

Treb. Mus. Geol. Barcelona, 15 (2007): 25-49

---

# Paleoecología de la malacofauna de bivalvos del Mioceno superior de Cacela (SE Portugal)

Ana SANTOS\* y Eduardo MAYORAL\*

## ABSTRACT

SANTOS, A. & MAYORAL, E. Bivalve palaeoecology from Upper Miocene of Cacela (SE Portugal).

The interest for the Ribeira de Cacela fossil outcrop (SE Portugal) dating back to the mid-nineteenth century and was focused by the presence of a rich and diverse fauna, especially invertebrates, in an excellent state of preservation. In base on the study of bivalve malacofauna a total of 85 species and subspecies were identified. The paleoecologic analysis was done covering lithologic aspects, bivalve faune composition, bioerosion and presence of other taxa, which give relevant data to complete this subject. The local environmental conditions suggested by the bivalve assemblage indicate the presence of a coastal environmental, with low to moderate hydrodynamic conditions, depths around 20 to 30 meters, salinity conditions similar to the present ones and tropical to subtropical thermal regime, with higher water temperatures than those observed presently at these latitudes.

**Key words:** Bivalvia, Paleoecology, Upper Tortonian, Cacela, SE Portugal.

## RESUMEN

El interés por el yacimiento fósil de la Ribera de Cacela (SE Portugal) se remonta al siglo pasado y se centra principalmente en la gran riqueza y diversidad de la fauna malacológica, siendo de destacar el excelente estado de conservación que éstas presentan. Del estudio realizado, tomando como base la malacofauna de bivalvos, se han podido identificar un total de 85 especies y subespecies. El estudio tafonómico se realizó teniendo en cuenta la litología, la composición de los bivalvos, la bioerosión y la presencia de otros taxa, que pudieran aportar, eventualmente, datos importantes que completaran este apartado. El estudio de la paleocomunidad de bivalvos desde un punto de vista paleoambiental, para el área de estudio, sugiere un medio marino litoral de energía baja a moderada y una profundidad estimada entre 20 y 30 metros; una salinidad semejante a la actual dentro de un régimen térmico tropical a subtropical y temperatura del agua superior a las observadas actualmente para estas latitudes.

**Palabras clave:** Bivalvia, Paleocología, Tortoniense superior, Cacela, SE Portugal.

---

\* Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales, Campus El Carmen, Universidad de Huelva, Avda. Tres de Marzo, s/n, 21071 Huelva, España. E-mail: [asantos@dgyu.uhu.es](mailto:asantos@dgyu.uhu.es); [mayoral@dgyu.uhu.es](mailto:mayoral@dgyu.uhu.es)

## INTRODUCCIÓN

La presencia de sedimentos marinos neógenos en el Algarve (extremo Sur de Portugal) se conoce desde hace mucho tiempo, habiendo sido objeto de atención por parte de numerosos autores. En relación al yacimiento fosilífero de la Ribera de Cacela, los primeros trabajos datan de mediados del siglo XIX, siendo de destacar los realizados por Pereira da Costa (1866-67) y Cotter (1879). Estos trabajos al ser pioneros, no llegaron a establecer las relaciones entre las unidades geológicas y las características paleoecológicas del lugar estudiado. Todavía el trabajo de Pereira da Costa (1866-67) sigue siendo considerado como un trabajo clásico y de referencia sobre moluscos de este yacimiento.

Desde entonces y hasta la actualidad, este yacimiento ha sido objeto de una gran cantidad de trabajos, que abarcan temas variados, especialmente de paleontología (Dollfus *et al.*, 1903-04; Chavan, 1940; Ferreira, 1951; Freneix, 1957; Brébion, 1957; Cívís *et al.*, 2000; Santos, 2000; Rico-García *et al.*, 2006), estratigrafía (Bourcart & Zbyszewski, 1940; Antunes *et al.*, 1981; Cachão & Silva, 1992; Cachão, 1995; González-Delgado *et al.*, 2001; Studencka *et al.*, 2003), patrimonio paleontológico (Santos *et al.*, 1998; Santos *et al.*, 2001), o incluso, más recientemente de bioerosión (Cachão *et al.*, 2000; Santos, 2005; Santos *et al.* 2003; 2004; 2005). El interés particular de este afloramiento reside de hecho, en que presenta unas condiciones excepcionales de conservación y también porque es el único yacimiento portugués que pertenece al Tortonense superior, así como por su situación geográfica que permite aportar datos muy valiosos para completar las reconstrucciones paleobiogeográficas durante el Mioceno superior en la región del Mediterráneo Occidental.

De esta forma, el estudio sistemático de los bivalvos marinos del yacimiento de Cacela, retomado por Santos (2000), suministra un conjunto de datos susceptibles de caracterizar la orictocenosis, así como de abordar razonadamente, la asociación fosilífera desde el punto de vista paleoecológico.

En este contexto, se presenta un análisis paleoecológico referente a la paleobiocenosis de los bivalvos procedentes del Miembro inferior de la Formación de Cacela.

## SITUACIÓN GEOGRÁFICA Y GEOLÓGICA

El yacimiento fosilífero de Cacela se encuentra dentro del área del Parque Natural da Ria Formosa, en el extremo SE de Portugal (Fig. 1). Desde el punto de vista geológico, el yacimiento forma parte de la unidad morfoestructural meso-cenozoica y se incluye en la denominada Formación de Cacela (Ribeiro *et al.* 1979).

La Formación de Cacela presenta una potencia aproximada de 15 m y está constituida de muro hacia techo por los siguientes miembros (*sensu* Cachão, 1995; Cachão *et al.* 1998):

- “Conglomerados y limos fosilíferos de la Ribera de Cacela”, que corresponden a la diferenciación de niveles groseros, conglomeráticos, en el seno de limos muy fosilíferos.
- “Limos y lutitas de Cacela Fábrica”, que representan la secuencia de limos amarillo-anaranjados, con intercalaciones de niveles más pelíticos, de tono grisáceo;
- “Limos y arenas gruesas de Galé-Oura”, que corresponden a limos con una fuerte componente detrítica, formada por arenas gruesas y pequeños cantos rodados de cuarzo.

El nivel estudiado (C3), denominado como “Conglomerados y limos fosilíferos de la Ribera de Cacela” (Cachão *et al.* 1998), forma parte del Miembro inferior de esta Formación (Fig. 2). La datación propuesta para este Miembro en base a los datos de nanoplancton (Cachão, 1995), permiten situar bioestratigráficamente a este conjunto de sedimentos en la base de la biozona NN11 de Martini (1971), al cual corresponde la subzona CN9a de Okada y Bukry (1980), entre 8,2 y 7,5 Ma según Cande y Kent (1992). De acuerdo a su vez, con Cachão (1995), y desde un punto de vista bio-cronológico, el depósito del Miembro inferior de la Formación de Cacela habría ocurrido entre 8,2 Ma (FAD's de *Discoaster berggrenii* y de *D. quinqueramus*) y 7,5 Ma (LAD de *Minylita convalis*), lo cual lo situaría en la parte superior del Tortonense. Mas recientemente, datos de análisis de estroncio en conchas aragoníticas de bivalvos ( $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ) indican una edad de 8,6 (+/-0,4) Ma (Studencka *et al.*, 2003).

Desde el punto de vista faunístico, los sedimentos que afloran a lo largo de la Ribera de Cacela presentan una gran riqueza y diversidad, tanto a nivel micro como macrofaunístico, siendo de destacar la presencia en el primer caso, de nanoplancton, foraminíferos y ostrácodos, y en el segundo, especialmente de moluscos, representados por bivalvos, gasterópodos y escafópodos, en muy buen estado de conservación. También es posible encontrar cirrípedos balanomorfos, própodos de crustáceos decápodos, placas y espículas de equinodermos equinoideos, dientes y otolitos de peces y vértebras de mamíferos marinos.

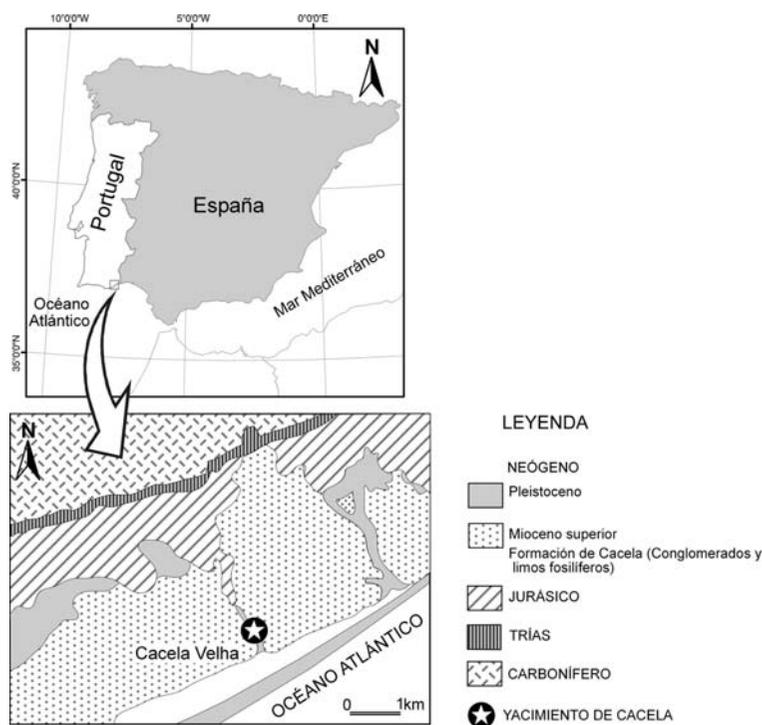


Fig. 1. Localización geográfica del yacimiento de Cacela (SE de Portugal).  
Fig. 1. Geographical location of the Cacela outcrop (SE Portugal).

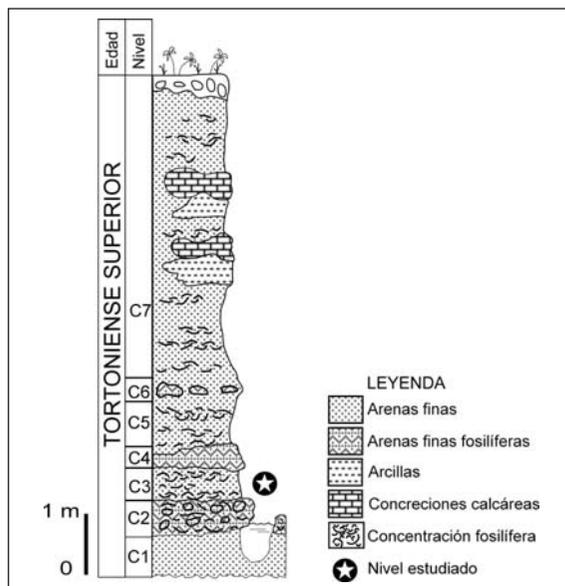


Fig. 2. Columna litoestratigráfica sintética del yacimiento de Cacela (SE de Portugal).

Fig. 2. Synthetic lithostratigraphic series of the Ribeira de Cacela section (SE Portugal).

## METODOLOGÍA

Se han estudiado tres puntos, elegidos aleatoriamente y separados entre sí cerca de 20 m, en los cuales se puede seguir lateralmente y en continuidad estratigráfica, el nivel fosilífero en cuestión.

En cada uno de los puntos se realizó un muestreo estratificado aleatorio tomando 10 kg de sedimento, con el objetivo de proceder al estudio sedimentológico y de la malacofauna de bivalvos respectivamente. También se ha caracterizado la matriz sedimentaria habiéndose determinado el contenido en carbonato cálcico junto con el análisis granulométrico correspondiente.

El contenido en carbonato cálcico ( $\text{CaCO}_3$ ) se determinó por acidificación del sedimento empleando para ello el ácido clorhídrico (HCL) a un 10%.

En cuanto al análisis granulométrico, la determinación de la fracción gruesa se realizó mediante agitación mecánica, en seco, utilizándose una columna de tamices ASTM con una luz de malla entre  $-2,0 \phi$  a  $2,5 \phi$ , en intervalos de  $0,5 \phi$ . A su vez, la fracción fina ( $< 2,5 \phi$ ) se determinó con el auxilio de un granulómetro de tipo Malvern, por vía húmeda.

El estudio tafonómico se centró exclusivamente en el análisis de la malacofauna de bivalvos, según la metodología propuesta por Ager (1963) y Goldring (1991). De este modo, se tuvo especial consideración en el tipo de sedimento, distribución, orientación, grado de conservación de los fósiles y bioerosión, así como el origen y la naturaleza de la orictocenosis.

Por último, el estudio paleoecológico se ha centrado tanto en la malacofauna de bivalvos como en la de otros grupos taxonómicos, especialmente gasterópodos.

Se estudiaron también varios factores abióticos y bióticos, en especial, la naturaleza del sustrato, la batimetría, la temperatura, la salinidad, el hidrodinamismo, la diversidad y los hábitos alimentarios.

## ANÁLISIS DE LA PALEOCOMUNIDAD

### Características sedimentológicas

En relación a los datos obtenidos en el estudio sedimentológico de las tres muestras hay que decir que éstas no han evidenciado gradientes granulométricos diferentes a lo largo de la secuencia fosilífera estudiada. Así, y de acuerdo con la clasificación de Wentworth (1922 *vide* Tanner, 1995), la matriz sedimentaria se caracteriza por ser una arena de grano fino, poco consolidada, mal calibrada (1.82) y de asimetría negativa (-0.10). El diámetro medio de las partículas es de 0.16 mm. La componente fina (< 62  $\mu\text{m}$ ) se sitúa en el 12,7%, mientras que la fracción gruesa (>62  $\mu\text{m}$ ) llega al 87,3%. El porcentaje de carbonato cálcico es del orden del 13.9%.

Por último, en cuanto a la bioturbación, se ha constatado que ésta es nula o prácticamente inexistente.

### Características de la orictocenosis

A partir de la muestra total del sedimento fue posible cuantificar la malacofauna de bivalvos, habiéndose obtenido 4457 individuos con un total de 85 especies (Tabla 2), de los cuales el 82 % corresponden a individuos con dimensiones inferiores a 4 mm.

En referencia a la composición taxonómica, esta se caracteriza por un valor elevado de la subclase Heterodonta, que constituye el 77 % del número total de especies, seguida por la subclase Pteriomorpha, con un 17 % y por último, la subclase Palaeotaxodonta, con apenas el 6 %. Las familias mejor representadas en términos de diversidad de especies (Fig. 3) son Veneridae con 15 especies, Tellinidae con 10

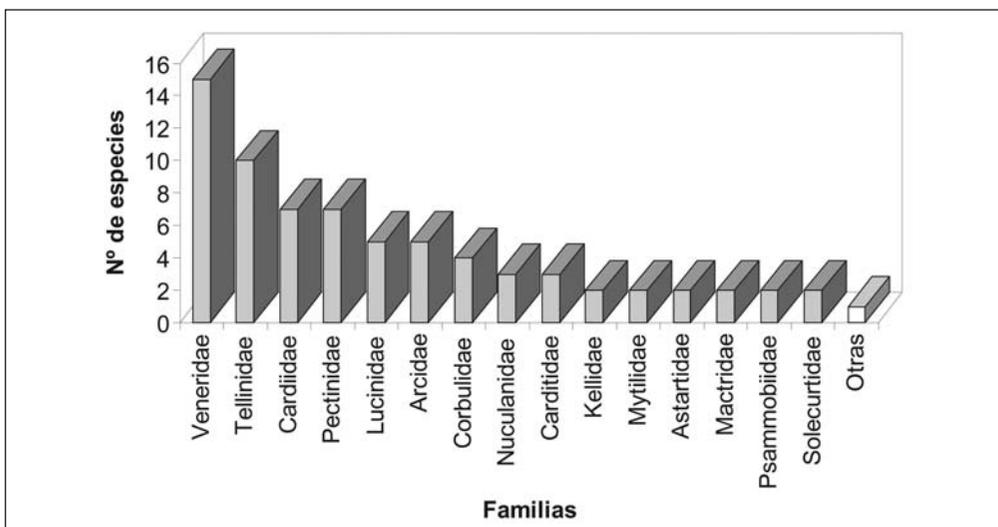


Fig. 3. Representación de las familias de bivalvos del yacimiento de Cacula con mayor diversidad de especies.  
Fig. 3. Bivalve family histogram from Cacula outcrop with major species diversity.

especies, Cardiidae y Pectinidae con siete especies, seguida de las familias Lucinidae y Arcidae ambas con cinco. Les siguen Corbulidae con cuatro especies y la familia nuculanidae con tres.

Esta estructura taxonómica está directamente relacionada con el tipo de sustrato, el cual sería propicio para los bivalvos endobentónicos filtradores y no así para los de la epifauna y pteriomorfos vágiles, razón por la cual éstos están reducidos en términos de abundancia relativa.

Las especies mejor representadas en número de individuos son en orden decreciente las siguientes: *Clausinella dertoparva*, *Corbula* (V.) *gibba*, *Nucula* (N.) *nitidosa*, *Nuculana* (L.) *pella* y *Spisula* (S.) *subtruncata*, que representan en conjunto el 60 % del total de individuos obtenidos en el muestreo volumétrico.

La composición sistemática de los macrofósiles a lo largo del horizonte fosilífero estudiado no representa variaciones significativas, siendo la distribución vertical y horizontal homogénea y regular.

En lo que respecta al estado de conservación de los bivalvos, éste es excelente. De hecho, es posible obtener ejemplares con las valvas articuladas y en posición natural (p.e: *Panopea* (P.) *glycimeris*, *Angulus* (P.) *planata*, *Solen marginatus*). En las conchas con las valvas articuladas y cerradas, el sedimento que constituye el relleno interno es idéntico al de la matriz circundante (p.e: *Linga* (L.) *columbella*, *Megaxinus* (M.) *transversus*, *Diplodonta* (D.) *rotundata*, *Nuculana* (L.) *pella*, *Cardita jouanneti* y *Spisula* (S.) *subtruncata*). No obstante, y de un modo general, el porcentaje de valvas articuladas es reducido, siendo lo más frecuente, en la mayoría de las especies, encontrar ejemplares desarticulados. Estas conchas desarticuladas no presentan orientaciones predominantes, y su grado de rodamiento es prácticamente nulo. Las valvas desarticuladas aparecen tanto con la concavidad hacia arriba como hacia abajo, si bien hay una ligera tendencia hacia la primera.

Algunos ejemplares, concretamente los pertenecientes a la especie *Angulus* (P.) *planata*, que están en posición natural, presentan evidencias de perforaciones representadas por *Oichnus paraboloides* (Bromley) (Lám. 2, fig. 5), así como señales dejadas por la actividad depredadora de crustáceos decápodos, perforaciones de briozoos (*Pennatichnus moguerenica*, Mayoral, 1988; Lám. 2, fig. 6), esponjas (*Entobia geometrica*, Bromley & D'Alessandro, 1984; Lám. 2, fig. 7) y anélidos (*Caulostrepsis taeniola*, Clarke, 1908; Lám. 2, fig. 8).

Las valvas que presentan fracturas poseen los bordes agudos y angulosos, que seguramente se deberán en la mayoría de los casos, a la actividad depredadora de los crustáceos decápodos y, en menor medida, a la compactación del sedimento. Powell *et al.* (1989) refieren que la fracturación de conchas es bastante común en ambientes de baja energía, y resultan directamente de la actividad depredadora.

La conservación de las estructuras morfológicas de ornamentación delicada, especialmente vulnerables a la destrucción mecánica por el transporte, es extremadamente buena. Son de destacar la presencia de ejemplares con espinas (*Acanthocardia* (A.) *paucicostata*, *Cardium hians* (Lám. 1. fig. 1 a-b)), lamelas (*Arcopagia* (A.) *corbis*, *Circomphalus foliaceolamellosos* (Lám. 1. fig. 2 a-b)) y aurículas (Pectínidos), todas ellas bien conservadas. Además, existen numerosas especies con ornamentación bien desarrollada, y otras, también muy frecuentes, cuya ornamentación es menor.

No se observa un efecto selectivo en el tamaño de los ejemplares en el horizonte estudiado, siendo posible encontrar formas de grandes dimensiones, tales como *Cardium hians*, *Panopea (P.) glycimaris*, *Pelecypora (C.) brocchii*, *Pelecypora (C.) gigas* (Lám. 1. fig. 3 a-b), *Callista italica* (Lám. 1. fig. 4 a-b), junto con formas más pequeñas, como *Nucula (N.) nitidosa*, *Spisula (S.) subtruncata*, *Corbula (V.) gibba*, entre otras. También es posible encontrar de forma dispersa ejemplares de una misma especie en diversos estadios de crecimiento, como es el caso de las especies *Gigantopecten tournali* (Lám. 2. fig. 3 a-b) y *Megacardita jouanneti* (Lám. 2. fig. 4 a-b).

Es de resaltar del mismo modo, la presencia de numerosos ejemplares de bivalvos y gasterópodos (Tellinidae y Naticidae) con restos de patrones de coloración originales, lo que presupone la conservación de pigmentos orgánicos en estas conchas (Lám. 1. fig. 5 a-b), así como vestigios de conservación de ligamentos calcificados, sobretodo en la familia Tellinidae.

### Tipo de orictocenosis

Las asociaciones fósiles presentes, como consecuencia directa del mayor o menor transporte sufrido, están constituidas tanto por elementos autóctonos, como por elementos alóctonos, y sobretodo, por elementos subautóctonos. Por esta razón, su carácter es heterogéneo.

En lo que se refiere a los elementos autóctonos, éstos se encuentran representados por los bivalvos que se encuentran en posición natural, que además, presentan en sus valvas evidencias de depredación producidas por gasterópodos carnívoros (*Oichnus*).

Al mismo tiempo, durante la formación de esta orictocenosis, se produjo también la acumulación en el fondo de organismos nectónicos (restos de peces) y planctónicos (cocolitofóridos, foraminíferos), que existían en vida en la columna de agua suprayacente. No obstante, estos elementos alóctonos no constituyen una parte significativa de la orictocenosis, al contrario de los elementos subatóctonos, que son los más comunes.

Los elementos subautóctonos, que son los dominantes, sufrieron un transporte reducido que se pone de manifiesto por el bajo grado de acción mecánica (rodamiento, fragmentación, fracturación angulosa, entre otros) y/o biológica (incrustaciones y perforaciones), conservación de estructuras de ornamentación frágiles (espinas, lamelas y aurículas), presencia de varios estados de crecimiento entre los organismos, presencia de valvas articuladas y cerradas muchas de ellas fuera de su posición natural, inexistencia de selección de tamaños y de orientación *post-mortem* predominante.

De esta forma, la orictocenosis sería mayoritariamente del tipo subautóctono. De hecho, en función de las características observadas, es de suponer para el conjunto de la fauna fósil un pequeño tiempo de exposición que se manifiesta por una baja proporción de incrustación y bioerosión, seguido de un enterramiento relativamente rápido.

No obstante, este conjunto debió ser transportado por corrientes que condujeron a su removilización y posterior redepósito en el fondo marino, produciendo así, algunas alteraciones en la biocenosis primitiva. Este tipo de acumulación es compatible con la acción de eventos ocasionales y episódicos de alta energía, tales como tempestades (González-Delgado *et al.* 1995; Santos 2005).

## INTERPRETACIÓN PALEOECOLÓGICA

### Factores abióticos

#### Sustrato

La naturaleza del sustrato corresponde a una arena de grano fino, cuyas características sedimentológicas ya han sido expuestas en el apartado correspondiente. En este contexto, hay que destacar el carácter arenoso y móvil del sustrato. Este tipo de sustrato favorece el desarrollo de los taxones encontrados, en los que dominan los bivalvos endobentónicos, con el 62%, seguidos por los endobentónicos superficiales, con el 12% de las especies de la muestra (Figura 4). Las especies de hábitos epibentónicos con biso representan el 7% de toda la muestra. Estas especies, a pesar de su modo de vida, no presentan preferencia exclusiva por sustratos sólidos, como es el caso de *Striarca lactea* y *Crassadoma multistriata*, que pueden aparecer igualmente en sustratos de naturaleza pelítica y arenosa. Su presencia viene a confirmar este hecho, una vez que no fue identificada la existencia de sustratos rocosos.

Por otra parte, las características del sustrato del horizonte C3 no serían propicias al desarrollo de especies epibentónicas, ya fuesen cementadas, con biso o vágiles, razón por la cual éstas se encuentran reducidas en términos de abundancia relativa. De cualquier forma, la presencia de especies con estas características indica que éstas tendrían como sustrato de soporte, posiblemente, conchas de moluscos bivalvos y gasterópodos o, eventualmente, estructuras vegetales, como por ejemplo las algas.

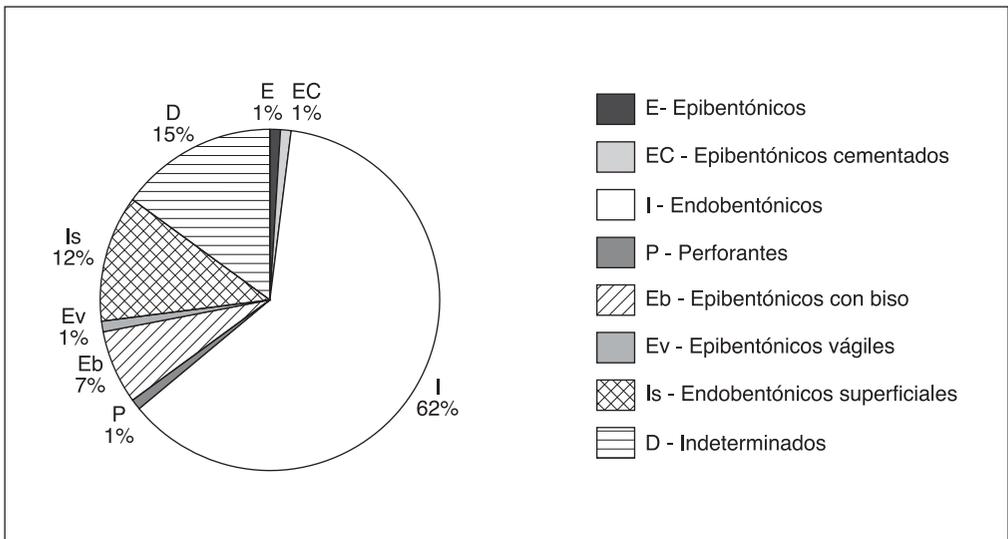


Fig. 4. Distribución de las especies de bivalvos del nivel 3 (C3) del yacimiento de Cacela, según su modo de vida.

Fig. 4. Circular diagram of bivalve distribution of level 3 (C3) from Cacela according with their mode of life.

### Batimetría

La estimación de la profundidad se ha basado fundamentalmente en los bivalvos, así como en las características del sedimento. A partir de otros grupos especialmente gasterópodos y de evidencias de estructuras bioerosivas (microperforaciones de algas), fue posible obtener algunos datos adicionales que han contribuido a tener una visión más aproximada de la paleobiocenosis.

La interpretación paleoambiental que Cachão y Freitas (1998) hacen para este tipo de facies marina, por comparación con sedimentos actuales de características similares, es la de una sedimentación en un dominio de plataforma interna de poca profundidad (10 a 30 metros de profundidad).

El análisis del conjunto de la malacofauna de bivalvos testimonia el carácter poco profundo de la paleobiocenosis. De esta forma, dominan las especies pertenecientes al piso infralitoral, tales como *Spisula (S.) subtruncata*, *Macona (P.) elliptica*, *Circomphalus foliaceolamellosus* y *Solen marginatus*, que son ejemplos de formas que no traspasan el límite inferior de este piso, lo que prueba el carácter poco profundo del área.

De las especies identificadas, el 27% son exclusivas del piso infralitoral, mientras que el 12% son especies pertenecientes al piso medio-infralitoral (Figura 5). Las restantes especies pueden encontrarse tanto en el piso mediolitoral a circalitoral (16%), como de el infralitoral hasta el circalitoral (22%).

En relación al número de individuos, el 21% pertenecen a especies exclusivas de la zona infralitoral (953 ejemplares), y el 2% corresponden a especies pertenecientes al piso medio-infralitoral (81 ejemplares).

Si tenemos en consideración los gasterópodos, es posible también encontrar especies típicas del piso infralitoral o que no superan su límite inferior, especialmente, *Tornus (T.) basiglabra*, *Sinum (S.) haliotoideum*, *Acteon tornatilis*, *Neverita josephinia*, *Diodora (D.) italica* y *Gibberula miliaria*.

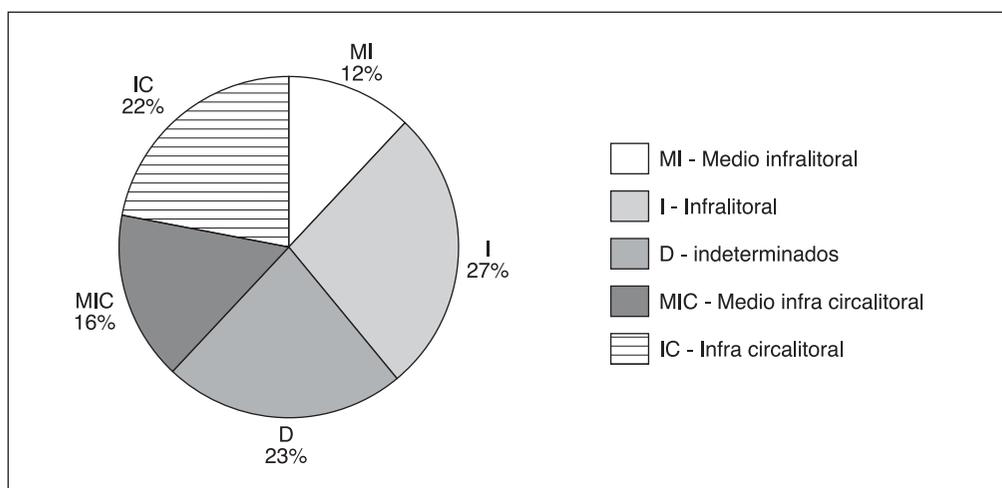


Fig. 5. Distribución de las especies de bivalvos del nivel 3 (C3) del yacimiento de Cacela, según su batimetría.  
Fig. 5. Circular diagram of bivalve distribution of level 3 (C3) from Cacela according with their batimetry.

La presencia de conchas de bivalvos con evidencias de microperforaciones originadas por algas (*Ichnoreticulina elegans*, Radtke & Golubic, 2005; *Cavernula pediculata*, Radtke, 1991) indican igualmente datos sobre la profundidad en que éstas fueron realizadas (Santos & Mayoral, *in press*).

De acuerdo con estos autores, estas microperforaciones corresponderían a una batimetría típica de la zona fótica inferior (de 20 a 75 metros de profundidad), pudiendo también observarse en la parte baja de la zona fótica inferior (entre 20 y 50 metros de profundidad). Algunas algas verdes como *Ostreobium quekettii* (icnoespecie *Ichnoreticulina elegans*) han mostrado ser excelentes indicadores para el límite fótico (Wisshak *et al.*, 2005).

En este contexto, y de acuerdo con la estratificación propuesta por Peres y Picard (1964), el límite inferior del piso infralitoral es aquel que es compatible con la presencia de algas fotófilas. Según los autores anteriores, este límite inferior se sitúa entre los 15-20 metros de profundidad para latitudes elevadas, y entre los 30-40 metros de profundidad para el Mediterráneo, pudiendo ir hasta los 80 metros de profundidad para algunas zonas tropicales. Para las costas portuguesas, el límite inferior del piso infralitoral se sitúa entre los 20-24 metros de profundidad de acuerdo con Saldanha (1995). Es posible de este modo, en base al carácter infralitoral de las asociaciones de moluscos bivalvos, estimar una profundidad aproximadamente igual, o incluso inferior, a 20-30 metros.

### **Salinidad**

La presencia de especies estenohalinas, tales como *Nuculana (L.) pella*, *Nuculana (S.) fragilis*, y de formas que requieren una salinidad normal que no toleran influjos de agua dulce, como por ejemplo, *Acanthocardia (A.) paucicostata* (Brambilla, 1976), sugieren un ambiente de salinidad marina normal. Esta hipótesis se confirma también por la presencia de ejemplares y/o restos pertenecientes a escafópodos, dinoflagelados y equinodermos, los cuales se encuentran únicamente en ambientes marinos de estas características.

### **Hidrodinamismo**

La presencia reducida de bivalvos con valvas articuladas en posición natural, en relación con el gran porcentaje de valvas desarticuladas, pone en evidencia la existencia de un transporte que condujo a alterar la biocenosis primitiva. La conservación de estructuras de ornamentación delicadas (espinas y lamelas), las cuales son especialmente vulnerables a la destrucción mecánica por el transporte, la inexistencia de una orientación preferencial de las conchas de bivalvos y gasterópodos, así como el bajo grado de rodamiento observado, sugiere que el medio, en condiciones normales, sería de baja energía.

No obstante, la presencia de elementos articulados frente a los muy fragmentados, desarticulados y desgastados puede interpretarse como resultado de la acción de tempestades. Así, durante el periodo de mayor energía el sedimento fino que se encuentra en el substrato es levantado en la vertical (“winnowing”) y los organismos endoben-

tónicos que viven cerca de la superficie son fácilmente desenterrados, desarticulados y, muchos, fracturados. Cuando las condiciones energéticas del medio dejan de ser tan intensas, el sedimento y los restos de fragmentos aventados, caen y sepultan los organismos previamente exhumados. El resultado final es una mezcla de elementos re-sedimentados y/o reelaborados con otros en buen estado de conservación.

Por otra parte, no todas las fracturas observadas pueden tener un origen como el expresado anteriormente. Cadée (1968) refiere que el grado de fracturación de las conchas por acción de depredadores (fundamentalmente crustáceos y peces) es un factor importante y común en ambientes de baja energía, pudiendo confundirse con la destrucción mecánica (fragmentación), originada en los ambientes más energéticos. También Powell *et al.* (1989) y Vermeij (1995) confirman esta teoría.

Todas las características anteriores indicarían un depósito (y/o redepósito) con re-sedimentación *in situ*, asociado a condiciones de alta energía, con efectos locales diferentes, una vez que en algunos puntos de este mismo nivel la fragmentación, la angulosidad, abrasión y bioerosion pueden llegar a ser considerables, mientras que en otros, la fracturación, el redondeamiento, o bien los elementos articulados, pueden llegar a presentar valores más elevados, relacionados estos últimos con una reelaboración incipiente.

### **Temperatura**

El análisis de las especies permite situarlas en una zona cuyas aguas tenían una temperatura que era sustancialmente superior a la que se registra hoy día en esta misma latitud. De hecho, algunos de los taxones identificados se encuentran actualmente circunscritos a los mares tropicales y subtropicales, o son más comunes y abundantes en estas zonas, indicando la existencia de una paleotemperatura de las aguas relativamente elevada. La presencia de especies como *Cardium hians* (Lám. 1, fig. 1 a-b), *Circumphalus foliaceolamellosus* (Lám. 1, fig. 2 a-b), *Anadara (A.) diluvii* (Lám. 1, fig. 6 a-b), *Angulus (O.) compressa* (Lám. 1, fig. 7 a-b), *Callista (C.) cf. erycinoides* (Lám. 1, fig. 8 a-b), *Tugonia (T.) anatina* (Lám. 1, fig. 9) y *Cardita (C.) calyculata* (Lám. 2, fig. 1 a-b) son buenos ejemplos de taxones con grandes afinidades tropicales.

Es de resaltar igualmente, la aparición de conchas gruesas y de grandes dimensiones como *Pelecypora (C.) gigas* (Lám. 1, fig. 3 a-b), *Callista italica* (Lám. 1, fig. 4 a-b), *Callista chione* (Lám. 2, fig. 2 a-b), *Gigantopecten tournali* (Lám. 2, fig. 3 a-b) y *Megacardita jouanneti* (Lám. 2, fig. 4 a-b), que refuerzan la idea de la existencia de una temperatura elevada, coincidente con zonas climáticas de aguas calientes.

En relación con los gasterópodos, la presencia frecuente y diversa de formas pertenecientes a las familias Terebridae, Conidae y Ficidae, las cuales se consideran termófilas (Marasti y Raffi, 1979), son otro testimonio que lleva a reforzar la idea inicial de un régimen térmico tropical o subtropical para la zona.

De acuerdo con los estudios realizados sobre los terébridos actuales efectuado por Davoli (1976), los taxones pertenecientes a esta familia son extremadamente útiles en las reconstrucciones paleoambientales, particularmente en lo que se refiere a la estimación de las paleotemperaturas. La presencia de este tipo de especies indica una temperatura media anual, en la superficie marina, de cerca de 18° C, durante cuatro

meses al año, y nunca inferior a 15° C, con una amplitud térmica entre el mes más caliente y el más frío del año de 6° C (Davoli, 1976). Según Sverdrup *et al.* (*vide* Davoli, 1976) actualmente, la amplitud térmica anual en la latitud de Portugal se estima aproximadamente alrededor de los 8° C.

Así, de acuerdo con lo comentado anteriormente es posible estimar la paleotemperatura de las aguas como superior a la actualmente registrada para la latitud en la que se encuentra el yacimiento. Estas condiciones térmicas estarían próximas a las tropicales (subtropicales), que se observan en la región del Atlántico Este, que se extiende desde Senegal hasta Angola, y que coincide con la provincia malacológica del África occidental.

## Factores bióticos

### *Estructura trófica*

El hecho de que algunas especies de bivalvos pueda poseer más de un tipo de alimentación, ha originado algunas dificultades en lo que se refiere a la discusión sobre este punto. De este modo, hay que destacar el dominio de los organismos filtradores dentro de la fauna de bivalvos, tanto en número de especies, como en número de individuos, con el 57% y el 35%, respectivamente (Fig. 6, 7).

En términos de familias, la mayoría de los bivalvos filtradores pertenecen a los venéridos. Los organismos con este hábito alimenticio dependen, en gran parte, del plancton suspendido en la columna de agua. Este hecho, lleva a suponer que habitarían medios suficientemente tranquilos para que no se produjeran grandes alteraciones en los recursos de los cuales dependen, aunque serían lo bastante “agitados” como para mantener las partículas en suspensión. Estas observaciones confirman lo anteriormente expuesto en relación al estudio tafonómico, es decir, que los limos se habrían depositado en condiciones de un hidrodinamismo bajo (a moderado), próximos a la zona costera, a poca profundidad, y con el alimento suficiente para mantener una comunidad dominada por este tipo de organismos (suspensívoros).

En cuanto a los bivalvos detritívoros, éstos son menos numerosos y apenas corresponden a un 20% en términos del número de especies, y a un 27% en términos del número de individuos.

En esta línea, el análisis de los datos permite confirmar lo referido por González-Delgado *et al.* (1995), de que durante el Tortonense los organismos filtradores eran el grupo más abundante en relación a los detritívoros, contrariamente a lo que aconteció durante el Plioceno, donde la proporción se invirtió.

### *Bioerosión*

El material estudiado se caracteriza por evidenciar una gran variedad de estructuras bioerosivas.

Han sido identificadas 24 icnoespecies (dos con nomenclatura abierta *isp.*) pertenecientes a 18 icnogéneros, los cuales representan microperforaciones de algas (*Cavernula pediculata*, *Ichnoreticulina elegans*), hongos (*Saccomorpha terminalis*).

esponjas clionideas (*Entobia* isp.), briozoos ctenostomados perforantes (*Pennatichnus moguerenica*, *P. luceni*, *Pinaceocladichnus onubensis*), anélidos poliquetos perforantes (*Caulostrepsis taeniola*, *C. contorta*, *Maeandropolydora decipiens*, *M. sulcans*), anélidos tipo sipuncúlido o poliquetos terebélidos (*Umbichnus inopinatus*), bivalvos litófagos (*Gastrochaenolites dijugus*), gasterópodos carnívoros (*Oichnus simplex*, *O. paraboloides*), briozoos cheilostomados (*Leptichnus peristoma*, *L. dromeus*), marcas producidas por incrustación de balanomorfos (*Anellusichnus circularis*, *A. undulatus*), gasterópodos (*Lacrimichnus cacelensis*) y bivalvos (*Centrichnus eccentricus*), marcas producidas por acción raspadora de equinodermos (*Gnathichnus pentax*) y gasterópodos herbívoros (*Radulichnus inopinatus*).

Los ejemplares con señales de bioerosión pertenecientes a especies infaunales, sobretudo las endobentónicas superficiales, dominan sobre los ejemplares de especies epifaunales. Este dominio está relacionado con su posición en el sedimento que hace que sean más fácilmente atacadas o colonizadas por organismos bioerosionadores. Así, la familia Tellinidae (*Angulus (O.) compressus*, *Angulus (P.) planatus*, *Arcopagia (A.) corbis*) es la que presenta un mayor número de especies con mayor incidencia de estructuras bioerosivas, seguida de la familia Veneridae (*Circomphalus foliaceolamellosus*, *Pelecypora (C.) brocchii*).

En relación a las especies epifaunales, los ejemplares con evidencias bioerosivas pertenecen esencialmente a las familias Ostreidae (*Ostrea edulis*) y Pectinidae (*Crassadoma multistriata* y *Gigantopecten tournali*).

El porcentaje de bioerosión total es bajo, con un valor del 11%. Desde el punto de vista de las estructuras bioerosivas, dominan las producidas por organismos depreda-

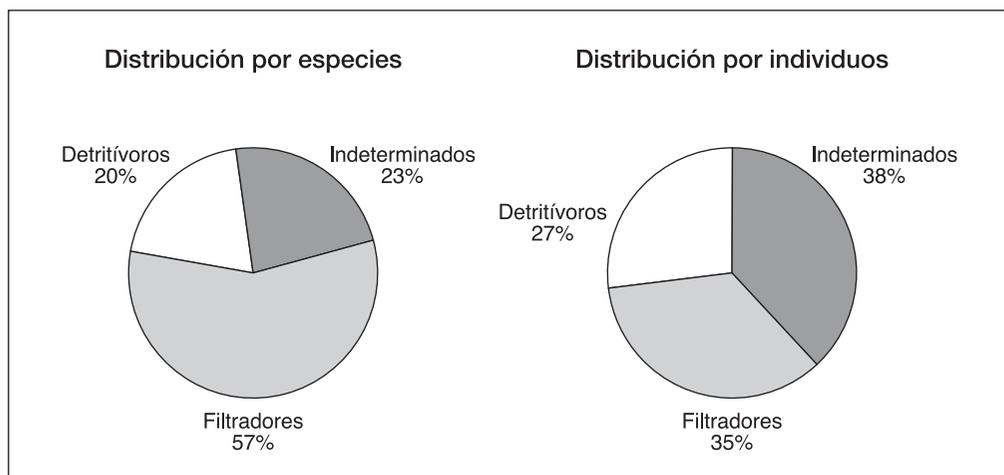


Fig. 6. Distribución por especies de bivalvos del nivel 3 (C3) del yacimiento de Cacela, según su tipo trófico.  
Fig. 6. Circular diagram distribution of bivalve species of level 3 (C3) from Cacela according with their trophic level.

Fig. 7. Distribución por individuos de bivalvos del nivel 3 (C3) del yacimiento de Cacela, según su tipo trófico.  
Fig. 7. Circular diagram distribution of bivalve specimens of level 3 (C3) from Cacela according with their trophic level.

dores, con un valor de 28,9%. En cuanto a los no depredadores, dominan las microperforaciones de algas (20,7%), siguiendo por orden decreciente las de los anélidos poliquetos (12,4%), briozoos ctenostomados (10,5%) y esponjas clionideas (9,4%). El resto de las evidencias presentan valores poco significativos (Tabla 1).

Las estructuras bioerosivas presentan características propias de unas condiciones normales del fondo marino, como son aquellas que se producen en vida (básicamente estructuras orientadas y en las zonas externas de las valvas) o en fases inmediatamente *post-mortem* (sin orientación y con un mayor porcentaje de registro en el interior de las valvas). Al mismo tiempo, también aparecen registros característicos de etapas donde la exposición de las conchas fue algo más prolongada y que evidencian una colonización y/o perforación claramente *post-mortem* (registros ubicados en ambas caras de las valvas).

## CONCLUSIONES

La interpretación global de las características expuestas anteriormente evidencia la existencia de una orictocenosis de carácter heterogéneo subautóctono. Así, en líneas generales, la fauna debió de estar sometida a un período de exposición reducido con un transporte lateral poco significativo, seguido de un enterramiento relativamente rápido.

Desde el punto de vista paleoecológico, los recursos alimenticios se encontrarían, en condiciones normales, en un ambiente tranquilo y sin grandes perturbaciones (a excepción de los eventos tormentosos), verificándose el dominio de los organismos filtradores dentro de la fauna de bivalvos. En cuanto a la batimetría, dado el carácter infralitoral de las asociaciones, así como por el tipo de sedimento, el ambiente correspondería a un medio de baja profundidad con valores aproximadamente iguales, o inferiores, a 20-30 metros. La presencia constante de microperforaciones de algas junto con su gran abundancia relativa, abogan igualmente por un ambiente sublitoral o de plataforma interna, donde la iluminación sería bastante buena (zona fótica superior). La tasa de sedimentación sería reducida, lo que permitiría, de alguna forma, la aparición de estructuras relacionadas con la actividad perforante de anélidos poliquetos (*Caulostrepis-Maeandropolydora*) que, después de las microperforaciones de algas, son los registros más abundantes. Bajo este régimen de sedimentación se producirían eventos de enterramiento rápido que, de cierta forma, inhibirían el establecimiento de otros organismos perforantes, que necesitan de más tiempo para instalarse, como son las esponjas clionideas, lo que justifica que el registro de sus estructuras (*Entobia*) sea generalmente muy bajo.

Una vez enterrados, los elementos serían sustraídos a la Zona Tafonómica Activa, inhibiéndose, de esta forma, los procesos biostratinómicos destructivos resultantes de un largo tiempo de exposición sobre el fondo marino. Sin embargo, por el tipo de conservación observado en este nivel, puede decirse que en algunos puntos éstas estarían controladas por procesos biostratinómicos mecánicos (Brett & Baird, 1986; Kidwell & Bosence, 1991; Speyer & Brett, 1988), relacionados con períodos puntuales de elevada energía.

La salinidad marina sería semejante a la actual para el área. El hidrodinamismo al cual estaría sujeta la paleocomunidad sería de baja a moderada energía, perturbado puntualmente por pequeñas tempestades. Finalmente, la presencia de taxones con características termófilas permite situar la paleobiocenosis de Cacela en una zona climática de aguas calientes y en un régimen térmico tropical a subtropical.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido subvencionado por la Fundação para a Ciência e a Tecnologia (Portugal) y por la EU (POCI 2010) mediante una beca post-doctoral (Praxis SFRH/BPD/20562/2004/FQ9R) de A.S. y por el Grupo de Investigación RNM 316 de la Junta de Andalucía.

## BIBLIOGRAFÍA

- Ager, D.V. 1963. *Principles of Paleocology*. New York: McGraw-Hill Book Co. 371 pp.
- Antunes, M., Bizon, G., Nascimento, A. & Pais, J. 1981. Nouvelles données sur la datation des dépôts Miocènes de l'Algarve (Portugal), et l'évolution géologique régionale. *Ciências da Terra (U.N.L.)*, **6**: 153-168.
- Bourcart, J. & Zbyszewski, G. 1940. La faune de Cacela en Algarve (Portugal). *Com. Serv. Geol. Portugal*, **21**: 3-60.
- Brambilla, G. 1976. I Molluschi Pliocenini di Villalvernia (Alessandria). I. Lamellibranchi. *Mem. Soc. Ital. Sci. nat. Mus. civ. St. nat. Milano*, **21** (3): 81-128, 10 pls.
- Brébion, Ph. 1957. Le Mitra fusiformis des couches tortoniennes de Cacela est une espèce nouvelle: Mitra pereirai n.sp. *Com. Serv. Geol. Portugal*, **38** (1): 241-242.
- Brett, C.E. & Baird, G.C. 1986. Comparative taphonomy: a key to paleoenvironmental interpretation based on fossil preservation. *Palaios*, **1**: 207-227.
- Cachão, M. 1995. *Utilização de Nanofósseis calcários em biostratigrafia, paleoceanografia e paleoecologia. Aplicações ao Neogénico do Algarve (Portugal) e do Mediterrâneo Ocidental (ODP 653) e à problemática do Coccolithus pelagicus*. Ph.D. dissertation, Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa. 356 pp. (Unpublished.)
- Cachão, M., Boski, T., Moura, D., Dias, R., Silva, C.M., Santos, A., Pimentel, N. & Cabral, J. 1998. Proposta de articulação de las unidades sedimentares neogénicas e quaternárias da Algarve (Portugal). *Com. Inst. Geol. Mineiro*, **84** (1): a169-a172.

- Cachão, M. & Freitas, M.C. 1998. Sedimentologia e interpretação paleoambiental de areolas do Neogénico português (dados preliminares). *Com. Inst. Geol. Mineiro*, **84** (1): a165-a168.
- Cachão, M., Gibert, M. de, Mayoral, E., Muñiz, F. & Silva, C.M. 2000. Paleocnologia da Formação de Cacela (Miocénico superior), Algarve, Portugal: dados preliminares. *Resumos das XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología / I Congreso Ibérico de Paleontología, Évora*: 5-7.
- Cachão, M. & Silva, C.M. 1992. Neogene Palaeogeographic evolution of Algarve Basin (Southern Portugal): a two step model. Preliminary data. *Gaia*, **4**: 39-42.
- Civis, J., Pais, J., González Delgado, J.A. & Legoinha, P. 2000. Síntesis paleontológica del Tortonense superior de Cacela (Algarve, Portugal). *Resumos das XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología / I Congreso Ibérico de Paleontología, Évora*: 10-11.
- Cadée, G.C. 1968. Molluscan biocoenoses and thanatocoenoses in the Ria de Arosa, Galicia, Spain. *Zoologische verhandelinger, Rijksmus. Nat Hist. Leiden*, **95**: 1-117 pp., 6 pls.
- Cande, S. & Kent, D.V. 1992. A new geomagnetic polarity time scale for the late Cretaceous and Cenozoic. *Journ. Geophys. Research*, **97**: 13.917-13.951.
- Chavan, A. 1940. Les fossiles du Miocène supérieur de Cacela. *Com. Serv. Geol. Portugal*, **21**: 61-106.
- Cotter, J.C.B. 1879. Fósseis de las bacias Terciárias marinhas do Tejo, do Sado e do Algarve. *Jorn. Sci. Math. Phy. Naturaes*, **7** (26): 112-122.
- Davoli, F. 1976. Terebridae (Gastropoda: Taxoglossa) come probabili validi documenti per l'interpretazione paleoecologica e geologico-storica di bacini neogenici europei. *Boll. Soc. Paleont. Italiana*, **15** (1): 49-58.
- Dollfus, G.F., Cotter, J C.B. & Gomes, J.P. 1903-1904. Mollusques Tertiaires du Portugal. Planches de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélécy-podes. *Com. Serv. Geol. Portugal*, **34**: 6pp + 46 pp + 65 pp., 4 fig., 28 pls.
- Ferreira, O. 1951. Os Pectinídeos do Miocénico do Algarve. *Com. Serv. Geol. Portugal*, **32**: 151-176, 11 pls.
- Freneix, S. 1957: Lamellibranques nouveaux du Miocène du Portugal. *Com. Serv. Geol. Portugal*, **38**: 227-239.
- Goldring, R. 1991. *Fossils in the field. Information potential and analysis*. Essex: Longman Sc. & Tech. 218 pp.
- González-Delgado, J., Andrés, I. & Sierro, F. 1995. Late Neogene molluscan faunas from the Northeast Atlantic (Portugal, Spain, Marocco). *Geobios*, **28** (4): 459-471.

- González-Delgado, J. & Civis, J. 2001. Ciclicidad estacional en perfiles de isótopos estables de C y O del bilvavo *Megacardita jouanneti* del Tortoniense superior de Cacela (Algarve, Portugal) y Arroyo Trujillo (Sevilla, España). *Ciencias da Terra (UNL)*, **14**: 297-302.
- Kidwell, S.M. & Bosence, D.W.J. 1991. Taphonomy and time-averaging of marine shelly faunas. In: Allison, P.A. & Briggs, D.E.G. (eds.), *Taphonomy. Releasing the Data Locked in the fossil Record. Topics in Geobiology*, pp. 115-209.
- Magurran, A. 1991. *Ecological diversity and its measurement*. London: Chapman and Hall. 179 pp.
- Marasti, R. & Raffi, S. 1979. Observations on the paleoclimatic and biogeographic meaning of the Mediterranean Pliocene Molluscs. State of the problem. *Ann. Géol. Pays Hellén., Atenas, VIIIth Intern. Cong. Medit. Neog., tome hors sér.*, **2**: 727-734.
- Margalef, R. 1978. *Perspectivas de la Teoria Ecologica*, Editorial Blume, 110 pp.
- Martini, E. 1971. Standart Tertiary and Quaternary calcareous Nannoplankton zonation. In: Farinacci, A. (Ed.), *Proc. II Plankt. Conf. Rome 1970*: 739-785.
- Okada, H. & Bukry, D. 1980. Supplementary modification and introduction of code numbers to the low-latitude coccolith biostratigraphic zonation (Bukry, 1973, 1979). *Marine Micropaleontology*, **5** (3): 171-187.
- Pereira da Costa, F. 1866-67. Molluscos fósseis, Gasteropodes dos depósitos terciários de Portugal. *Memória da Comisson Geológica de Portugal, Lisboa*, **4**: 1-116, pls. 1-15; 117-252, pls. 16-28.
- Pais, J. 1982. *O Miocénico do Litoral Sul Português. Ensaio de síntese*. Trabalho complementar para obtenção do grau de Doutor, Universidade Nova de Lisboa, Lisboa. 47 pp. (Unpublished.)
- Peres, J. & Picard, J. 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Recueil des travaux de la Station Marine d'Endoume*, **31** (47): 1-137.
- Pielou, E.C. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. New York: Wiley-Interscience. 286 pp.
- Powell, E., Staff, G., Davies, D. & Callender, W. 1989. Macrobenthic death assemblage in modern marine environments: Formation, interpretation, and application. *Aquatic sciences*, **1** (4): 555-589.
- Ribeiro, A., Antunes, M.T., Ferreira, M., Rocha, R., Soares, A., Zbyszewski, G., Almeida, F., Carvalho, D. & Monteiro, J. 1979. *Introduction à la géologie générale du Portugal*. Lisboa: Serviços Geológicos de Portugal. 114 pp.
- Rico-García, A., Aguirre, J., Civis, J., González Delgado, J.A. & Alonso-Gavilán, G. 2006. Tafonomía cuantitativa del yacimiento de Cacela (Tortoniense superior; Algarve, Sur de Portugal). *Geogaceta*, **40**: 207-210.

- Saldanha, L. 1995. *Fauna Submarina Atlântica. Portugal Continental, Açores, Madeira*. Publicações Europa-América. 361 pp.
- Santos, A. 2000. *Bivalvos Marinhos do Miocénico superior (Tortoniano superior) de Cacela (Algarve, Portugal)*. Msc. Dissertation, Universidade do Algarve, Faro. 207 pp., 34 pls. (Unpublished.)
- Santos, A. 2005. *Tafonomia e paleoicnologia do Neogénico superior do sector Cacela-Huelva (SE da Ibéria)*. Doctoral Thesis, Universidade do Algarve, Faro, 282 pp., 12 pls. (Unpublished.)
- Santos, A., Boski, T., Cachão, M., Silva, C.M., Moura, D. & Fonseca, L.C. 1998b. Jazida fossilífera de Cacela (Parque Natural da Ria Formosa, Algarve): um exemplo de património paleontológico a salvar. *Com. Inst. Geol. Mineiro*, **84** (2): g26-g29.
- Santos, A. & Mayoral, E. (in press). Bioerosion vs colonisation on Bivalvia: a case study from the Upper Miocene of Cacela (southeast Portugal). *Geobios*.
- Santos, A., Mayoral, E. & Muñiz, F. 2003. New trace fossils produced by etching molluscs from the upper Neogene of the southwestern Iberian Peninsula. *Acta Geologica Polonica*, **53** (3): 181-188.
- Santos, A., Mayoral, E. & Muñiz, F. 2004. Additional note to new trace fossils produced by etching molluscs from the Upper Neogene of the southwestern Iberian Peninsula. *Acta Geologica Polonica*, **54** (1): 53-54.
- Santos, A., Mayoral, E. & Muñiz, F. 2005. Bioerosion scars of acorn barnacles from southwestern Iberia Peninsula, Upper Neogene. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **111** (1), 181-189.
- Santos, A., Silva, C.M., Boski, T., Cachão, M., Cancela da Fonseca, L. & Moura, D. 2001. The palaeontological heritage of Ribeira de Cacela (Algarve, Portugal). Its preservation in the portuguese context. *Revista Española de Paleontologia*, N° extraordinario: 99-103.
- Speyer, S.A. & Brett, C.E. 1988. Taphofacies models for epeiric sea environments: middle Paleozoic examples. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **63**: 225-262.
- Studencka, B., Boski, T. & Santos, A. 2003. New data on the bivalves assemblages from the Upper Miocene deposits (Cacela Fm) of south Portugal: their environments and age. *Third Regional Committee on Atlantic Neogene Stratigraphy Congress, Tétouan*: 142-143.
- Tanner, W.F. 1995. Environmental clastic granulometry. *Florida Geological Survey, Florida Special Publication*, **40**: 1-141.
- Vermeij, G.J. 1995. *A natural history of shells*. Princeton University Press. 207 pp.
- Wisshak, M., Gektidis, M. & Freiwald, A. 2005. Bioerosion along a bathymetric gradient in a cold-temperate setting (Kosterfjord, SW Sweden): an experimental study. *Facies*, **51**: 93-117.

<b>Iconógeno</b>	<b>Iconoespecie</b>	<b>#BioValvas</b>	<b>%BioValvas</b>	<b>Total (%)</b>
<i>Cavernula</i>	<i>C. pediculata</i>	58	7,10	<b>20,69</b>
<i>Ichnoreticulina</i>	<i>I. elegans</i>	39	4,77	
<i>Semidendrina-form</i>	<i>Semidendrina isp.</i>	72	8,82	
<i>Saccomorpha</i>	<i>S. terminalis</i>	1	0,12	<b>0,12</b>
<i>Pennatichnus</i>	<i>P. moguerenica</i>	23	2,81	<b>3,17</b>
	<i>P. lucenti</i>	3	0,36	
<i>Pinaceocladichnus</i>	<i>P. onubensis</i>	60	7,35	<b>7,35</b>
<i>Caulostrepsis</i>	<i>C. taeniola</i>	10	1,22	<b>2,81</b>
	<i>C. contorta</i>	13	1,59	
<i>Maeandropolydora</i>	<i>M. decipiens</i>	1	0,12	<b>9,67</b>
	<i>M. sulcans</i>	78	9,55	
<i>Entobia</i>	<i>Entobia isp.</i>	77	9,43	<b>9,43</b>
<i>Gastrochaenolithes</i>	<i>G. dijugus</i>	14	1,71	<b>1,71</b>
<i>Umbichnus</i>	<i>U. inopinatus</i>	27	3,30	<b>3,30</b>
<i>Oichnus</i>	<i>O. simplex</i>	17	2,08	<b>58,98</b>
	<i>O. paraboloides</i>	220	26,90	
<i>Radulichnus</i>	<i>R. inopinatus</i>	7	0,85	<b>0,85</b>
<i>Gnathichnus</i>	<i>G. pentax</i>	60	7,35	<b>7,35</b>
<i>Leptichnus</i>	<i>L. peristroma</i>	9	1,10	<b>1,83</b>
	<i>L. dromeus</i>	6	0,73	
<i>Centrichnus</i>	<i>C. eccentricus</i>	2	0,24	<b>0,24</b>
<i>Lacrimichnus</i>	<i>L. cacelensis</i>	3	0,36	<b>0,36</b>
<i>Anellusichnus</i>	<i>A. circularis</i>	4	0,49	<b>1,96</b>
	<i>A. undulatus</i>	12	1,47	

Tabla 1. Porcentaje total de bioerosión en bivalvos del yacimiento de Cacela. # BioValvas = número de valvas bioerosionadas; % BioValvas = porcentaje de valvas bioerosionadas.

Table 1. Total percentage bioerosion of bivalves from the Cacela outcrop. # BioValvas = number of bioeroded valves, % BioValvas = percentage of bioeroded valves.

<b>Familia</b>	<b>Especie</b>
Nuculidae	<i>Nucula (Nuculana) nitidosa</i> (Winckworth, 1930)
Nuculanidae	<i>Nuculana (Lembulus) pella</i> (Linnaeus, 1767) <i>Nuculana (Lembulus) emarginata</i> (Lamarck, 1819) <i>Nuculana (Saccella) fragilis</i> (Chemnitz, 1784)
Arcidae	<i>Barbatia (Barbatia) mytiloides</i> (Brocchi, 1814) <i>Anadara (Anadara) turonica</i> (Dujardin, 1837) <i>Anadara (Anadara) diluvii</i> (Lamarck, 1805) <i>Anadara (Anadara) pectinata</i> (Brocchi, 1814) * <i>Anadara (Anadara) cf. fichteli</i> (Deshayes, 1836)
Noetiidae	<i>Striarca lactea</i> (Linnaeus, 1758) *
Glycymeridae	<i>Glycymeris (Glycymeris) bimaculata</i> (Poli, 1795)
Mytilidae	<i>Mytilus (Mytilus) scaphoides</i> (Bronn, 1831) * <i>Modiolula phaseolina</i> (Philippi, 1844) *
Pinnidae	<i>Atrina cf. pectinata</i> (Linnaeus, 1758) *
Isognomonidae	<i>Isognomon (Hippochaeta) maxillatus</i> (Lamarck, 1801)
Pectinidae	<i>Amusium cristatum</i> (Bronn, 1827) <i>Crassadoma multistriata</i> (Poli, 1795) <i>Aequipecten scabrella</i> (Lamarck, 1819) * <i>Pecten (Pecten) bipartitus</i> (Foresti, 1876) * <i>Flabellipecten besseri</i> (Andrzejowski, 1830) * <i>Flabellipecten fraterculus</i> (Sowerby, 1841) <i>Gigantopecten tournali</i> (De Serres 1829)
Ostreidae	<i>Ostrea (Ostrea) edulis</i> (Linnaeus, 1758)
Lucinidae	<i>Linga (Linga) columbella</i> (Lamarck, 1818) <i>Megaxinus (Megaxinus) transversus</i> (Bronn, 1831) <i>Myrtea (Myrtea) spinifera</i> (Montagu, 1803) <i>Lucinoma borealis</i> (Linnaeus, 1767) <i>Lucinella divaricata</i> (Linnaeus, 1758) *
Ungulinidae	<i>Diplodonta (Diplodonta) rotundata</i> (Montagu, 1803) <i>Felaniella trigonula</i> (Bronn, 1831)
Kelliidae	<i>Bornia (Bornia) deltoidea</i> (Wood, 1840) * <i>Pseudolepton insigne</i> (Mayer, 1865) *
Carditidae	<i>Cardita (Cardita) calyculata</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Scalaricardita orbicularis</i> (Sowerby, 1825) * <i>Megacardita jouanneti</i> (Depéret, 1893)
Astartidae	<i>Astarte (Astarte) fusca incrassata</i> (Brocchi, 1814) * <i>Digitaria convergens</i> (D. C. & Gomes, 1904)
Cardiidae	<i>Cardium hians</i> (Brocchi, 1814) <i>Acanthocardia (Acanthocardia) paucicostata</i> (Sowerby, 1839) <i>Acanthocardia (Acanthocardia) turonica</i> (Hörnes, 1861) * <i>Parvicardium scabrum</i> (Philippi, 1844) * <i>Europicardium multicostatum</i> (Brocchi, 1814)* <i>Laevicardium (Laevicardium) crassum</i> (Gmelin, 1790) * <i>Discors spondyloides</i> (Von Hauer, 1847)

Familia	Especie
Mactridae	<i>Spisula (Spisula) subtruncata</i> (Da Costa, 1758) <i>Lutraria (Lutraria) lutraria</i> (Linnaeus, 1758)
Mesodesmatidae	<i>Ervilia pusilla</i> (Philippi, 1836) *
Solenidae	<i>Solen marginatus</i> (Pulteney, 1799) *
Tellinidae	<i>Arcopagia (Arcopagia) corbis</i> (Brown, 1831) * <i>Arcopagia (Arcopagia) crassa</i> (Pennant, 1777) <i>Tellina (Laciolina) incarnata</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Angulus (Moerella) donacinus</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Angulus (Oudardia) compressus</i> (Brocchi, 1814) <i>Angulus (Peronacea) planatus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Tellina (Serratina) serrata</i> (Renier in Brocchi, 1814) * <i>Macona (Psammacoma) elliptica</i> (Brocchi, 1814) <i>Gastrana fragilis</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Leporimetis lacunosa</i> (Chemnitz, 1782)
Donacidae	<i>Donax (Cuneus) venustus</i> (Poli, 1795) *
Psammobiidae	<i>Gari (Psammobia) fervensis</i> (Gmelin, 1791) <i>Gari (Psammobia) uniradiata</i> (Brocchi, 1814)
Semelidae	<i>Abra (Syndosmya) alba</i> (Wood, 1802) *
Solecurtidae	<i>Solecurtus scopulus</i> (Turton, 1822) <i>Azorinus (Azorinus) chamasolen</i> (Da Costa, 1778) *
Veneridae	<i>Venus verrucosa</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Venus (Ventricoloidea) nux</i> (Gmelin, 1791) <i>Circomphalus foliaceolamellosus</i> (Dillwyn, 1817) <i>Callista italica</i> (Defrance, 1818) <i>Callista chione</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Callista (Costacallista) cf. erycinoides</i> (Lamarck, 1806) <i>Pelecypora (Cordiopsis) brocchii</i> (Deshayes, 1836) <i>Pelecypora (Cordiopsis) gigas</i> (Lamarck, 1818) <i>Dosinia (Pectunculus) exoleta</i> (Linnaeus, 1758) <i>Irus (Irus) irus</i> (Linnaeus, 1758) * <i>Paphia (Callistotapes) vetula</i> (Basterot, 1825) <i>Clausinella fasciata</i> (Da Costa, 1778) <i>Clausinella basteroti</i> (Deshayes, 1850) * <i>Clausinella dertoparva</i> (Sacco, 1900) * <i>Timoclea (Timoclea) ovata</i> (Pennant, 1777)
Myidae	<i>Tugonia (Tugonia) anatina</i> (Gmelin, 1790)
Corbulidae	<i>Corbula (Caryocorbula) carinata</i> (Dujardin, 1837) *
	<i>Corbula (Caryocorbula) revoluta</i> (Brocchi, 1814) * <i>Corbula (Caryocorbula) basteroti</i> (Hörnes, 1859) * <i>Corbula (Varicorbula) gibba</i> (Olivi, 1792)
Hiatellidae	<i>Panopea (Panopea) glycimereis</i> (Born, 1778)

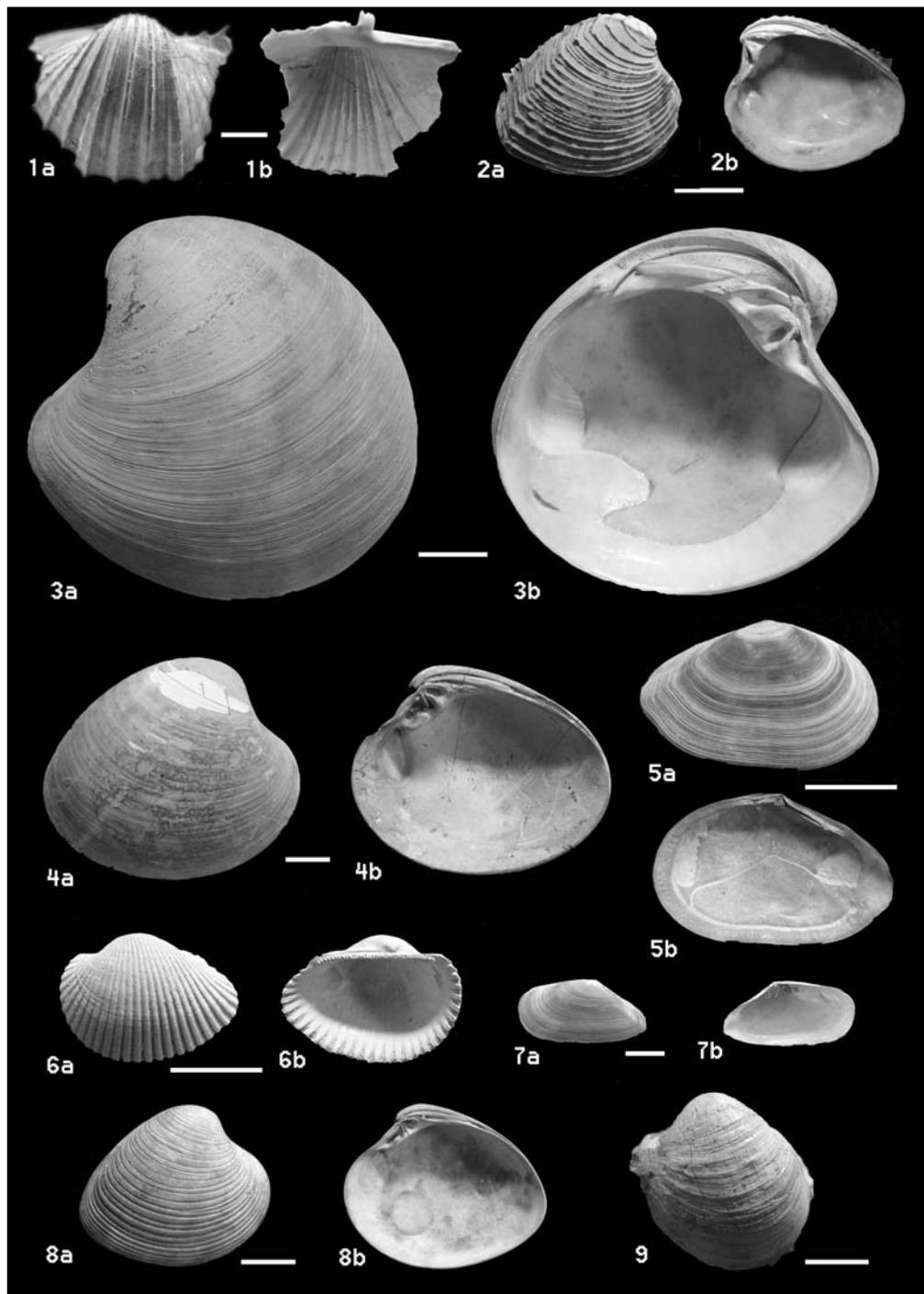
Tabla 2. Lista general de las especies de bivalvos identificados en el yacimiento de Cacula (Tortonense superior). \* Especies identificadas como primera referencia en el Yacimiento de Cacula.

Table 2. Compiled list of identified bivalves from the Cacula outcrop (Upper Tortonian).  
\* Identified species as the first reference from the Cacula outcrop.

## Lámina 1 / Plate 1

1. Valva izquierda de *Cardium hians* (Brocchi, 1814). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 1 cm.
2. Valva derecha de *Circomphalus foliaceolamellosus* (Dillwyn, 1817). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
3. Valva izquierda de *Pelecypora (Cordiopsis) gigas* (Lamarck, 1818). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
4. Valva derecha de *Callista italica* (Defrance, 1818). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
5. Valva derecha de *Angulus (Peronacea) planatus* (Linnaeus, 1758). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
6. Valva izquierda de *Anadara (Anadara) diluvii* (Lamarck, 1805). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 1 cm.
7. Valva izquierda de *Angulus (Oudardia) compressus* (Brocchi, 1814). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 0,5 cm.
8. Valva derecha de *Callista (Costacallista) cf. erycinoides* (Lamarck, 1806). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
9. Valva derecha de *Tugonia (Tugonia) anatina* (Gmelin, 1790). Vista exterior. Escala de la barra: 1 cm.

1. Left valve of *Cardium hians* (Brocchi, 1814). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 1 cm.
2. Right valve of *Circomphalus foliaceolamellosus* (Dillwyn, 1817). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
3. Left valve of *Pelecypora (Cordiopsis) gigas* (Lamarck, 1818). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
4. Right valve of *Callista italica* (Defrance, 1818). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
5. Right valve of *Angulus (Peronacea) planatus* (Linnaeus, 1758). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
6. Left valve of *Anadara (Anadara) diluvii* (Lamarck, 1805). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 1 cm.
7. Left valve of *Angulus (Oudardia) compressus* (Brocchi, 1814). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 0,5 cm.
8. Right valve of *Callista (Costacallista) cf. erycinoides* (Lamarck, 1806). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
9. Right valve of *Tugonia (Tugonia) anatina* (Gmelin, 1790). Exterior side. Scale bar: 1 cm.



## Lámina 2 / Plate 2

1. Valva derecha de *Cardita (Cardita) calyculata* (Linnaeus, 1758). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 1 cm.
2. Valva izquierda de *Callista chione* (Linnaeus, 1758). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
3. Valva izquierda de *Gigantopecten tournali* (De Serres 1829). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
4. Valva izquierda de *Megacardita jouanneti* (Depéret, 1893). a. Vista exterior. b. Vista interior. Escala de la barra: 2 cm.
5. Valva derecha de *Circomphalus foliaceolamellosus* (Dillwyn, 1817), con *Oichnus paraboloides* Bromley, 1981. Escala de la barra: 0,5 cm.
6. *Pennatichnus moguerenica* Mayoral, 1988. Escala de la barra: 0,1 cm.
7. *Entobia geometrica* Bromley & D'Alessandro, 1984. Escala de la barra: 0,1 cm.
8. *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908. Escala de la barra: 0,1 cm.

1. Right valve of *Cardita (Cardita) calyculata* (Linnaeus, 1758). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 1 cm.
2. Left valve of *Callista chione* (Linnaeus, 1758). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
3. Left valve of *Gigantopecten tournali* (De Serres 1829). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
4. Left valve of *Megacardita jouanneti* (Depéret, 1893). a. Exterior side. b. Interior side. Scale bar: 2 cm.
5. Right valve of *Circomphalus foliaceolamellosus* (Dillwyn, 1817), with *Oichnus paraboloides* Bromley, 1981. Scale bar: 0,5 cm.
6. *Pennatichnus moguerenica* Mayoral, 1988. Scale bar: 0,1 cm.
7. *Entobia geometrica* Bromley & D'Alessandro, 1984. Scale bar: 0,1 cm.
8. *Caulostrepsis taeniola* Clarke, 1908. Scale bar: 0,1 cm.

