

Braquiópodos neógenos del suroeste de la depresión del Guadalquivir (sur de España)

**Antonio Toscano-Grande¹, Diego García-Ramos², Francisco Ruiz-Muñoz^{1,*},
María Luz González-Regalado¹, Manuel Abad¹, Jorge Civis-Llovera³,
José Ángel González-Delgado³, Alberto Rico-García³, María Luisa Martínez-Chacón⁴,
Edith Xiomara García⁵, y José Gabriel Pendón-Martín⁶**

¹Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales,
Universidad de Huelva, Avda. Tres de Marzo s/n, 21071 Huelva, España.

²Asociación Cultural Paleontológica Murciana, Instituto Severo Ochoa, Camino Tiñosa 50, Los Garres, Murcia, España.

³Departamento de Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Salamanca,
Plaza de la Merced s/n, 37008 Salamanca, España.

⁴Departamento de Geología, Facultad de Geología, Campus de Llamaquique, Jesús Arias de Velasco, s/n, 33005 Oviedo, España.

⁵Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara,
Km. 15.5 Carretera Guadalajara-Nogales, Apartado postal 1-139, 45110 Las Agujas, Zapopán, Jalisco, México.

⁶Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Experimentales, Universidad de Huelva,
Avda. Tres de Marzo s/n, 21071 Huelva, España.

* ruizmu@uhu.es

RESUMEN

Se analizan los primeros registros de braquiópodos de las tres formaciones geológicas de mayor distribución cartográfica en el suroeste de la cuenca del Guadalquivir (provincia de Huelva, sur de España). El muestreo realizado en cinco secciones ha permitido reconocer tres especies pertenecientes a los géneros Terebratula, Maltaia y Cryptopora, siendo este último el primer registro del género en España. Se discute el rango bioestratigráfico y el contexto paleoecológico de estas especies y otras halladas en sedimentos del Neógeno superior (Tortonense-Plioceno Inferior) del sur de España.

Palabras clave: braquiópodos, Tortonense-Plioceno, cuenca del Guadalquivir, España.

ABSTRACT

This paper analyzes the first brachiopod record of three Neogene formations of the southwestern Guadalquivir Basin (Huelva province, SW Spain) with a wide cartographical distribution. Samples obtained in five sections of these formations have allowed to recognize three species belonging to the genera Terebratula, Maltaia and Cryptopora, the latter being the first record of this genus in Spain. In addition, the biostratigraphical distribution and palaeoecological context of these species and others present in upper Neogene sediments (Tortonian-Lower Pliocene) of south Spain are discussed.

Key words: brachiopods, Tortonian-Pliocene, Guadalquivir basin, Spain.

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, numerosos estudios han puesto de manifiesto las importantes aportaciones de los braquiópodos al conocimiento de la paleoecología y bioestratigrafía de los sedimentos neógenos del sur de Europa y norte de África. Estas investigaciones han permitido delimitar las afinidades paleobiogeográficas de las faunas (Bitner y Moissette, 2003), efectuar reconstrucciones paleoambientales (Rico-García, 2007), realizar detallados análisis tafonómicos y de tafofacies (Rico-García *et al.*, 2008) o desarrollar modelos de cálculo de edades en función de las velocidades de racemización de aminoácidos de sus conchas (Torres *et al.*, 2000).

La depresión del Guadalquivir es una de las cuencas neógenas más importantes de España, con una situación privilegiada para inferir la evolución paleogeográfica de las conexiones entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo. Su registro fosilífero neógeno incluye excelentes yacimientos de invertebrados y una abundante microfauna (González-Delgado *et al.*, 1995; González-Regalado *et al.*, 2009). Sin embargo, el estudio de los braquiópodos es aún fragmentario (Bitner y Martinell, 2001) y se incluye generalmente como complemento a análisis estratigráficos locales o regionales (Lozano-Francisco *et al.*, 2003; Rico-García *et al.*, 2006).

En este trabajo, se analiza el registro y la significación de los braquiópodos extraídos de tres formaciones neógenas ampliamente extendidas por el sector suroccidental de la depresión del Guadalquivir. Los resultados obtenidos se comparan con los presentados por otros autores para distintos yacimientos del sur de España.

PALEOGEOGRAFÍA NEÓGENA DEL SUROESTE DE ESPAÑA

Durante el Neógeno superior, las dos principales vías de comunicación entre el océano Atlántico y el mar Mediterráneo eran el estrecho Norbético, al norte, y el estrecho Rifeño, al sur (Figura 1; Martín *et al.*, en prensa). A partir de los 7.6 Ma, la principal conexión atlántico-mediterránea se efectuó a través del estrecho Rifeño, con una fuerte restricción del flujo hacia el Mediterráneo entre los 6.6 y 6 Ma, que ocasionó la denominada “crisis de salinidad messiniense” en el Mediterráneo (Hsü *et al.*, 1977).

Durante el Plioceno Inferior, la actual depresión del Guadalquivir estaba ocupada por una amplia bahía, con una profundidad creciente hacia el suroeste (González-Regalado *et al.*, 2009). En este marco se produjo el depósito de grandes acumulaciones de moluscos por la acción periódica de las tormentas (González-Delgado *et al.*, 1995), algunas de las cuáles contienen un registro esporádico de braquiópodos.

EL ÁREA DE ESTUDIO

Formaciones neógenas del suroeste de la cuenca del Guadalquivir

El Neógeno del sector occidental de la cuenca del Guadalquivir está constituido, de base a techo, por cuatro formaciones bien diferenciadas (Civis *et al.*, 1987; Mayoral y Pendón, 1987):

a) Formación Calcarenita de Niebla (Tortonense *s.l.*),

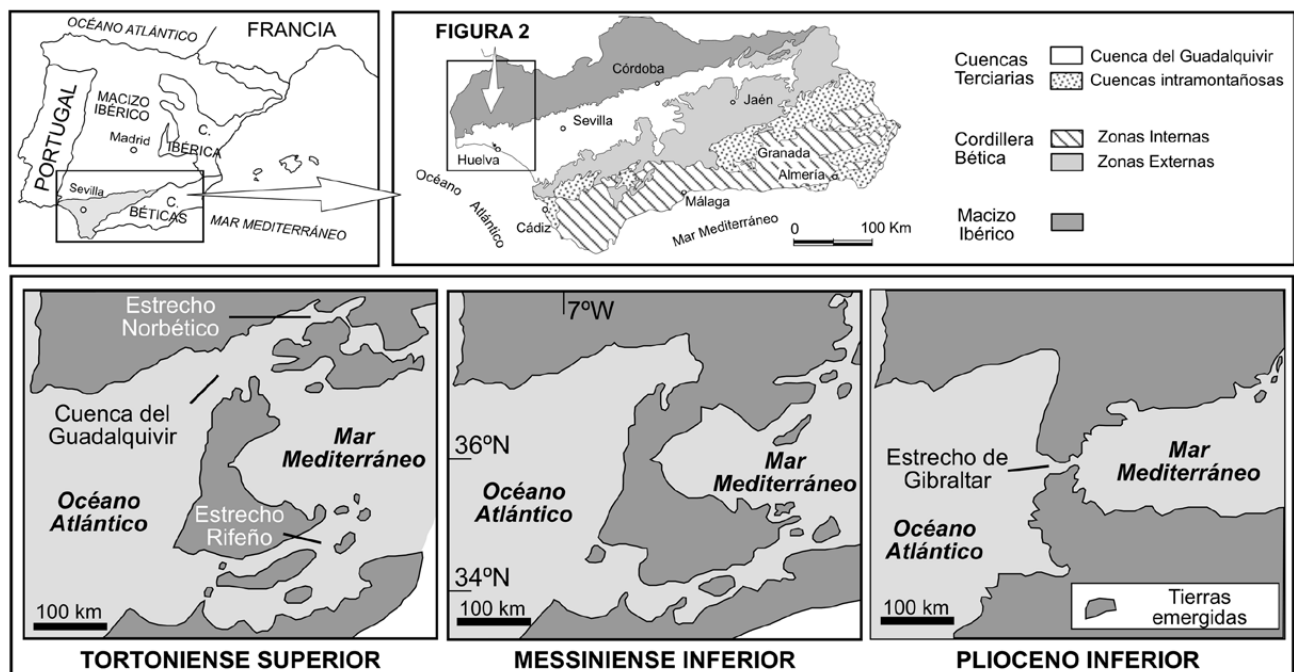


Figura 1. Evolución paleogeográfica del sur de España durante el Neógeno superior (modificado de Martín *et al.*, en prensa).

constituida por arena y conglomerado basales y calcarenita y caliza bioclástica a techo.

b) Formación Arcillas de Gibraleón (Tortonense-Messiniense), caracterizada por un nivel glauconítico inferior y una alternancia en la parte superior de margas y arcilla, con un espesor creciente hacia el sur.

c) Formación Arenas de Huelva (Plioceno Inferior), formada por un nivel inferior de limo glauconítico y un nivel superior de limo arenoso en el que se intercalan frecuentes acumulaciones lumaquéllicas de moluscos, atribuidas a la acción de tormentas (González-Delgado et al., 1995).

d) Formación Arenas de Bonares (¿Plioceno Superior-Pleistoceno?), con limo y arena muy fina en la base que evolucionan rápidamente en la vertical a arena media y microconglomerado.

Descripción e interpretación paleoambiental de las secciones estudiadas.

Se ha analizado el registro de braquiópodos de cinco secciones de la provincia de Huelva (SO de España): Santa Isabel, La Alcoholar, N1-Gasolinera de Niebla, N2-Cabezo de San Cristóbal y Casa del Pino (Figura 2). La sección Santa Isabel (Tortonense-Messiniense; Siero, 1985) incluye el tramo inferior de la Formación Arcillas de Gibraleón y está constituida por un nivel basal de limo glauconítico con coloraciones verdosas, sobre el que se dispone una alternancia de arcilla, margas y limo arcilloso azulados y grisáceos. Las asociaciones de ostrácodos de esta sección indican una transición desde medios epibatiales tortonienses (*Krithe*, *Parakrithe*, *Henryhowella*, *Cytherella*) a zonas de plataforma externa (*Costa*, *Acanthocythereis*) durante el Messiniense (González-Regalado y Ruiz, 1990a).

La sección de La Alcoholar se sitúa en el tramo medio de la Formación Arcillas de Gibraleón. Los 15 m basales de la sección están formados por arcilla azul, con una escasa macrofauna constituida por bivalvos (*Palliolium*), equinodermos (*Schizaster*) y restos de vertebrados marinos. Esta sección finaliza con un paquete de arena fina y media bioclástica. El registro de ostrácodos indica una transición desde medios neríticos profundos a zonas de plataforma media e interna (González-Regalado y Ruiz, 1990b).

Los 3.5 m inferiores de la sección N-1 pertenecen a la Formación Calcarenita de Niebla y están constituidos por calcarenita amarilla bioclástica (tipo grainstone o packstone), con porcentajes variables de componentes terrígenos (5–20 % de cuarzo) y numerosos fragmentos de bivalvos, macroforaminíferos, equinodermos y corales. Estos materiales se habrían depositado en el tramo medio marino de una rampa carbonatada, a una profundidad no superior a los 25 m (Clauss y González-Regalado, 1993). En esta sección, la parte superior de esta Formación presenta frecuentes cavidades diagenéticas, rellenas con limo y arcilla gris, con abundantes foraminíferos planctónicos y granos de glauconita. Baceta y Pendón (1999) interpretaron este horizonte superior como una discontinuidad sedimentaria que presenta características propias de exposición subaérea, retocada por la erosión marina durante una transgresión posterior.

En la sección N-1, el nivel inferior de la Formación Arcillas de Gibraleón consiste en un intervalo de 2.5 m de potencia formado por limo y arcilla beiges masivos, con abundante microfauna (a veces fosfatizada), pellets (ovoidales y capsulares) y altos porcentajes de glauconita (20–50 %). Ha sido interpretado como un nivel condensado (Abad et al., 2006).

La sección N-2 se localiza en el cerro San Cristóbal,

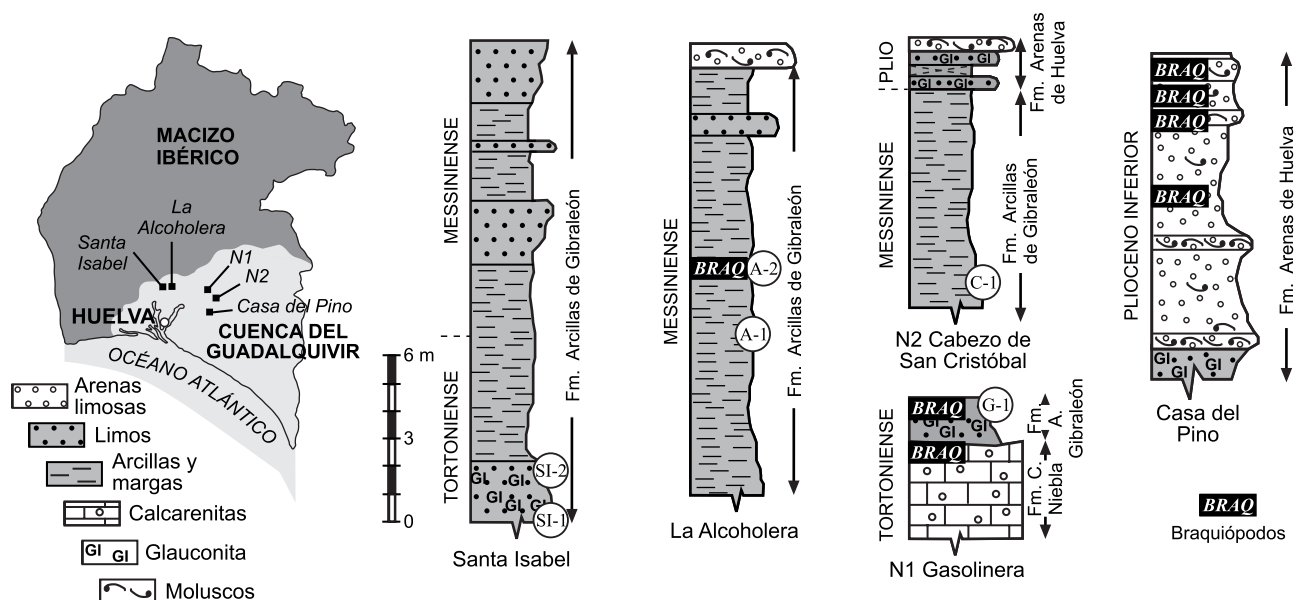


Figura 2. Localización geográfica, litoestratigrafía y edad de las secciones estudiadas, con indicación de los hallazgos de braquiópodos y las muestras levigadas de la Formación Arcillas de Gibraleón.

situado entre las localidades de Niebla y Rociana del Condado. Su tramo inferior está constituido por unos 20 m de arcilla gris-azulada, con abundante microfauna y escasos ejemplares de escafópodos, bivalvos y equinodermos (*Schizaster*), de los que se han estudiado los 7.5 m superiores. Sobre estos materiales finos se disponen 1.5 m de limo glauconítico verdoso, con frecuentes valvas de los bivalvos *Palliolum* y *Amussium*. La sección finaliza con un nivel de limo arenoso con un abundante registro de moluscos, perteneciente a la Formación Arenas de Huelva. En su conjunto, esta sección representa una tendencia regresiva, con el paso de medios circalitorales messinienses a infralitorales pliocenos (González-Delgado *et al.*, 1982).

La sección de Casa del Pino presenta un horizonte basal de limo glauconítico rico en microfauna y con frecuentes restos de cetáceos, que representa un nivel de condensación depositado en medios circalitorales a infralitorales externos (González-Regalado *et al.*, 2009). Los 10 m superiores están formados por una alternancia de niveles lumaquéllicos de moluscos y limo y arena fina fuertemente bioturbada. Estos niveles se habrían formado por la acción de las tormentas en un medio infralitoral (González-Delgado *et al.*, 1995).

METODOLOGÍA

Los ejemplares hallados se han depositado en la Colección de Paleontología de la Universidad de Huelva. Se ha utilizado la clasificación supraordinal de los braquiópodos propuesta por Williams *et al.* (1996), junto con la clasificación propuesta por Manceñido y Owen (2001) para rincónelidos y la de Lee y Smirnova (2006) para terebratulidos.

Se han estudiado todos los ejemplares observados *de visu* en el análisis exhaustivo de las cinco secciones descritas. Además, se obtuvieron unos 80 kg de sedimento procedentes de seis muestras de la Formación Arcillas de Gibraleón (Figura 2), tomadas en el nivel glauconítico inferior tortoniense (SI-1, SI-2 y G-1) y en los tramos medio y superior de esta formación (A-1, A-2 y C-1). Estas muestras se levigaron a través de un tamiz de 1 mm y los residuos se secaron a 40° C en una estufa.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Phylum Brachiopoda Duméril, 1806
 Subphylum Rhynchonelliformea Williams, Carlson,
 Brunton, Holmer y Popov, 1996
 Clase Rhynchonellata Williams, Carlson, Brunton,
 Holmer y Popov, 1996
 Orden Terebratulida Waagen, 1883
 Suborden Terebratulidina Waagen, 1883
 Superfamilia Terebratuloidea Gray, 1840
 Familia Terebratulidae Gray, 1840
 Género *Terebratula* Müller, 1776

Terebratula maugerii Boni, 1933

(Figuras 3a-3d)

Terebratula sinuosa (Brocchi, 1814). Davidson, 1864, p. 6, lám. 1, fig. 3.

Terebratula sinuosa var. *pedemontana* Valenciennes in Lamarck, 1819. Sacco, 1902; p. 15, lám. 3, figs. 14-15.

Terebratula maugerii Boni, 1933, p. 83, lám. 9, fig. 3.

Terebratula terebratula (Linnaeus, 1758). Llombart y Calzada, 1982, p. 190, lám. 1, figs. 1-2.

Tertiary Genus and Species Undetermined Cooper, 1983, p. 244, lám. 55, figs. 22-24.

Terebratula "sinuosa" (Brocchi, 1814). Taddei Ruggiero, Raia y Bouno, 2008, p. 210, fig. 1, D.

Material. Tres ejemplares completos (NIE-B-1-1; NIE-B-1-2; NIE-B-1-3), una valva dorsal (NIE-B-1-4) y una valva ventral (NIE-B-1-5) y más de una docena de fragmentos de valvas.

Dimensiones. Longitud: 29–49 mm; Anchura: 24–36 mm; Grosor: 19–28 mm.

Sección. N-1-Gasolinera (Formación Calcarenita de Niebla).

Discusión y aspectos tafonómicos. Tradicionalmente, este taxón se ha atribuido a *Terebratula sinuosa* (Brocchi, 1814), pero Lee *et al.* (2001) señalan que esta denominación es un sinónimo de *Terebratula terebratula* (Linnaeus, 1758). Tras la selección por parte de Lee *et al.* (2001) de un neotipo de esta última especie, se ha constatado que los ejemplares con fuerte desarrollo de plegamiento, típicos del Mioceno del norte de Italia y del sur de España, no son coespecíficos con *T. terebratula*. En consecuencia, se ha propuesto revalidar *T. maugerii*, un sinónimo junior de "*sinuosa*" aplicable a este taxón, dada la presencia de placas cardinales internas (García-Ramos, 2006; Bertolaso *et al.*, 2009).

La mayoría de los ejemplares presentan una fracturación parcial de los bordes de las valvas. En el interior de algunas valvas, puede apreciarse la presencia de colonias de briozoos, indicativas de una desarticulación inicial seguida de una exposición, posible transporte y/o colonización posteriores (Figura 3c).

Género *Maltaia* Cooper, 1983

Maltaia pajaudi García-Ramos, 2006

(Figuras 3e-3h)

Terebratula pedemontana Valenciennes in Lamarck, 1819. Seguenza, 1865, p. 39, tav. IV, fig. 5.

Terebratula biplicata (Brocchi, 1814). Almera y Bofill, 1898, p. 167-168, lám. 6, figs. 2a-2b.

Terebratula biplicata var. *lata* Almera y Bofill, 1898, p. 168, lám. 6, fig. 3.

Terebratula sinuosa (Brocchi, 1814). Gómez-Alba, 1988,

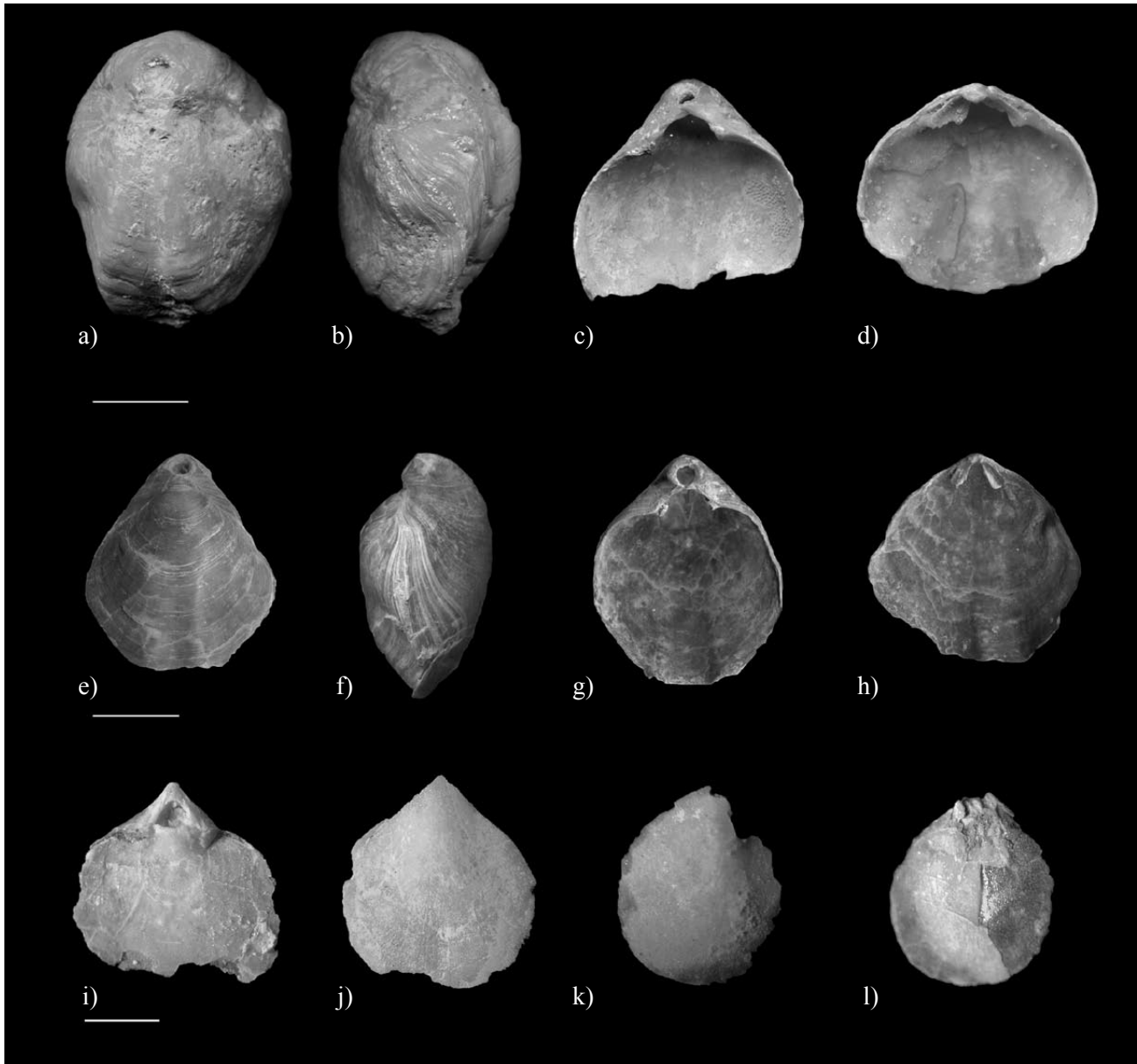


Figura 3. a-d: Braquiópodos de la Formación Calcarenita de Niebla: *Terebratulina maugerii* Boni. a: Vista dorsal (NIE-B-1-1); b: Vista lateral (NIE-B-1-1); c: Vista interna de una valva ventral (NIE-B-1-4); d: Vista interna de una valva dorsal (NIE-B-1-5). e-h: Braquiópodos de la Formación Arenas de Huelva: *Maltaia pajaudi* García Ramos. e: Vista dorsal (CP-B-1); f: Vista lateral (CP-B-1); g: Vista interna de una valva ventral (CP-B-10); h: Vista interna de una valva dorsal (CP-B-9). i-l: Braquiópodos de la Formación Arcillas de Gibraleón: *Cryptopora* sp. i: Vista dorsal (TRIG-B-1); j: Vista ventral (TRIG-B-1); k: Vista ventral (TRIG-B-2); l: Vista dorsal (TRIG-B-2). Escala a-i: 1 cm; i-l: 1 mm.

lám. 71, fig. 9.

Maltaia pajaudi García-Ramos, 2006, p. 61, fig. 19.1a-g (texto); lám. 6, figs. 1-13; lám. 8, figs. 1-10.

Material. Ocho ejemplares completos (CP-B-1 a CP-B-8), una valva dorsal (CP-B-9), una valva ventral (CP-B-10) y más de 100 fragmentos de valvas.

Dimensiones. Longitud: 24–38 mm; Anchura: 19–30 mm; Espesor: 10–17 mm.

Sección. Casa del Pino (Formación Arenas de Huelva).

Discusión y aspectos tafonómicos. La especie se descri-

bió originalmente en el Plioceno Superior del sureste de España, si bien se ha verificado posteriormente su presencia en depósitos pliocenos de la localidad italiana de Ciuciano (Borghi, comunicación. personal.). El ejemplar atribuido a *Terebratulina ampulla* var. *incavata* por Sacco (1902) pertenecería a esta especie. Este ejemplar no se conserva en la Colección Sacco del Museo Regionale di Scienze Naturali de Turín (Italia), ya que debió de haber desaparecido durante la Segunda Guerra Mundial (Borghi, comunicación. personal.).

El rango morfométrico de la mayoría de los ejemplares

hallados coincide con el indicado por García Ramos (2006), si bien hay dos ejemplares que superan los 33 mm de longitud y los 25 mm de anchura, ampliando la variabilidad de esta especie. El foramen no labiado, con la sínfisis visible, el contorno marcadamente subpentagonal a subrombooidal, y la presencia en algunos ejemplares de surco ventral, permite la atribución de los ejemplares estudiados en este trabajo a *Maltaia pajaudi*.

La mayoría de los ejemplares están fragmentados, sobre todo en los niveles tempestíticos. La concha carbonatada de *M. pajaudi* consta de dos capas microestructurales, y por tanto podría incluirse dentro del grupo B de comportamiento post mortem propuesto por Emig y Álvarez (1990). Tras la muerte del individuo la concha sufre la destrucción de la matriz orgánica de la capa secundaria (Gaspard, 1989), lo que implica un proceso de ablandamiento que, en condiciones normales, puede devenir en la total disgregación de la concha en un periodo de varios meses (Emig y Álvarez, 1990).

Orden Rhynchonellida Kuhn, 1949
Superfamilia Dimerelloidea Buckman, 1918
Familia Cryptoporidae Muir-Wood, 1955
Género *Cryptopora* Jeffreys, 1869

***Cryptopora* sp.**
(Figuras 3i-3l)

Material. Cuatro ejemplares completos (NIE-B-1; TRIG-B-1 a TRIG-B-3).

Dimensiones. Longitud: 2.2–3.7 mm; Anchura: 1.7–2.9 mm; Espesor: 1.1–1.5 mm.

Sección. La Alcoholera (tres ejemplares) y N-1-Gasolinera (un ejemplar), todas en la Fm. Arcillas de Gibraleón.

Discusión y aspectos tafonómicos. Los caracteres apicales mostrados por los ejemplares en estudio permiten su inclusión dentro del grupo de especies de *Cryptopora* con placas deltidiales marginales. Las conchas analizadas en este estudio aparecen recristalizadas y fracturadas, con una disolución parcial de los bordes en algunos ejemplares y un recubrimiento epitaxial de cemento calcítico y sedimento, similar al observado en ejemplares serravalienses del suroeste de Francia (Bitner y Cahuzac, 2004). El recubrimiento epitaxial de cemento calcítico de la concha se considera un factor importante que favorece la preservación de braquiópodos micromórficos (Tomašových y Zuschin, 2009).

DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS

Aspectos bioestratigráficos

Distribución bioestratigráfica de las especies presentes

Terebratula maugeri Boni es una especie ampliamente representada en materiales neógenos de España e Italia,

donde abunda en materiales de similar edad (Tortonense) a los indicados en este trabajo (Borghi, 2001). El primer registro conocido de esta especie se remonta al Mioceno Inferior de Jumilla, en la provincia de Murcia (SO de España), y la misma parece extinguirse, junto con otros terebratulidos (p.ej., *T. pseudoscillae* Sacco), durante la crisis de salinidad messiniense (García-Ramos, 2006). Por otro lado, *Maltaia pajaudi* García-Ramos presenta una distribución restringida al Plioceno Inferior, tanto en este trabajo como en diversas secciones del sureste de España (García Ramos, 2006).

Los ejemplares hallados de *Cryptopora* suponen el primer registro del género en España, ya que el ejemplar atribuido a *Cryptopora nysti* (Davidson, 1874) por Llompart y Calzada (1982) corresponde probablemente a un juvenil de *Aphelesia sanctapaulensis* (Pajaud, 1976), a falta de una revisión que confirme este punto. Este género es especialmente abundante durante el Mioceno en Europa (Davidson, 1874; Dreger, 1889; Sacco, 1902; Cooper, 1959; Bitner y Cahuzac, 2004).

Braquiópodos del Neógeno superior del sur de España

La primera mención a braquiópodos de esta zona conocida por los autores se remite a Davidson (1864), quien cita *Megerlia truncata* (Linnaeus, 1767) del Neógeno de Gibraltar. Este mismo autor menciona haber identificado *Terebratula sinuosa* (Brocchi) en material procedente de Córdoba (Davidson, 1870), tratándose muy probablemente de ejemplares de *T. maugeri* Boni (García-Ramos, 2006). Bertrand y Kilian (1884) citan diversas especies de *Terebratula*, así como *Aphelesia bipartita* (Brocchi, 1814) y *Lacazella mediterranea* (Risso, 1826), en la cuenca de Granada.

En la cuenca del Guadalquivir y otras cuencas neógenas adyacentes, una visión general permite constatar el dominio notable del género *Terebratula* durante el Mioceno Superior, constituyendo más del 80 % del registro de braquiópodos del sur de España durante este periodo (Figura 4). Las especies de este género presentan un rango de variabilidad muy amplio, con la dificultad añadida de una pobre descripción original o falta parcial de figuración en algunos casos (p.ej., *T. sinuosa*). Una discusión en profundidad de estos aspectos y posibles sinonimias puede ser consultada en Lee *et al.* (2001), García-Ramos (2006), Taddei Ruggiero *et al.* (2008) y Bertolaso *et al.* (2009). Por ello, se ha optado por mantener la clasificación original de los distintos autores, si bien futuros trabajos podrán definir más claramente las especies presentes y posibles sinonimias. Todas estas especies aparecen en otras series neógenas del sureste y este de España (Pajaud, 1976; García-Ramos, 2004, 2006).

En el Plioceno, son frecuentes los ejemplares de los géneros *Terebratula*, *Aphelesia* y *Megerlia*, así como esporádicas apariciones de *Gryphus*, *Maltaia*, *Megathiris* y *Terebratulina*. Esta asociación es prácticamente idéntica a la encontrada por Bitner y Moissette (2003) en yacimientos pliocenos del norte de Marruecos y Argelia.

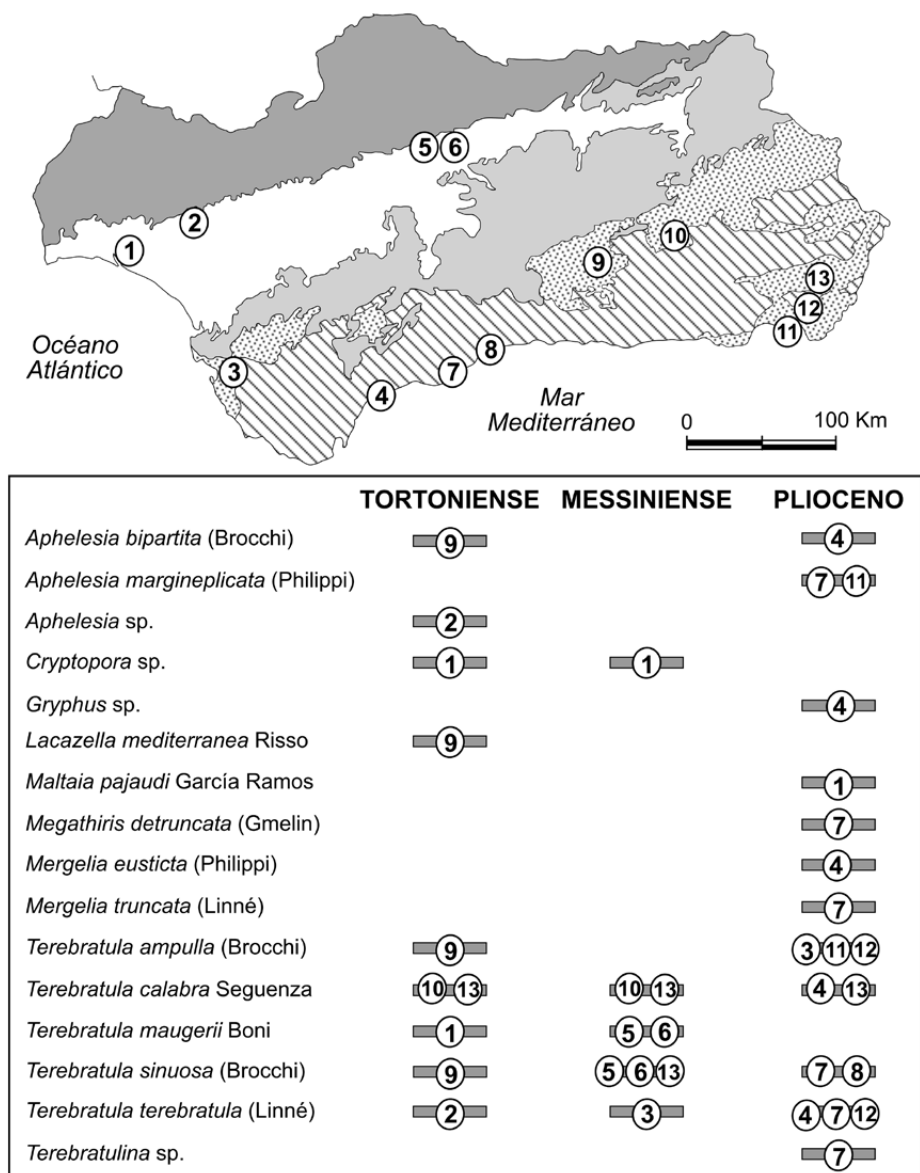


Figura 4. Distribución bioestratigráfica de los braquiópodos del Neógeno Superior del sur de España. 1: Sur de la provincia de Huelva (este trabajo); 2: Las Pajanosas (Rico-García *et al.*, 2006); 3: Vejer de la Frontera (Rico-García, 2007; Rico-García *et al.*, 2008); 4: Estepona (Bitner y Martinell, 2001); 5: Barrio del Naranjo (García-Ramos, 2006); 6: Sierra del Brillante (García-Ramos, 2006); 7: Mijas (Lozano-Francisco *et al.*, 2003); 8: Almayate (Mayoral y Rodríguez Vidal, 1994); 9: Cuenca de Granada (Bertrand y Kilian, 1889); 10: Cuenca de Guadix (García-Ramos, 2006); 11: Sur de Almería (Torres *et al.*, 2000; García-Ramos, 2004); 12: Cuenca de Níjar (García-Ramos, 2006); 13: Cuenca de Sorbas (García-Ramos, 2006). Nota: Se indica la sistemática propuesta por los autores en los trabajos citados.

Braquiópodos y medios sedimentarios

La mayoría de los yacimientos de braquiópodos del sur de España se encuentra en sedimentos detríticos groseros (arenas medias a gruesas) y calcarenitas bioclásticas, que se habrían depositado en zonas infralitorales internas (hábitat-1 de Ager, 1965). Estos sectores someros presentaban elevados gradientes energéticos y estaban sometidos a la acción del oleaje y las corrientes de fondo, así como a periódicas tormentas (p.ej., sección de Casa del Pino). Estos organismos se encontrarían en las proximidades de barras subma-

reales y canales, en zonas de factoría donde la intervención de los agentes hidrodinámicos mencionados ocasionaría la acumulación de bioclastos (Mayoral y Rodríguez Vidal, 1994; Rico-García *et al.*, 2006; Rico-García, 2007; Rico-García *et al.*, 2008). A veces, estos conjuntos de barras y canales se enmarcan dentro de rampas carbonatadas (Clauss y González-Regalado, 1993; Puga-Bernabéu *et al.*, 2008), como sucede en la sección N-2.

Otro de los factores empíricos que Ager (1967) considera en su aproximación a la paleoecología de los braquiópodos es la morfología. *T. maugerii* es un terebratulidino

peculiar por el patrón de plegamiento fuertemente marcado (lo que presumiblemente facilita la separación de corrientes inhalantes y exhalantes) (Lee, 2008). También posee un foramen grande, robusto y marginado que se puede relacionar con un pedúnculo ancho, fuerte y corto, apropiado para la fijación firme a sustratos duros; lo que puede interpretarse como una adaptación a ambientes energéticos/turbulentos (Simon, 1998), aunque Richardson (1981) incide en que el tamaño del foramen no tiene por qué equivaler a la fuerza de fijación del pedúnculo.

Las características de *Maltaia pajaudi* (pequeño a mediano tamaño, contorno subpentagonal, plegado, proceso cardinal pequeño, mióforo plano y pectinado) sugieren una fijación en la que el peso se concentra en la valva ventral, como adaptación a ambientes relativamente energéticos, pero tal vez asociada a microhábitats crípticos más calmos que *T. maugeri* (Manceñido y Damborenea, 2008). En algunos afloramientos del sureste de España, se ha interpretado que *Maltaia pajaudi* pudo haber vivido en un hábitat de costa rocosa, de cierta pendiente; de aguas algo agitadas y someras en un medio proximal (García-Ramos, 2006).

En zonas de plataforma externa, sólo se han encontrado los ejemplares aislados de *Cryptopora* presentados en este trabajo (secciones de La Alcohola y N-1). Este género suele habitar en un amplio rango de batimetrías en medios actuales, que abarca desde los 56 a los casi 6000 m (Bitner y Cahuzac, 2004). Prefiere sedimentos finos a muy finos, similares a los que componen la Formación Arcillas de Gibraltor, que pueden presentar a veces con altos contenidos en carbonatos (Curry, 1983). Posiblemente, la especie de Huelva poseía un pedúnculo variablemente largo provisto de raicillas o de papilas distales, que le permitiría fijarse a partículas de muy pequeño tamaño. Este pedúnculo mantendría al braquiópodo inclinado posteriormente, semiflotando en las capas superiores del sedimento fino, de modo análogo a *C. gnomon* (Curry, 1983).

CONCLUSIONES

El análisis de los braquiópodos neógenos del suroeste de la depresión del Guadalquivir (S de España) ha permitido constatar la muy baja diversidad en sus asociaciones, representadas por una única especie en cada una de las tres formaciones geológicas analizadas. No obstante, los resultados indican la presencia de estos organismos en medios muy distintos, como rampas carbonatadas del Tortonense Superior (*Terebratula maugeri*), zonas circalitorales a epibatiales superiores del Messiniense (*Cryptopora* sp.) y sectores infralitorales del Plioceno Inferior (*Maltaia pajaudi*). La cita de *Cryptopora* sp. es la primera en España de este género y también es significativa ya que representa el primer hallazgo de braquiópodos en medios relativamente profundos del Neógeno Superior del sur de España, caracterizados por una sedimentación detrítica muy fina.

Una comparación con otros yacimientos de similar

edad del sur de España indica una relativa escasez de las asociaciones de braquiópodos durante el Mioceno Superior, así como una expansión importante en el Plioceno Inferior tras la crisis de salinidad messiniense. Durante este periodo, la distribución de los braquiópodos se restringió casi exclusivamente a medios de plataforma interna (rampas, barras, canales, zonas de factoría), altamente energéticos y sometidos a la acción periódica de tormentas.

AGRADECIMIENTOS

La ayuda de D. Manuel Molín y D^a Daniela Velo, vecinos de la localidad de Bonares (provincia de Huelva), ha sido inestimable para la realización de este trabajo. Los autores agradecen a Enrico Borghi (Società Reggiana di Scienze Naturali) los valiosos comentarios en relación con las especies estudiadas. También agradecen a los Dres. Sandra Carlson (University of California), Christian Emig (Centre d'Océanologie, CNRS, Marsella) y Gregorio Romero (Servicio de Patrimonio Histórico de la Región de Murcia), por sus aportaciones bibliográficas. Este estudio ha sido financiado por dos proyectos de investigación (CTM2006-06722 y CGL2006-01412) y un grupo de investigación de la Junta de Andalucía (RNM-238).

REFERENCIAS

- Abad, M., Ruiz, F., Pendón, J.G., González-Regalado, M.L., López-González, N., Prudencio, M.I., Dias, M.I., Barba, C., 2006, Datos mineralógicos preliminares sobre las glauconitas tortonienses de la cuenca del Guadalquivir (Sur de España): Geotemas, 9, 11-15.
- Ager, D.V., 1965, The adaptation of brachiopods to different environments: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 1, 143-172.
- Ager, D.V., 1967, Brachiopod palaeoecology: Earth-Science Reviews, 3, 157-159.
- Almera, J., Bofill, A., 1898, Moluscos fósiles recogidos en los terrenos pliocénicos de Cataluña. Descripciones y figuras de las formas nuevas y enumeración de todas las encontradas en dichos yacimientos: Boletín de Comunicaciones del Mapa Geológico de España, 24, 1-233.
- Baceta, J.I., Pendón, J.G., 1999, Estratigrafía y arquitectura de facies de la Formación "Niebla", Neógeno Superior, sector occidental de la Cuenca del Guadalquivir: Revista de la Sociedad Geológica de España, 12(3-4), 419-438.
- Bertolaso, L., Borghi, E., García-Ramos, D., 2009, Brachiopodi Neogenici e Pleistocenici dell'Emilia (Parte Seconda): Parva Naturalia, 8, 3-42.
- Bertrand, M., Kilian, W., 1884, Études sur les terrains secondaires et tertiaires dans les provinces de Grenade et de Malaga: Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris, 30, 377-579.
- Bertrand, M., Kilian, W., 1889, Études sur les terrains secondaires et tertiaires dans les provinces de Grenade et de Malaga: Mémoires de l'Académie des Sciences de Paris, 30(2), 377-579.
- Bitner, M.A., Cahuzac, B., 2004, The genus *Cryptopora* (Brachiopoda) from the Miocene of France and its history and biogeography: Geobios, 37(1), 1-12.
- Bitner, M.A., Martinell, J., 2001, Pliocene brachiopods from the Estepona area (Málaga, South Spain): Revista Española de Paleontología, 16(2), 9-17.

- Bitner, M.A., Moissette, P., 2003, Pliocene brachiopods from north-western Africa: *Geodiversitas*, 25(3), 463-479.
- Boni, A., 1933, Fossili miocenici del Monte Vallassa: *Bolletino della Società Geologica Italiana*, 52, 73-156.
- Borghi, E., 2001, Osservazioni sui Brachiopodi neogenici e pleistocenici dell'Emilia: *Parva Naturalia*, 45-81.
- Brocchi, G.B., 1814, *Conchiologia fossile subapennina; con osservazioni geologiche sugli apennini e sul suolo adiacente*: Milan, Stamperia Reale, 71 pp.
- Buckman, S.S., 1918, The Brachiopoda of the Namyau Beds, Northern Shan States, Burma: *Memoirs of the Geological Survey of India, Paleontologia Indica (new series)*, 3(2), 1-299.
- Civis, J., Sierro, F.J., González-Delgado, J.A., Flores, J.A., Andrés, I., Porta, J., Valle, M.F., 1987, El Neógeno marino de la Provincia de Huelva: Antecedentes y definición de sus unidades litoestratigráficas, *en* Civis, J. (ed.), *Paleontología del Neógeno de Huelva (W Cuenca del Guadalquivir)*: Salamanca, Servicio de Publicaciones de la Universidad de Salamanca, 5-16.
- Clauss, F.L., González-Regalado, M.L., 1993, Caracterización de las microfácies carbonatadas en el Formación "Calcarenita de Niebla" (Provincia de Huelva, España): *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección de Geología)*, 88, 5-16.
- Cooper, G.A., 1959, Genera of Tertiary and Recent Rhynchonelloid Brachiopods: *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 139(5), 1-90.
- Cooper, G.A., 1983, The Terebratulacea (Brachiopoda), Triassic to Recent: A Study of the Brachidia (Loops): *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 50, 1-445.
- Curry, G.B., 1983, Ecology of the recent deep-water rhynchonellid brachiopod *Cryptopora* from the Rockall Trough: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44(1-2), 93-102.
- Davidson, T., 1864, Description of the Brachiopoda, *en* Adams, S.L. (ed.), *Outline of the geology of the Maltese Islands: The Annals and Magazine of Natural History Series*, 3, 14, 5-11.
- Davidson, T., 1870, On Italian Tertiary Brachiopoda: *Geological Magazine*, 7, 359-370, 399-408, 460-466.
- Davidson, T., 1874, On the Tertiary Brachiopoda of Belgium: *Geological Magazine (Decade II)*, 1, 150-159.
- Dreger, J., 1889, Die tertiären Brachiopoden des Wiener Beckens: *Beiträge zur Palaeontologie und Geologie Oesterreich-Ungarns und des Orients*, 7, 179-192.
- Duméril, A.M.C., 1806, *Zoologie analytique ou méthode naturelle de classifications des animaux*: Paris, Allais, 344 pp.
- Emig, C.C., Álvarez, F., 1990, *Procesos tafonómicos de alteración en braquiópodos actuales*: Madrid, Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización, Universidad Complutense de Madrid y Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC), 81-86.
- García-Ramos, D., 2004, Braquiópodos pliocenos de Águilas: *Boletín de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana*, 3, 18-39.
- García-Ramos, D., 2006, Nota sobre *Terebratulinae* del Terciario de Europa y su relación con los representantes neógenos del sureste español: *Boletín de la Asociación Cultural Paleontológica Murciana*, 5, 23-83.
- Gaspard, D., 1989, Quelques aspects de la biodégradation des coquilles de brachiopodes; conséquences sur leur fossilisation: *Bulletin de la Société Géologique de France*, 8, 1207-1216.
- Gómez-Alba, J.A.S., 1988, *Guía de campo de los fósiles de España y de Europa*: Barcelona, Omega, 925 pp.
- González-Delgado, J.A., Civis, J., Sierro, F.J., 1982, Ostracofauna del Neógeno de Niebla (Huelva): *Studia Geologica Salmanticensis*, 17, 43-65.
- González-Delgado, J.A., Andrés, I., Sierro, F.J., 1995, Late Neogene molluscan faunas from the Northeast Atlantic (Portugal, Spain, Morocco): *Geobios*, 28(4), 459-471.
- González-Regalado, M.L., Ruiz, F., 1990a, Los ostrácodos del tramo inferior de la Formación "Arcillas de Gibralfé" (Gibralfé, provincia de Huelva, S. W. España): *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 3, 23-31.
- González-Regalado, M.L., Ruiz, F., 1990b, Precisiones sobre la ostracofauna del Neógeno de Trigueros (provincia de Huelva), *en* Civis, J., Flores, J.A. (eds.), *Actas de Paleontología*: Salamanca, Universidad de Salamanca, 149-157.
- González-Regalado, M.L., Ruiz, F., Abad, M., Civis, J., González-Delgado, J.A., Muñoz, J.M., García, E.X.M., Pendón, J.G., Toscano, A., 2009, Impact of storms on Pliocene benthic foraminiferal assemblages of southwestern Spain: *Ameghiniana*, 46(2), 345-360.
- Gray, J.E., 1840, *Synopsis of the contents of the British Museum*: Londres, G. Woodall, 370 pp.
- Hsü, K., Montadert, L., Bernoulli, D., Cita, M.B., Erickson, A., Garrison, R.E., Kidd, R. B., Mélières, F., Müller, C., Wright, R., 1977, History of the Messinian salinity crisis: *Nature*, 267, 399-403.
- Jeffreys, J.G., 1869, The deep-sea dredging expedition in H.M.S. "Porcupine": *Nature*, 1, 135-137.
- Kuhn, O., 1949, *Lehrbuch der Paläozoologie*: Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 326 pp.
- Lamarck, J.B., 1819, *Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres*, Tome 6, 1^{re} Partie. Suite des Conchifères: Paris, A. Belin, 232 pp.
- Lee, D.E., 2008, The terebratulids: the supreme brachiopod survivors: *Fossils and Strata*, 54, 241-249.
- Lee, D.E., Smirnova, T.N., 2006, Terebratuloidea, *en* Selden, P. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part H (revised): Brachiopoda, v. 5: Rhynchonelliformea (part): Lawrence*, Geological Society of America and The University of Kansas, 2054-2081.
- Lee, D.E., Brunton, C.H.C., Ruggiero, E.T., Caldara, M., Simone, O., 2001, The Cenozoic brachiopod *Terebratula*: its type species, neotype and other included species: *Bulletin of the Natural History Museum (Geology)*, 57, 83-93.
- Linnaeus, C., 1758, *Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematicae proposita per Classes, Ordines, Genera et Species*: Holmiae, Laurentii Salvii, 824 pp.
- Linnaeus, C., 1767, *Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*: Holmiae, Laurentii Salvii, 12^a edición, 796 pp.
- Llupart, C., Calzada, S., 1982, Braquiópodos Messinienses de la Isla de Menorca: *Real Sociedad Española de Historia Natural, Sección Geológica*, 80, 185-206.
- Lozano-Francisco, M.C., Vera-Peláez, J.L., De la Rubia, J.J., Aguilera, R., Bañares, M., Crespo, M., Moyano, A., Navarrete, I., Simón Vallejo, M.D., Cortés Sánchez, M., 2003, Estudio taxonómico preliminar de los moluscos y braquiópodos del Plioceno en Mijas (Málaga, España) (resumen) *en* *Actas de las XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Morella, España: España, Sociedad Española de Paleontología*, 103-104.
- Manceñido, M.O., Damborenea, S.E., 2008, Brachiopoda, *en* Camacho H.H., Longobucco, M.I. (eds.), *Los invertebrados fósiles*: Buenos Aires, Vázquez Mazzini Editores, 243-292.
- Manceñido, M.O., Owen, E.F., 2001, Post-Paleozoic Rhynchonellida (Brachiopoda): Classification and evolutionary background, *en* Brunton, C.H.C., Cocks, L.R.M., Long, S.L. (eds.), *Brachiopods past and present: The Systematic Association, Special Volume Series*, 63, 189-200.
- Martín, J.M., Braga, J.C., Sánchez-Almazo, I.M., Aguirre, J., *en* prensa, Temperate and tropical carbonate-sedimentation episodes in the Neogene Betic basins (S Spain) linked to climatic oscillations and changes in the Atlantic-Mediterranean connections. Constraints with isotopic data, *en* Mutti, M., Piller, W., Betzler, C. (eds.), *Carbonate Systems during the Oligocene-Miocene Climatic Transition: International Association of Sedimentologists, Special Publication 42*.
- Mayoral, E., Pendón, J.G., 1987, *Iconofacies y sedimentación en zona costera. Plioceno Superior (?)*, litoral de Huelva: *Acta Geologica Hispanica*, 21-22, 507-513.
- Mayoral, E., Rodríguez-Vidal, J., 1994, Aspectos morfosedimentarios de la transgresión pliocena en Almayate (Málaga): *Geogaceta*, 16, 110-113.
- Muir-Wood, H.M., 1955, *A history of the phylum Brachiopoda*: London, British Museum of Natural History, 124 pp.
- Müller, O.F., 1776, *Zoologiae Danicae Prodromus*: Havniae, Hallageris,

282 pp.

- Pajaud, D., 1976, Les Brachiopodes du Pliocène I de la Sierra de Santa Pola (sud d'Alicante, Espagne): *Terebratula terebratula* (Linné, 1758) et *Phapsirhynchia sanctapaulensis* nov. gen., nov. sp.: Annales de la Société géologique du Nord, 96, 99-106.
- Puga-Bernabéu, A., Martín, J.M., Braga, J.C., 2008, Sistemas de canales submarinos en una rampa de carbonatos templados, Cuenca de Sorbas, sureste de España: *Geogaceta*, 44, 203-206.
- Richardson, J.R., 1981, Brachiopod and pedicles: *Paleobiology*, 7(1), 87-95.
- Rico-García, A., 2007, El Neógeno superior marino en Vejer de la Frontera (Cádiz, SO España) y su evolución regresiva: *Geogaceta*, 42, 115-118.
- Rico-García, A., Cárdenas Carretero, J., González Delgado, J.A., Civis, J., 2006, Estudio paleontológico preliminar del Tortoniense superior de "Las Pajanosas" (Sevilla, Cuenca del Guadalquivir): *Geogaceta*, 39, 143-146.
- Rico-García, A., Aguirre, J., González-Delgado, J.A., 2008, Taphonomy and taphofacies models of the Pliocene deposits of Vejer de la Frontera (Cádiz, SW Spain): *Geobios*, 41(4), 543-558.
- Risso, 1826, Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes Maritimes: Paris, Levrault, 439 pp.
- Sacco, F., 1902, I Brachiopodi dei terreni terziarii del Piemonte e della Liguria: Turín, Carlo Clausen, 50 pp.
- Seguenza, G., 1865, Paleontologia Malacologica dei terreni terziarii del distretto di Messina: Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali, 6, 1-88.
- Sierro, F.J., 1985, Estudio de los foraminíferos planctónicos, bioestratigrafía y cronoestratigrafía del Mioceno-Plioceno del borde occidental de la cuenca del Guadalquivir (SO de España): *Studia Geologica Salmanticensis*, 21, 7-85.
- Simon, E., 1998, Maastrichtian brachiopods from Ciply: palaeoecological and stratigraphical significance: Bulletin d'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, 68, 181-232.
- Taddei-Ruggiero, E., Raia, P., Buono, G., 2008, Geometric morphometrics species discrimination within the genus *Terebratula* from the Late Cenozoic of Italy: *Fossils and Strata*, 54, 209-217.
- Tomašových, A., Zuschin, M., 2009, Variation of brachiopod preservation along a carbonate-shelf basin transect (Red Sea and Gulf of Aden): Environmental sensitivity of taphofacies: *Palaos*, 24(10), 697-716.
- Torres, T., Soler, V., Ortiz, J.E., Llamas, F.J., Canoira, L., García de la Morena, M.A., Civis, J., 2000, Nuevas acotaciones al alcance del método de datación por análisis de racemización de aminoácidos. Sección de Cuesta Colorada (Almería, SE de España): *Geogaceta*, 28, 137-140.
- Waagen, W, 1883, Salt Range fossils, vol. I, part 4. *Productus* Limestone fossils, Brachiopoda: Memoirs of the Geological Survey of India, *Palaeontologica Indica*, 13(2), 391-546.
- Williams, A., Carlson, S.J., Brunton, C.H.C., Holmer, L.E., Popov, L., 1996, A supra-ordinal classification of the Brachiopoda: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*(351), 1171-1193.

Manuscrito recibido: Diciembre 11, 2009

Manuscrito corregido recibido: Abril 30, 2010

Manuscrito aceptado: Mayo 5, 2010