, 1987), de *C. gigas* Thunberg de Japón y costa occidental de Norte América (Herb, 1984), de *Ostrea edulis* Linné en el Mar del Norte (Stenzel, 1971) y de *S. cucullata* Born en algunas localidades tropicales de los océanos Atlántico e Indo-Pacífico (Stenzel, 1971; Harry, 1985; Okemwa *et al.*, 1986; Morton y Chan, 1986) (Tabla I).

ESPECIES	TIPO DE ACUMULACIÓN	AMBIENTE	EDAD	LOCALIDAD	REFERENCIA
<i>Liostraea hebrica</i>	Niveles de conchas monotípicos	Bahías someras, salobres y parcialmente cerradas	Jurásico Medio	NO Escocia	Hudson (1963a; 1963b)
<i>Konbostrea konbo</i>	Niveles de conchas	Facies de transición marinas-no marinas	Turonense Sup.-Coniaciense Sup.	NE Japón	Chinzei (1986)
<i>Crassostrea</i> cf. <i>ravilamella</i>	Niveles de conchas	Sedimentos arcillosos de estuarios	Eoceno Inferior	Pirineo español	Martinius (1991)
<i>Ostrea</i> (<i>O.</i>) <i>todraensis</i> y <i>O.</i> (<i>O.</i>) <i>sidialiensis</i>	Niveles de conchas	Lagunas costeras arcillosas, salobres	Eoceno terminal	Atlas Central (Marruecos)	Geyer y Herbig (1988)
<i>Crassostrea gigantissima</i>	Agrupaciones de conchas <i>in situ</i> densamente empaquetadas	Canales	Oligoceno	Carolina del N.	Lawrence (1971)
<i>Crassostrea gryphoides</i>	Biostromas y arrecifes de ostras	Estuarios, manglares y lagunas costeras	Burdigaliense	Delta del Ródano	Demarcq y Demarcq (1989)
<i>Hyotissa squarrosa</i>	Arrecifes de ostras y corales	Plataforma externa	Langhiense Superior	Cuenca de Granada (SE de España)	Braga <i>et al.</i> (1996)
<i>Crassostrea</i> sp.	Bancos de ostras	Barras arenosas de plataforma interna	Langhiense Superior	Cuenca de Granada (SE de España)	Braga <i>et al.</i> (1996)
<i>Crassostrea gryphoides</i>	Bancos de ostras	Arcillas arenosas	Langhiense	Loupian, Hérault (Francia)	Laurain (1980; 1984)
<i>Crassostrea gryphoides</i>	Arrecifes de ostras	Depósitos de abanico externo y margas de cuenca	Tortonense Superior	Corredor del Río Almanzora, Almería (SE de España)	Jiménez <i>et al.</i> (1991)
<i>Saccostrea cucullata</i>	Incrustaciones rocosas	Depósitos costeros	Plio-Pleistoceno	Cuenca de Almería-Níjar (SE de España)	Aguirre y Jiménez (1994)
<i>Crassostrea virginica</i>	Niveles de ostras	Aguas someras y estuarinas	Plio-Pleistoceno	Jamaica	Littlewood y Donovan (1988)
<i>Crassostrea gasar</i>	Biostromas de ostras	Estuarios dentro de un sistema deltaico	Cuaternario (4.850 ± 75 años)	Senegal	Demarcq y Demarcq (1989; 1990)
<i>Crassostrea virginica</i>	Biostromas de ostras	Sistemas estuarinos y llanuras mareales salinas	Actual	Georgia	Frey <i>et al.</i> (1987)
<i>Crassostrea virginica</i>	Arrecifes de ostras	Delta de Río Suwannee	Actual	Florida	Grinnell (1974)
<i>Crassostrea virginica</i>	Bancos de ostras	Complejo llanura mareal-canales	Actual	Carolina del Sur	Lawrence (1971)
<i>Crassostrea virginica</i>	Cordones arrecifales	Canal mareal de un estuario	Actual	Bahía de Chesapeake (Maryland)	Stenzel (1971)
<i>Crassostrea virginica</i>	Cordones arrecifales	Lagunas costeras	Actual	Bahía de Matagorda (Texas)	Stenzel (1971)
<i>Crassostrea rhizophorae</i>	Cementadas a las raíces de los árboles de los manglares	Manglares	Actual	Jamaica	Littlewood y Donovan (1988)
<i>Crassostrea cucullata</i>	Concentraciones de ostras	Acantilados costeros	Actual	Mombasa (Kenia)	Okemwa <i>et al.</i> (1986)
<i>Saccostrea cucullata</i>	Incrustaciones rocosas	Acantilados costeros	Actual	Inhaca Island (Mozambique)	Stenzel (1971)
<i>Saccostrea cucullata</i>	Incrustaciones rocosas	Acantilados costeros	Actual	O Australia	Stenzel (1971)
<i>Ostrea edulis</i>	Parches arrecifales	Plataforma somera (23-28 m de profundidad)	Actual	Mar del Norte	Stenzel (1971)

Tabla 1. Diferentes tipos de bioconstrucciones de ostreidos, actuales y fósiles, con indicación de las principales especies bioconstrutoras y las condiciones ambientales inferidas (para los ejemplos fósiles) y observadas (en los ejemplos actuales) en las que han crecido las ostras.

Entre los ejemplos fósiles de ostreidos, las bioconstrucciones de *Crassostrea* en estuarios y ambientes salobres y restringidos asociados a llanuras deltaicas son los mejores conocidos (Tabla 1) (Norris, 1953; Stenzel, 1971; Lawrence, 1971; Grinnell, 1974; Laurain, 1984; Herb, 1984; Frey *et al.*, 1987; Littlewood y Donovan, 1988; Demarcq y Demarcq, 1989, 1990; Martinus, 1991). No obstante, bioconstrucciones similares han sido encontradas en ambientes de plataforma continental (Jiménez *et al.*, 1991).

S. cucullata, una especie restringida a ambientes tropicales-subtropicales en los océanos actuales, forma densas acumulaciones en acantilados costeros con alta turbulencia y en manglares, creciendo cementadas a las raíces y troncos de los árboles (Stenzel, 1971; Freneix *et al.*, 1971; Harry, 1985; Okemwa *et al.*, 1986; Morton y Chan, 1986). Estas acumulaciones no han sido estudiadas en detalle excepto en contados ejemplos actuales (e.g. Okemwa *et al.*, 1986). De igual forma, en el registro fósil no hay ningún ejemplo conocido hasta el momento. En este trabajo examinaré una de estas bioconstrucciones en detalle. Se trata de un pequeño parche bioconstruido por *S. cucullata* que aflora en depósitos del Plioceno Superior en Puerto Real, localidad situada en la Bahía de Cádiz (Fig. 1). En esta área se encuentran numerosos parches de este tipo, especialmente en Puerto Real y San Fernando (Aguirre y Jiménez, 1994; Aguirre y Pineda, 1995), sin embargo, en este trabajo me centraré en uno de ellos, dada la excelente calidad del afloramiento y la preservación de los fósiles. Finalmente, discutiré algunos aspectos relacionados con las implicaciones paleoambientales y paleoclimáticas que tienen estas bioconstrucciones en el S de España.

LOCALIZACIÓN Y CONTEXTO GEOLÓGICO

El afloramiento estudiado se encuentra en una cantera abandonada, situada aproximadamente 3 km al NO de Puerto Real (Fig. 1), en donde sólo afloran materiales pliocenos. El substrato de estos sedimentos se localiza al S de la cantera, en la localidad denominada Cerro de Ceuta. Son margas y margocalizas cretácicas y yesos triásicos (Ferriz, 1991), que afloran en forma diapírica (Viguié, 1974; Zazo *et al.*, 1977, 1983; Aguirre y Pineda, 1995), materiales interpretados como depósitos de flujos de gravedad y olistolíticos, pertenecientes a la Zona Subbética de la Cordillera Bética, formados durante el Mioceno Inferior y Medio en la Cuenca del Guadalquivir (Martín-Algarra, 1987; Roldán-García y García-Cortés, 1988; Gutiérrez Mas *et al.*, 1991).

Los depósitos pliocenos de la región estudiada pueden dividirse en tres unidades sedimentarias, separadas por discontinuidades, reconocidas en numerosas localidades de las provincias de Cádiz y Sevilla (Aguirre, 1995a, 1995b; Aguirre *et al.*, 1995). En la sección estudiada sólo afloran dos de las tres unidades (Fig. 2). La unidad inferior, equivalente a la Unidad I de Aguirre (1991, 1995a), está formada por arenas siliciclásticas

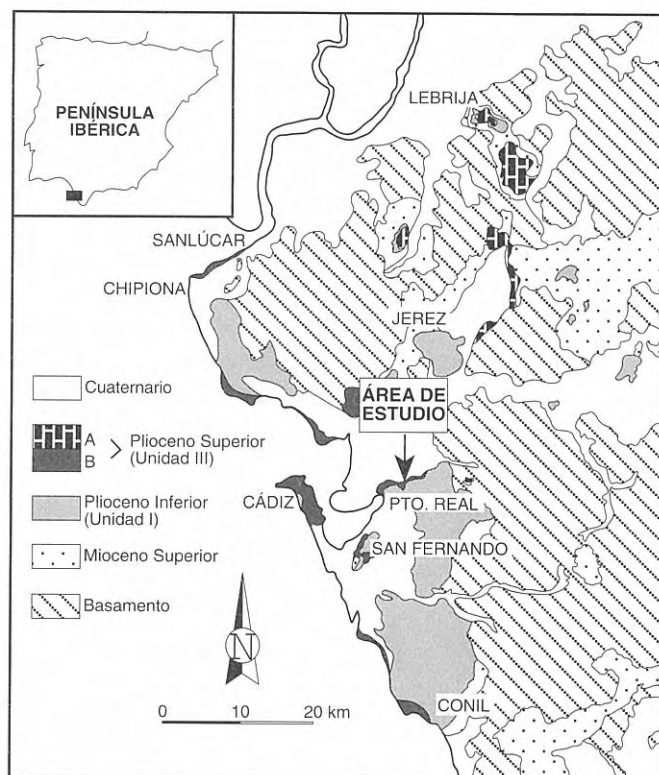


Figura 1. Mapa geológico y localización del área estudiada. A. Facies fluviales, lacustre-palustres, B. Facies marinas someras-litorales (Modificado de Gutiérrez Mas *et al.*, 1991).

intensamente bioturbadas y ricas en fósiles. Se interpretan como sedimentos formados en ambientes de plataforma externa somera afectada por el oleaje de tormentas (Aguirre, 1995a, 1995b; Aguirre y Pineda, 1995). Esta unidad forma una secuencia monoclinial buzante hacia el N debido al levantamiento diapírico del yeso triásico durante su depósito (Viguié, 1974; Zazo *et al.*, 1977; Aguirre y Pineda, 1995). La Unidad I tiene una edad de Plioceno Inferior en la base (zona PL 1, primera biozona de la escala de Berggren *et al.*, 1983, 1995) y límite Plioceno Inferior-Plioceno Superior en el techo (límite PL2-PL3 de la misma escala) (Aguirre, 1995a, 1995b; Aguirre *et al.*, 1995).

La unidad superior está constituida por arenas, conglomerados bioclásticos y arcillas y limos azul-grisáceos relacionados lateral y verticalmente (Fig. 2). Las bioconstrucciones de *S. cucullata* se encuentran en los limos y arcillas de esta unidad (Fig. 2). Este conjunto de sedimentos se formó en diferentes subambientes de llanura deltaica afectada por las mareas y el oleaje (Ferriz y Aguirre, 1992; Aguirre, 1995a; Aguirre y Pineda, 1995). El sistema deltaico, progradante de N a S, fue alimentado por un río que desembocaba en los alrededores de la actual desembocadura del río Guadalete (Aguirre 1995a). Estos materiales son parte de la Unidad III de Aguirre (1991, 1995a, 1995b), de edad Plioceno Superior (Aguirre, 1995a; Aguirre *et al.*, 1995).

Depósitos atribuidos al Cuaternario inferior, denominados "Arenas Rojas" (e.g. Viguié, 1974; Zazo *et*

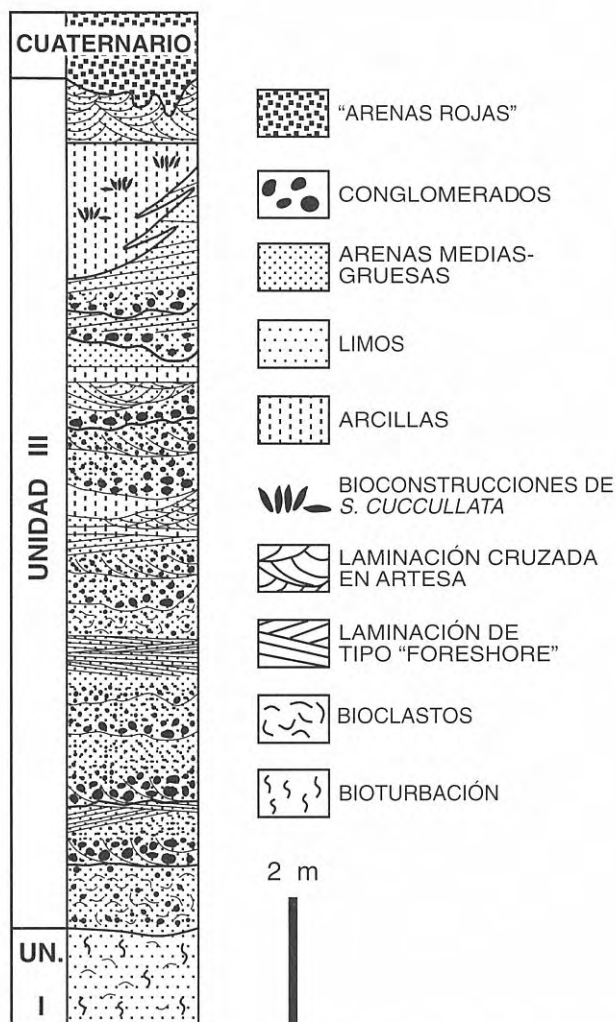


Figura 2. Columna estratigráfica sintética de los depósitos de la Unidad III, que contiene la bioconstrucción estudiada.

al., 1977; Zazo, 1979), rellenan una superficie erosiva formada a techo de la Unidad III (Fig. 2).

ESTRATIGRAFÍA Y SEDIMENTOLOGÍA DE LA UNIDAD III

La Unidad III está constituida por depósitos fluviales, lacustre-palustres y marinos someros-litorales (Fig. 1) (Aguirre, 1995a; Aguirre *et al.*, 1995). En la sección estudiada hay una gran variedad litológica con rápidos cambios laterales de facies. Este afloramiento fue estudiado previamente por Viguier (1974) y Zazo *et al.* (1977, 1983), por lo que en este apartado me limitaré a describir los principales rasgos sedimentarios de la unidad.

La unidad está formada por conglomerados, arenas, limos y arcillas (Fig. 2). Los conglomerados, que pueden alcanzar hasta más de medio metro de espesor, están formados por cuarcitas y fragmentos desgastados y desarticulados de bivalvos. Cada banco muestra una organización grano decreciente a techo, bases canalizadas y laminación cruzada en artesa en la base. Algunos de ellos

acaban con laminación cruzada planar, unidireccional y de bajo ángulo, típica de facies de "foreshore" (Fig. 2). Se interpretan como facies de canales distributarios con evidencias de un retrabajamiento del sedimento por corrientes litorales tras su depósito.

Las arenas varían en granulometría, desde arenas de grano fino a arenas de grano grueso-microconglomerados. Su potencia varía entre 50 cm y varios metros. Contienen una gran cantidad de fósiles desarticulados, desgastados y fragmentados. Las estructuras sedimentarias más comunes en estos materiales son laminaciones cruzadas de bajo ángulo, unidireccionales y superficies de reactivación internas (Fig. 2). Estas litofacies se atribuyen a depósitos de playas.

Los limos y las arcillas, con un espesor que oscila entre algunos centímetros y varios metros, forman paquetes lateralmente muy continuos. Apenas contienen fósiles y los elementos más sobresalientes son las bioconstrucciones de *S. cucullata* y, ocasionalmente, alguna de *Crassostrea gryphoides* (Schloteim) (Aguirre, 1995a; Aguirre *et al.*, 1995; Aguirre y Pineda, 1995). Son de color gris-verdoso, muy característico y contienen niveles centimétricos de carbonato cálcico pulverulento, muy blanquecino (hasta un 99% en CO_3Ca , F. López-Aguayo, com. per.). En conjunto, los limos y arcillas se interpretan como sedimentos formados en bahías interdistributarias de la llanura deltaica (Ferriz y Aguirre, 1992; Aguirre, 1995a). Los niveles de CO_3Ca se atribuyen a niveles de suelos formados bajo una columna de agua centimétrica (Zazo *et al.*, 1977, 1983).

CARACTERÍSTICAS DE LA BIOCONSTRUCCIÓN

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA

La bioconstrucción estudiada, preservada *in situ*, está constituida por una asociación monoespecífica de *Saccostrea cucullata* (Figs. 3 y 4). Este ostreido tiene

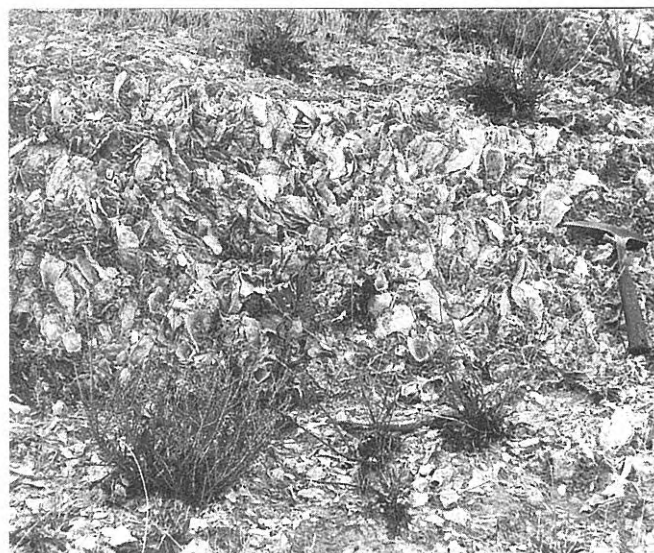


Figura 3. Vista panorámica parcial de la bioconstrucción. Obsérvese que el único organismo bioconstructor es *S. cucullata*.

una concha cónica orientada con el área ligamentaria (el ápice del 'cono') hacia abajo, que es la posición de vida (Figs. 4-6). En algunos casos se encuentran individuos con el área ligamentaria ligeramente curvada (Fig. 4d). Casi todas las clases de tamaños, que representan los estadios ontogenéticos (Fig. 7a), están presentes. No obstante, predominan los individuos adultos, con una talla superior a 10 cm. La valva izquierda presenta una ornamentación de amplias costillas longitudinales y es fuertemente cóncava, con una profunda cavidad umbonal (hasta 3,5 cm de profundidad), dejando una amplia cavidad corporal (Figs. 4a-b y 7). La valva derecha, por el contrario, es plana o con una ligera concavidad hacia el exterior y no ornamentada (Fig. 4c-d). Se ajusta perfectamente a la valva izquierda, cerrando herméticamente la cavidad corporal (Fig. 4d).

Ocasionalmente, se encuentran balánidos cementados en el interior de las valvas de los ostreidos (Fig. 7b), aunque son más frecuentes las impresiones dejadas por su fijación y perforaciones atribuidas a *Entobia* (Fig. 4a-b). Los balánidos y las bioperforaciones de esponjas están situados preferentemente en la parte superior de las ostras, lo que indica una polaridad normal en la orientación de las conchas. Este dispositivo sugiere que los epizosos se implantaron sobre los ostreidos mientras estos estaban vivos, de forma que quedaban en la parte situada por encima de la interfase agua-sedimento. La colonización también se produjo una vez muertas las ostras, como lo indica la ocupación del interior de valvas por ostras juveniles o balánidos (Fig. 7).

En los levigados realizados se observa una asociación pauciespecífica de foraminíferos bentónicos, dominada por *Ammonia* y *Elphidium*. Estos mismos géneros son los más abundantes en sedimentos equivalentes detectados en numerosos afloramientos de los alrededores de la Bahía de Cádiz.

MORFOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LA BIOCONSTRUCCIÓN

En el afloramiento estudiado se observan tres cuerpos aislados que constituyen el núcleo de la bioconstrucción (Fig. 8). La proximidad entre ellos sugiere que todos corresponden al mismo episodio de crecimiento, de ahí que sean tratados como una única bioconstrucción. El conjunto de los tres cuerpos alcanza un desarrollo vertical máximo de 6 m y de unos 10 m en la horizontal (Fig. 8). La bioconstrucción muestra un contorno general elongado y desplazado hacia el E (Fig. 8). Los primeros individuos se asentaron sobre un nivel centimétrico de arenas bioclásticas, intercalado entre los limos-arcillas, y el resto creció directamente sobre el sedimento lodoso. No se observan facies de talud en los márgenes de la bioconstrucción, aunque ocasionalmente se pueden reconocer algunas pequeñas agrupaciones aisladas en forma de piña (Fig. 8), que permanecen con las ostras en posición de vida o caídas sobre el substrato.

El núcleo de la bioconstrucción está formado por un complejo intercrecimiento de ostras densamente agrupadas (Figs. 3 y 5). Queda muy poco espacio entre individuos, por lo que la proporción de sedimento entre las conchas es

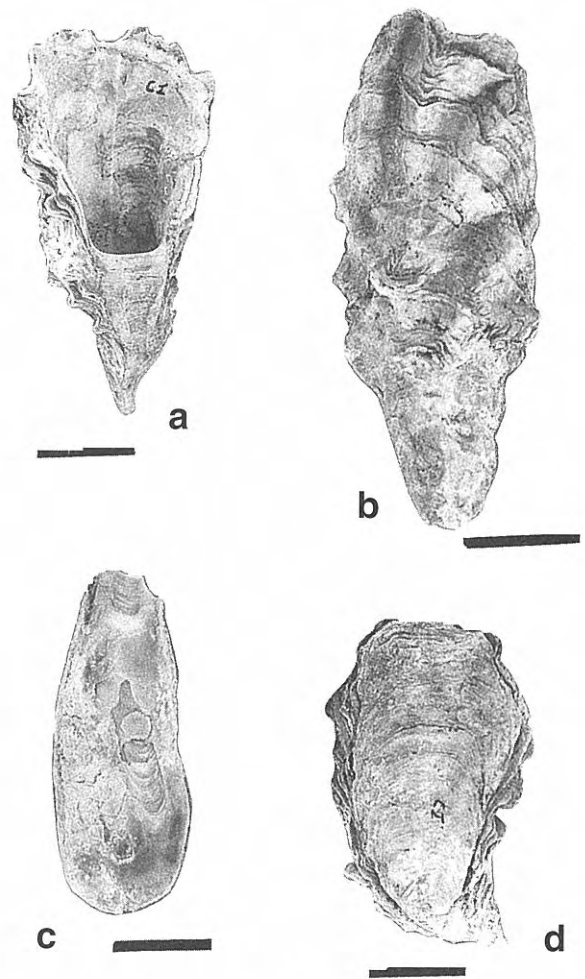


Figura 4. Valvas de *S. cucullata*. **A.** Vista interna de la valva izquierda mostrando la profunda cavidad umbonal y la amplia cavidad corporal dejada por la concha. En uno de los márgenes pueden observarse las marcas de chomatas, estructura que diferencia *Saccostrea* de *Crassostrea* (Stenzel, 1971; Harry, 1985). En el interior de la cavidad umbonal puede observarse *Entobia*. **B.** Superficie externa de la valva izquierda, con *Entobia*, caracterizada por unas amplias costillas longitudinales y pronunciadas lamelas de crecimiento. **C.** Vista interna de la valva derecha, que presenta una morfología de calzador. **D.** Superficie externa de la valva derecha en un individuo completo que presenta el umbo ligeramente curvado. La valva derecha se ajusta perfectamente al hueco dejado por la valva izquierda, cerrando herméticamente la cavidad corporal. Obsérvese una ligera ornamentación concéntrica originada por las bandas de crecimiento. Las escalas representan 2 cm. Todos los ejemplares están localizados en el Dpto. de Estratigrafía y Paleontología de la Universidad de Granada.

muy baja. Las ostras permanecen cementadas unas a otras durante todo el desarrollo ontogenético y sólo algunas no se cementan, aunque quedan en contacto continuo (Figs. 5-7). Los individuos están orientados verticalmente, produciendo la modalidad de crecimiento en relevo



Figura 5. Detalle de la bioconstrucción mostrando los individuos orientados verticalmente y conservados en posición de vida.

(“relay-type”) (Figs. 5 y 6). Se aprecia una disminución en el tamaño de las ostras hacia el E, de forma que los individuos más jóvenes se concentran preferentemente en el extremo oriental de la bioconstrucción.

La inmensa mayoría de las ostras permanecen orientadas en su posición de crecimiento original (Figs. 5 y 6) y se conservan casi todos los estadios ontogenéticos (Fig. 7a). Este tipo de conservación, junto con la naturaleza arcillosa del sedimento circundante, indica que la bioconstrucción se desarrolló en un medio sin turbulencia. El 96% de las impresiones de la zona de cementación de los balánidos también se encuentran en posición de vida, lo que es congruente con un ambiente poco energético.

DISCUSIÓN

DESARROLLO DE LA BIOCONSTRUCCIÓN Y MEDIO SEDIMENTARIO

Los primeros individuos de *Saccostrea cucullata* que formaron la bioconstrucción se implantaron sobre un sustrato duro constituido por el nivel de arenas bioclásticas intercalado entre el lodo. Desarrollaron una morfología cónica, orientándose verticalmente y viviendo hincados en un fondo arcilloso blando, ecofenotipo rudistiforme según Stenzel (1971). Las larvas se cementaron sobre las conchas de las generaciones



Figura 6. Detalle de la ordenación vertical en relevos. Dicho crecimiento origina localmente, como se observa en la fotografía, un desarrollo diferencial de las ostras formando pilas verticales de individuos.

progenitoras, originando un crecimiento diferencial vertical, crecimiento en relevos (Figs. 5 y 6). Tanto la orientación vertical como la estrategia en relevos durante el desarrollo de la bioconstrucción se han descrito en ‘arrecifes’ de *Crassostrea*, y se han interpretado como estrategias adaptativas a vivir en ambientes con un sustrato blando y sometidos a altas tasas de sedimentación (Chinzei *et al.*, 1982; Seilacher, 1984; Goldring, 1995).

Algunos de los individuos de *Saccostrea* presentan una curvatura de la zona del umbo hasta reorientar la concha en sentido vertical (Fig. 4b). Este dispositivo indica una progresiva corrección de la dirección de crecimiento durante la ontogenia hasta adquirir una posición erecta. Probablemente esté relacionado con una estrategia para evitar ser enterrados en el sedimento y/o ser sobrecrecidos por otros individuos de la bioconstrucción.

La bioconstrucción no tuvo un relieve prominente sobre el sustrato, como se pone de manifiesto por la ausencia de depósitos de talud en los bordes. Únicamente, algunas de las pequeñas acumulaciones en forma de piña de la periferia del principal cuerpo de la construcción se

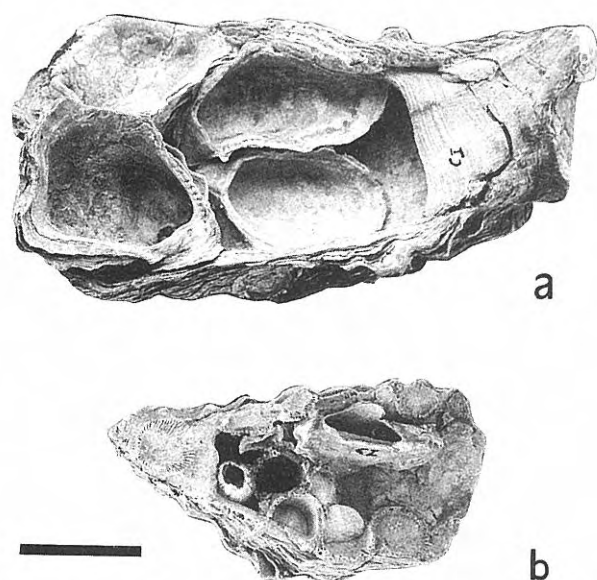


Figura 7. A. Conchas juveniles de *S. cucullata* colonizando el interior de la valva izquierda de otro individuo. La colonización de esta concha debió producirse una vez muerto el organismo. Obsérvese la presencia de fuertes chomatas en una de las valvas juveniles. B. Colonización del interior de una valva izquierda de *S. cucullata* por balánidos. Igual que anteriormente, la cementación de los balánidos ocurrió una vez que la ostra estaba muerta. La escala representa 2 cm.

encuentran reclinadas sobre el sedimento. Esto está relacionado con ligeros desplazamientos durante el desarrollo debidos a ligeras corrientes que afectaran al fondo, a la actividad de organismos bioturbadores, a caída por peso, etc.

Existen algunas evidencias que sugieren la presencia de alguna corriente que afectara al fondo durante el desarrollo de la bioconstrucción. En primer lugar, los individuos juveniles se encuentran predominantemente en el extremo oriental. La dispersión de larvas de ostras, igual que la de numerosos organismos marinos sésiles, depende de la actividad de corrientes marinas (e.g. Stenzel, 1971). De ahí que se infiera la existencia de una corriente dirigida de O a E que favoreciera la fijación preferencial de larvas en ese sentido. Por otro lado, esa cementación diferencial hacia el E de las larvas produciría, como consecuencia, la morfología general elongada hacia el E de la bioconstrucción. Finalmente, hay una gran cantidad de conchas con los planos de comisura orientados entre N60°E y N90°E, que es una dirección aproximadamente paralela a la dirección inferida previamente. Este tipo de orientación preferencial ha sido descrito en ejemplos actuales de bioconstrucciones de *Crassostrea virginica* y se interpreta como un dispositivo para la adquisición del alimento (Lawrence, 1971; Frey *et al.*, 1987).

En resumen, parece que en el ejemplo descrito existe una cierta correlación entre la morfología general de la bioconstrucción y la existencia de una paleocorriente dirigida hacia el E. Sin embargo, Frey *et al.* (1987) no

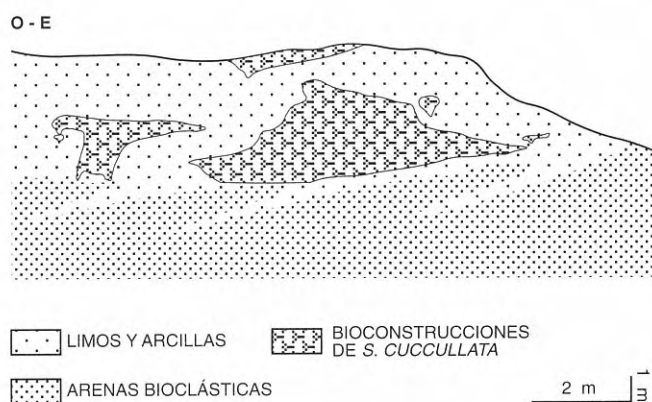


Figura 8. Esquema general de la bioconstrucción. Se diferencian tres cuerpos, pero la proximidad entre ellos sugiere que pertenecen todos a la misma estructura bioconstruida. El contorno de los cuerpos está ligeramente elongado hacia el E, probablemente en relación con una paleocorriente dominante en este sentido. En el extremo oriental del cuerpo mayor se observan dos pequeños cuerpos aislados que presentan una morfología de piña.

encontraron tal relación causal en los biostromas de *C. virginica* localizados en un sistema de canales mareales. Según estos autores, la morfología general de los biostromas es el resultado de una interacción compleja entre diversos factores bióticos y abióticos.

La bioconstrucción descrita en este trabajo se originó en un ambiente protegido, asociado a una llanura deltaica, probablemente una bahía interdistributaria o laguna costera (Fig. 9). En este tipo de condiciones ambientales, *S. cucullata* estuvo sometida a variaciones de salinidad provocadas por la entrada intermitente de agua dulce. El predominio de *Ammonia* y *Elphidium* en el sedimento, foraminíferos bentónicos que muestran máximos de abundancias en ambientes salobres y someros de plataforma interna (Brasier, 1980; Sen-Gupta, 1982), y la baja diversidad específica de la asociación fosilífera corroboran la existencia de un ambiente salobre. Estas condiciones ambientales son las mismas para todas las bioconstrucciones conocidas en los alrededores de la Bahía de Cádiz.

'Arrecifes' de ostreidos en ambientes protegidos asociados a deltas han sido descritos en numerosos ejemplos, tanto fósiles como actuales (Tabla 1), pero en ningún caso de *S. cucullata*. Esta especie crece en zonas de manglares y acantilados rocosos batidos por el oleaje, pero no suele formar potentes bioconstrucciones (Stenzel, 1971; Okemwa *et al.*, 1986; Morton y Chan, 1986). Stenzel (1971) denominó estas acumulaciones como "incrustaciones rocosas", para diferenciarlas de los potentes crecimientos típicos de otras especies de ostreidos. Aunque el tipo de bioconstrucción y el medio sedimentario en el que se desarrollaron las bioconstrucciones de *S. cucullata* en la Bahía de Cádiz difieren de las incrustaciones rocosas y de los típicos ambientes en los que crece actualmente esta especie (no hay evidencias de presencia de manglares [ver Plaziat, 1970 y 1995 para

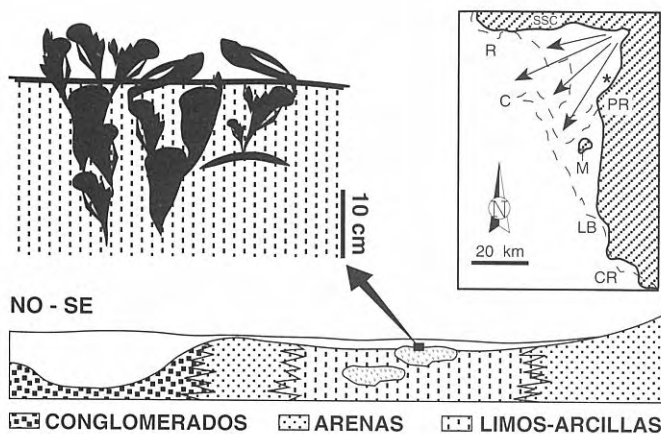


Figura 9. Modelo idealizado en el que se desarrolló la bioconstrucción (no está a escala). Se trata de una bahía interdistributaria o una laguna costera asociada al delta desarrollado en la Bahía de Cádiz durante el depósito de la Unidad III. En el detalle superior izquierdo se representa el modo de crecimiento vertical de *S. cucullata* y la modalidad de crecimiento en relevos observada en el afloramiento. En el esquema paleogeográfico (arriba a la derecha), adoptado de Aguirre (1995a), la línea discontinua representa la costa actual y la línea continua la paleocosta. El asterisco marca la posición de la bioconstrucción estudiada. Las flechas indican la migración del delta y el rayado oblicuo la tierra emergida. SSC: Sierra de San Cristóbal, R: Rota, C: Cádiz, M: Cerro de los Mártires (San Fernando), PR: Puerto Real, LB: La Barrosa, CR: Cabo Roche.

una revisión de los rasgos característicos de los manglares]), existen notables similitudes que deben tenerse en cuenta. En primer lugar, *Saccostrea* crece normalmente en aguas con una salinidad normal (Stenzel, 1971; Morton y Chan, 1986), aunque puede resistir valores de salinidad inferiores a 16‰ (Freneix *et al.*, 1971; Morton y Chan, 1986), reducción de salinidad que ocurre tanto en manglares (Plaziat, 1970, 1995; Morton y Chan, 1986; Okemwa *et al.*, 1986; Littlewood y Donovan, 1988) como en acantilados costeros debido a fuertes lluvias (Carter, 1988; Harris, 1990; Valiela, 1991).

En segundo lugar, las bioconstrucciones de *Saccostrea* están asociadas a un ambiente de reducida turbulencia y con sedimentación de material arcilloso-lodoso. Estas mismas condiciones ambientales prevalecen en los manglares actuales (Plaziat, 1970, 1995; Valiela, 1991).

IMPLICACIONES PALEOCLIMÁTICAS

Saccostrea cucullata tiene una distribución actual restringida a la zona tropical-subtropical (Stenzel, 1971; Harry, 1985; Okemwa *et al.*, 1986), creciendo en manglares y acantilados costeros de la costa occidental de África y en numerosos lugares del océano Indo-Pacífico. Por tanto, la presencia de bioconstrucciones de esta especie en depósitos pertenecientes al Plioceno Superior de Cádiz sugiere que en algún momento esta área estuvo

bajo la influencia de un clima tropical-subtropical. La existencia de acumulaciones costeras en sedimentos del Plioceno Superior de la cuenca de Almería-Níjar (Aguirre y Jiménez, 1994, 1997; Aguirre, 1995b) y del Plioceno (sin más precisión) de Huelva (E. Mayoral, com. per.) apoyan la idea de periodos más cálidos durante el Plioceno Superior en el sur de España. Estos desplazamientos de las bandas latitudinales, que favorecieron el crecimiento de *Saccostrea* en el sur de la Península Ibérica, podrían estar ligados a las fluctuaciones paleoclimáticas de alta frecuencia asociadas al inicio de la glaciación del Hemisferio Norte hace aproximadamente 2,4 Ma. (e.g. Shackleton *et al.*, 1984).

Una interpretación alternativa a considerar es la posibilidad de que *S. cucullata* tuviera un rango de distribución paleogeográfica más amplio en el pasado de lo que es actualmente, lo que implica que pudo resistir un rango de temperatura mayor. Como consecuencia de esta idea se deriva que el principio del uniformismo taxonómico de Dodd y Stanton (1981) debe emplearse con cautela, incluso cuando se trata del estudio de sedimentos relativamente recientes. Este hecho ha sido puesto de manifiesto por diferentes autores (e.g. De Renzi, 1978), y recientemente revisado por Bosence y Allison (1995) y Bottjer *et al.* (1995). Esta hipótesis está apoyada por el hecho de que *Saccostrea* aparece asociada a un tipo de ambiente sedimentario diferente y formando un tipo de acumulación no conocida en la actualidad.

CONCLUSIONES

La bioconstrucción estudiada se desarrolló en un ambiente de bahía interdistributaria o laguna costera salobre y de escasa turbulencia (Fig. 9). Como en otros ejemplos de construcciones equivalentes de *Crassostrea*, *Saccostrea cucullata* creció verticalmente y con una estrategia de crecimiento en relevo, mecanismos que sirvieron para evitar ser enterrados o ser eclipsados por el desarrollo de otros individuos.

Actualmente, esta especie aparece en manglares y acantilados rocosos sometidos al oleaje de la zona tropical-subtropical, donde forma acumulaciones de tipo "incrustaciones rocosas" (*sensu* Stenzel, 1971). Por tanto, la presencia de bioconstrucciones en los alrededores de la Bahía de Cádiz y en otros puntos del sur peninsular sugiere una doble interpretación: a) *S. cucullata* pudo crecer en esta latitud durante algún periodo más cálido debido a las fluctuaciones climáticas de alta frecuencia asociadas al inicio de la glaciación del Hemisferio Norte. b) Los requerimientos paleoclimáticos de la especie han podido reducirse a lo largo del tiempo hasta la actualidad, de forma que ha ido quedando progresivamente cada vez más restringida a latitudes más bajas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco la colaboración prestada por el Dr. Antonio P. Jiménez en las labores de recolección de parte del material.

Asimismo, quiero expresar mi agradecimiento a los Drs. Jordi Martinell, Claude Babin y M^a Luisa Martínez Chacón por la revisión del manuscrito. El Dr. Eduardo Mayoral aportó valiosos datos sobre la presencia de *S. cucullata* en los materiales del Plioceno de Huelva. Este trabajo ha estado financiado por el Proyecto de Investigación de la DGICYT PB93-1113, por el Grupo de Investigación 4076 de la Junta de Andalucía y por una beca postdoctoral subvencionada por el Ministerio de Educación y Ciencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, J. 1991. Estratigrafía del Plioceno de la Costa de Cádiz entre Chiclana y Conil. *Geogaceta*, **9**, 84-87.
- Aguirre, J. 1995a. Implicaciones paleoambientales y paleogeográficas de dos discontinuidades estratigráficas en los depósitos pliocénicos de Cádiz (SW de España). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **8**, 153-166.
- Aguirre, J. 1995b. *Tafonomía y Evolución Sedimentaria del Plioceno Marino en el Litoral Sur de España Entre Cádiz y Almería*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, 419 pp.
- Aguirre, J. y Jiménez, A.P. 1994. ¿Por qué *Saccostrea cucullata* Born, 1778 crece como crece y donde crece? *X Jornadas de Paleontología*, Madrid, 1-3.
- Aguirre, J. and Jiménez, A.P. 1997. Census assemblages in hard-bottom coastal communities: A case study from the Plio-Pleistocene Mediterranean. *Palaios*, **12**, 584-594.
- Aguirre, J. y Pineda, I. 1995. Una historia antes de la Historia: Puerto Real y la Bahía de Cádiz durante el Plioceno superior. In: *El Siglo que se nos va*. Ayuntamiento de Puerto Real, I.E.S. "Profesor Antonio Muro" y Asociación Amigos de las Ciencias Sociales, Puerto Real, 11-32.
- Aguirre, J., Castillo, C., Ferriz, F.J., Agustí, J. and Oms, O. 1995. Marine-continental magnetobiostratigraphic correlation of the *Dolomys* subzone (middle of Late Ruscinian): Implications for the Late Ruscinian age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **117**, 139-152.
- Berggren, W.A., Aubry, M.P. and Hamilton, N. 1983. Neogene magnetostratigraphy of Deep Sea Drilling Project Site 516 (Rio Grande Rise, South Atlantic). *Initial Reports of DSDP*, **72**, 675-706.
- Berggren, W.A., Kent, D.V., Swisher, C.C., III and Aubry, M.P. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. In: *Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation* (Eds. W.A. Berggren, D.V. Kent, M.P. Aubry and J. Hardenbol). *Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, Special Publication*, **54**, 129-212.
- Bosence, D.W.J. and Allison, P.A. 1995. A review of marine palaeoenvironmental analysis from fossils. In: *Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils* (Eds. D.W.J. Bosence and P.A. Allison). *The Geological Society of London. Geological Society Special Publication*, **83**, 1-5.
- Bottjer, D.J., Campbell, K.A., Schubert, J.K. and Droser, M.Y. 1995. Palaeoecological models, non-uniformitarianism, and tracking the changing ecology of the past. In: *Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils* (Eds. D.W.J. Bosence and P.A. Allison). *The Geological Society of London. Geological Society Special Publication*, **83**, 7-26.
- Braga, J.C., Jiménez, A.P., Martín, J.M. and Rivas, P. 1996. Middle Miocene coral-oyster reefs, Murchas, Granada, Southern Spain. In: *Models for Carbonate Stratigraphy from Miocene Reef Complexes of Mediterranean Regions* (Eds. E.K. Franseen, M. Esteban, W.C. Ward and J.M. Rouchy). *SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology*, **5**, 131-139.
- Brasier, M.D. 1980. *Microfossils*. Chapman and Hall, London, 193 pp.
- Carter, R.W.G. 1988. *Coastal Environments. An Introduction to the Physical, Ecological and Cultural Systems of Coastlines*. Academic Press, London, 617 pp.
- Chinzei, K. 1986. Shell structure, growth, and functional morphology of an elongated Cretaceous oyster. *Palaeontology*, **29**, 139-154.
- Chinzei, K., Savazzi, E. and Seilacher, A., 1982. Adaptational strategies of bivalves living as infaunal secondary soft bottom dwellers. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **164**, 229-244.
- De Renzi, M., 1978. La problemática de la fundamentación de la Paleoecología. *Estudios Geológicos*, **34**, 559-670.
- Demarcq, G. et Demarcq, H. 1989. Biostrome à *Crassostrea* du Quaternaire récent (Sénégal), comparaison avec ceux du Miocène (bassin rhodanien). *Géologie Méditerranéenne*, **16**, 3-15.
- Demarcq, G. et Demarcq, H. 1990. Découverte d'un biostrome récent à *Crassostrea* (Bivalves) dans une mangrove du Sénégal. *Comptes Rendus de l'Académie de l'Sciences de Paris*, **310**, 651-654.
- Dodd, J.R. and Stanton, R.J. 1981. *Paleoecology, Concepts and Applications*. John Wiley and Sons, London, 559 pp.
- Ferriz, F.J. 1991. *El Plio-Pleistoceno de la Bahía de Cádiz Entre Puerto Real, Cádiz y El Puerto de Santa María*. Tesis de Licenciatura (inérita), Universidad de Granada, 110 pp.
- Ferriz, F.J. and Aguirre, J. 1992. Sedimentary evolution of the Atlantic coast of Cádiz (southwestern Spain) during the late Pliocene. *III Congreso Geológico de España, SGE and VIII Congreso Latinoamericano de Geología*, Salamanca, **1**, 118-122.
- Freneix, S., Karche, J.P. et Salvat, B. 1971. Mollusques Pliocènes du nord de Madagascar. *Annales Paléontologie (Invertébrés)*, **67**, 1-43.
- Frey, R.W., Basan, P. and Smith, J.M. 1987. Rheotaxis and distribution of oysters and mussels, Georgia tidal creeks and salt marshes, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **61**, 1-16.
- Geyer, G. and Herbig, H.-G. 1988. New Eocene oysters and the final regression at the southern rim of the Central High Atlas (Morocco). *Geobios*, **21**, 663-691.
- Goldring, R. 1995. Organisms and the substrate: response and effect. In: *Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils* (Eds. D.W.J. Bosence and P.A. Allison). *The Geological Society of London. Geological Society Special Publication*, **83**, 151-180.

- Grinnell, R.S., Jr. 1974. Vertical orientation of shells on some Florida oyster reefs. *Journal of Sedimentary Petrology*, **44**, 116-122.
- Gutiérrez Mas, J.M., Martín-Algarra, A., Domínguez Bella, S. y Moral Cardona, J.P. 1991. *Introducción a la Geología de Cádiz*. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Cádiz, 315 pp.
- Harris, V.A. 1990. *Sessile animals of the Sea Shore*. Chapman and Hall, London, 379 pp.
- Harry, H.W. 1985. Synopsis of the supraspecific classification of living oysters (Bivalvia: Gryphaeidae and Ostreidae). *The Veliger*, **28**, 121-158.
- Herb, R. 1984. Récifs à huîtres récents et Miocènes. In: *Géologie et Paléocéologie des Récifs* (Eds. J. Geister et R. Herb). Institut de Géologie de l'Université de Berne, 22.1-22.12.
- Hudson, J.D. 1963a. The recognition of salinity-controlled mollusc assemblages in the Great Estuarine Series (Middle Jurassic) of the Inner Hebrides. *Palaeontology*, **6**, 318-326.
- Hudson, J.D. 1963b. The ecology and stratigraphical distribution of the invertebrate fauna of the Great Estuarine Series. *Palaeontology*, **6**, 327-348.
- Jiménez, A.P., Braga, J.C. and Martín, J.M. 1991. Oyster distribution in the upper Tortonian of the Almanzora Corridor (Almería, S.E. Spain). *Geobios*, **24**, 725-734.
- Laurain, M. 1980. *Crassostrea gryphoides* et *C. gingensis* (Schlotheim, 1813) deux expressions morphologiques d'une même espèce (Miocène, Bivalvia). *Geobios*, **13**, 21-43.
- Laurain, M. 1984. Structure et évolution spatio-temporelle d'une population de *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim): Le crassat Langhien de la carrière du Mas Cambelliès à Loupian (Hérault). *Géologie Méditerranéenne*, **11**, 295-301.
- Lawrence, D.R. 1971. Shell orientation in recent and fossil oyster communities from the Carolinas. *Journal of Paleontology*, **45**, 347-349.
- Littlewood T.J. and Donovan S.K., 1988. Variation in recent and fossil *Crassostrea* in Jamaica. *Palaeontology*, **31**, 1013-1028.
- Martín-Algarra, A. 1987. *Evolución Geológica Alpina del Contacto Entre las Zonas Internas y las Zonas Externas de la Cordillera Bética*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, (2 vol.), 1171 pp.
- Martinius, A.W. 1991. Growth rates and population dynamics in *Crassostrea* cf. *rarilamella* from the Lower Eocene Roda Formation (southern Pyrenees, Spain). *Geologie en Mijnbouw*, **70**, 59-73.
- Morton, B. and Chan, K.Y. 1986. The salinity tolerances of four species of bivalves from Hong Kong mangrove. In: *The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China* (Ed. B. Morton). Proceedings of the 2nd International Marine Biological Workshop, Hong Kong University Press, 1115-1121.
- Norris, R.M. 1953. Buried oyster reefs in some Texas bays. *Journal of Paleontology*, **27**, 569-576.
- Okemwa, E., Ruwa, R.K. and Polk P. 1986. The autecology of the edible oyster *Crassostrea cucullata* Born, 1778: Size related vertical distribution at Mkomani, Mombasa. *Kenya Journal of Science, Serie (B)*, **7**, 9-14.
- Plaziat, J.C. 1970. Huîtres de mangrove et peuplements littoraux de l'Éocène inférieur des Corbières. Les mangroves fossiles comme élément déterminant de paléocéologie littorale et de paléoclimatologie. *Geobios*, **3**, 7-27.
- Plaziat, J.C. 1995. Modern and fossil mangroves and mangals: their climatic and biogeographic variability. In: *Marine Palaeoenvironmental Analysis from Fossils* (Eds. D.W.J. Bosence and P.A. Allison). *The Geological Society of London. Geological Society Special Publication*, **83**, 73-96.
- Roldán-García, F.J. y García-Cortés, A. 1988. Implicaciones de materiales triásicos en la Depresión del Guadalquivir, Cordilleras Béticas (provincias de Córdoba y Jaén). *II Congreso Geológico de España*, **1**, 189-192.
- Seilacher, A. 1984. Constructional morphology of bivalves: Evolutionary pathways in primary versus secondary soft-bottom dwellers. *Palaeontology*, **27**, 207-237.
- Sen-Gupta, B.K. 1982. Ecology of benthic foraminifera. In: *Foraminifera. Notes for a Short Course* (Eds. M.A. Buzas and B.K. Sen-Gupta). University of Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology, **6**, 37-50.
- Shackleton, N.J., Backman, J., Zimmerman, H., Kent, D.V., Hall, M.A., Roberts, D.G., Schnitker, D., Baldauf, J.G., Desprairies, A., Homrighausen, R., Huddlestun, P., Keene, J.B., Kaltenback, A.J., Krumsiek, K.A.O., Morton, A.C., Murray, J.V. and Westberg-Smith, J. 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the north Atlantic region. *Nature*, **307**, 620-623.
- Stenzel, H.B. 1971. Oysters. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 6. Bivalvia, Part N* (Ed. R.C. Moore). The Geological Society of America and the University of Kansas Press, vol. **3**, 954-1224.
- Valiela, I. 1991. Ecology of coastal ecosystems. In: *Fundamentals of Aquatic Ecology* (Eds. R.S.K. Barnes and K.H. Mann). Blackwell Scientific Publications, 57-76.
- Viguier, C. 1974. *Le Néogène de l'Andalousie Nord-Occidentale (Espagne)*. Thèse 3^{ème} cycle, Université de Bordeaux, 449 pp.
- Zazo, C. 1979. El problema del límite Plio-Pleistoceno en el litoral S y SE de España. *Trabajos sobre Neógeno/Cuaternario*, **9**, 65-72.
- Zazo, C., Goy, J.L., Hoyos, M., Meco, J., Usera, J., García Vicente, J., Galván J. y Aguirre, E. 1977. El corte de Puerto Real y el problema del límite Plio-Pleistoceno en la Bahía de Cádiz. *Trabajos sobre Neógeno/Cuaternario*, **6**, 319-336.
- Zazo, C., Goy, J.L. y Dabrio, C. 1983. Medios marinos y marinos-salobres en la Bahía de Cádiz durante el Pleistoceno. *Mediterránea, Serie Geológica*, **2**, 29-52.