

*Interpretación de la dinámica poblacional  
de Ammonia beccarii (Linné, 1758)  
(Foraminiferida, Protoctista) en el Cuaternario  
continental de la laguna de Villena (Alicante, España)*

Interpretation of population dynamics  
of *Ammonia beccarii* (Linné, 1758)  
(Foraminiferida, Protoctista) in the continental  
Quaternary of the Villena lake (Alicante, España)

Juan USERA<sup>1</sup> y Ana M.<sup>a</sup> BLÁZQUEZ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Depto. de Geología, Universitat de Valencia, Dr. Moliner 50. Burjassot.

### RESUMEN

Un sondeo de 31 m de profundidad en la laguna cuaternaria de Villena ha proporcionado un registro de 30 cm de espesor en el que se detecta un proceso de colonización de la especie *Ammonia beccarii* durante el Pleistoceno superior. El estudio de la dinámica poblacional parece indicar que esta especie presenta un comportamiento más próximo al de un estratega de la  $k$  que de la  $r$ , al menos como tendencia efectiva. En todos los niveles dominan las formas macrosféricas, lo que parece estar relacionado con un ambiente próximo al óptimo para el crecimiento y desarrollo de esta especie. Desde el punto de vista morfológico, no parece existir un sentido de enrollamiento dominante. Las poblaciones desaparecen de manera brusca a causa de un episodio catastrófico asociado a un proceso fluvio/aluvial, que deposita un paquete de arcillas y limos rojos sin ningún contenido paleontológico.

**Palabras clave:** *Ammonia beccarii*, Dinámica poblacional, laguna cuaternaria, Villena, Alicante.

### ABSTRACT

A 31 m deep core in the quaternary lake of Villena has yielded a 30 cm thick record in which the colonization process of the species *A. beccarii* during the Later Pleistocene

ne is detected. The study of population dynamics seems to indicate that this species follows a *k*-strategy rather than an *r*-strategy, at least as an effective pattern. Megalospheric forms dominate in all levels. This could result from a near to optimal environment for growth and development of this species. From a morphological point of view, there does not seem to be a preferred coiling direction. The population disappears abruptly due to a catastrophic episode related to a fluvial/aluvial process which deposits a red clays and silts layer without any paleontological information.

**Key words:** *Ammonia beccarii*, Population dynamics, Quaternary lake, Villena, Alicante.

## INTRODUCCIÓN

La colonización de un ambiente de aguas continentales por un foraminífero no es un proceso frecuente aunque, al menos desde el Terciario, si hay un registro de que esto ha sucedido y, además, en zonas geográficas bien distintas.

La primera evidencia de que los foraminíferos pueden vivir en aguas dulces fue indicada por SCHULTZE (1854) (*in* BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976), quien puso material detrítico de las costas del Mediterráneo que contenían algunas especies de rotálidos en un recipiente con agua dulce y observó que después de cinco semanas numerosos ejemplares vivían aún. No obstante, la primera cita de foraminíferos vivos de agua dulce en su medio corresponde a BOLTOVSKOY (1958) en el río de la Plata. Otras observaciones de este tipo han sido las de ARNAL (1961), CLOSS & MEDEIROS (1965), BOLTOVSKOY & BOLTOVSKOY (1968) y BOLTOVSKOY & LENA (1971) que llegan a la conclusión de que existen foraminíferos que pueden sobrevivir en zonas donde las aguas dulces prevalecen la mayor parte del año. En la Comunidad Valenciana se han encontrado foraminíferos del suborden Textulariina en pequeños manantiales situados a unos 60 km de la línea de costa actual (USERA *et al.*, 1990).

Durante el Cuaternario han sido citados foraminíferos en ambientes de agua dulce en diferentes zonas, tanto de la Comunidad Valenciana como en otras partes del mundo (GARCÍA-FORNER, *et al.* 1993, GASSE *et al.*, 1987; LÉVY, 1982; OTVOS, 1978; etc.)

Por último y aunque con menos frecuencia han sido registrados en el Neógeno (GONZÁLEZ DELGADO *et al.*, 1986; ANADÓN *et al.*, 1986; ANADÓN *et al.* 1987; MÁRQUEZ & USERA, 1988; ANADÓN, 1989, USERA *et al.*, 1991; etc.).

*Ammonia beccarii* (LINNÉ) es un foraminífero bentónico bien conocido por su frecuencia y abundancia, en ciertas facies, desde el Terciario superior hasta la actualidad.

Es especie común en el infralitoral de los mares y océanos actuales y, por la semejanza de litologías, deducimos que también habitó esta zona en épocas pasadas. No obstante, esta especie también ha sido encontrada en ambientes distintos al marino, tales como lagunas litorales, marismas, estuarios, marjales, etc. (BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976; MURRAY, 1991). La dinámica poblacional esperable es, en principio, diferente en ambos medios, siendo la de un estrategia de la  $k$  en mar abierto y la de un estrategia de la  $r$  en aguas restringidas. Según MURRAY (1973, 1991), es eurihalina y euri térmica y prefiere los fondos fangosos o de arenas, en profundidades que oscilan entre 0 y 50 m.

Un sondeo de 31 m de profundidad en la laguna cuaternaria de Villena ha proporcionado un registro de 30 cm de espesor en el que se detecta un proceso de colonización de esta especie, lo que ofrece una oportunidad muy favorable para la observación del comportamiento de las poblaciones. Al ser el único foraminífero presente en el sedimento, se asume que todas las entidades registradas, incluidas aquellas que corresponden a los primeros estadios de crecimiento con una a cuatro cámaras, pertenecen a *A. beccarii*. El estudio de la dinámica poblacional y la frecuencia de las diferentes clases de edades de *A. beccarii* en cada uno de los niveles nos puede indicar el tipo de estrategia que ha seguido esta especie en un ambiente de aguas aisladas en su totalidad de la influencia marina (HALLAM, 1972; DODD & STANTON, 1981).

El recuento del número de cámaras de los individuos encontrados puede servir de base para el cálculo de las curvas de supervivencia y de distribución de la frecuencia de edades en las poblaciones de cada uno de los niveles. Los aspectos tafonómicos actuarán sobre las entidades producidas, por lo que la información registrada deberá interpretarse teniendo en cuenta la influencia de estos procesos.

## MARCO GEOGRÁFICO Y GEOLÓGICO

La localidad de Villena se encuentra situada al NW de la provincia de Alicante con coordenadas UTM 30SXH859789. La antigua laguna de Villena formó parte de un complejo ecosistema lacustre perteneciente a la cuenca fluvial del Vinalopó, situado a unos 100 km de distancia de la línea de costa actual. En ella se ha relizado un sondeo mecánico que se localiza, según las coordenadas UTM, en 30SXH808757 (Fig. 1).

El relieve en el que queda enmarcada se caracteriza, desde el punto de vista litológico, por materiales calcáreos del Cretácico que alcanza altitudes superiores a los 800 m y, a menor cota, otras elevaciones de contornos más suaves

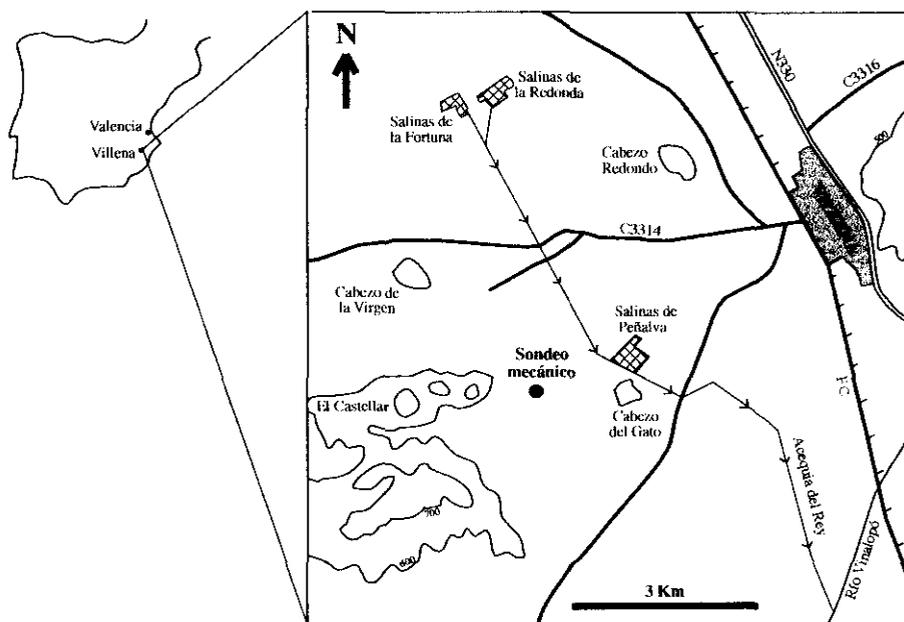


Figura 1.—Mapa de localización del área de estudio  
 Figure 1.—Map with the situation of the studied area.

correspondientes a afloramientos de yesos y arcillas del Triásico que flanquean las áreas deprimidas. Estos materiales dieron lugar a un amplio acuífero cárstico que alimentaba la laguna principal (PULIDO, 1979).

Los continuos aportes de materiales procedentes de las vertientes y la sedimentación en el medio lacustre han ido reduciendo el perímetro del espacio inundado. En época histórica una conexión fluvial entre el sistema de lagunas y el cauce del Vinalopó ha permitido el drenaje de los flujos de agua excedente y su desecación final (ROSSELLÓ, 1978), proceso al que ha contribuido la sobreexplotación del acuífero desde mediados de siglo (RICO, 1994). Como resultado, lo que fue un espacio de gran riqueza biológica se ha transformado en un medio semiárido parcialmente salinizado (FUMANAL *et al.*, 1996).

En el sondeo efectuado en la laguna cuaternaria de Villena se aprecia que el material erosionado de las elevaciones circundantes se acumula en la cuenca, siendo frecuente en estos sedimentos los Jacintos de Compostela del Triásico, abundantes cuarzos, carbonatos, limos y arcillas. En los momentos que se interpretan como de menor energía abundan estos últimos, mientras que en los casos en que domina el material detrítico más grueso, la energía debe ser superior.

En los materiales más finos es frecuente la presencia de valvas de ostrácodos que corresponden a las especies *Cyprideis torosa* e *Ilyocypris gibba*. Éstas son en la actualidad, y al parecer durante el Cuaternario, especies de aguas salobres en el primer caso, mientras que en el segundo se asocian a la presencia de aguas dulces (WAGNER, 1957; CARBONELL, 1969; BODERGAT, 1983).

Los niveles donde aparece *A. beccarii* son limolitas ricas en materia orgánica, con algunos granos de cuarzo y carbonatos. Por encima de ellos se sitúa, en contacto erosivo, un depósito de limos de color rojizo con abundante contenido en cuarzo, Jacintos de Compostela, fragmentos de concreciones ferruginosas y pocos carbonatos, que se ha interpretado como un episodio catastrófico asociado a un proceso fluvio/aluvial que deposita un paquete de arcillas y limos rojos sin contenido paleontológico.

## ANTECEDENTES

*A. beccarii* es un foraminífero del suborden Rotaliina caracterizado por tener una concha biconvexa con desarrollo trocoesprial. La periferia es redondeada y en el lado espiral las suturas de las cámaras de los primeros estadios no aparecen muy marcadas, salvo en algunos ecofenotipos de esta especie. En el lado umbilical, por el contrario, existen profundas depresiones suturales que, en ocasiones, se refuerzan en sus bordes por tubérculos calcáreos. El ombligo aparece en algunos casos ocupado por un botón calcáreo. La abertura, en forma de hendedura se sitúa en la base de la última cámara.

Sobre este modelo morfológico han aparecido en la literatura científica un buen número de artículos y monografías en donde se establecen subespecies, variedades, ecofenotipos, nuevas especies, etc., o bien se reagrupan otras especies del género *Ammonia* en la especie *A. beccarii* o incluso se incluyen en otros géneros distintos (SEIBOLD, 1971; BANNER & WILLIAMS, 1973; ROUVILLOIS, 1974; SCHNITKER, 1974; VÉNEC-PEYRÉ, 1983; WALTON & SLOAN, 1990; HAYNES, 1992; PAWLOWSKI *et al.*, 1995; etc.).

Existen también numerosas obras donde se analizan, bien en el laboratorio o sobre el terreno, el desarrollo de las poblaciones de *A. beccarii*. En el primer caso, los trabajos de BRANDSHAW (1957, 1961) establecen los límites de crecimiento, reproducción y supervivencia para temperaturas y salinidades y los de SCHNITKER (1974) para temperatura. Estos autores han observado que la temperatura mínima para el crecimiento se sitúa entre 10°C y 10,5°C y el máximo, antes de la muerte, es de 35°C. En un proceso escalonado de crecimiento, se produce una cámara cada seis días a una temperatura de 15 °C; con tempe-

raturas de 20 °C, una cámara cada cuatro días. Entre 24°C y 27°C se sitúa el óptimo y se añade una cámara cada dos días. A partir de este momento se alcanza con rapidez el límite de temperatura de supervivencia.

Por lo que respecta a la reproducción, a 15 °C de temperatura son necesarios 134 días antes de reproducirse, que se reducen a 72 días si ésta es de 20 °C, a 19 días si la temperatura es de 24°C a 27 °C y a sólo 15 días si es de 30 °C.

En lo referente a la salinidad, *A. beccarii* sobrevive al 2‰ pero sólo empieza a crecer con una salinidad superior al 7‰. Con salinidades del orden del 67‰ aumenta el número de cámaras cada 35 días. Con un 13‰ o un 50‰ la producción de una nueva cámara se realiza cada tres días y se incrementa a dos días cuando la salinidad está entre 20‰ y 40‰.

Salinidades por encima del 50‰ parecen frenar el proceso de reproducción. No obstante, es el resultado de la combinación de estas variables del medio lo que puede proporcionar una idea del óptimo de crecimiento y reproducción. En cultivos en el laboratorio *A. beccarii* se reproduce y crece continuamente cada 28 días a temperatura de 30 °C y salinidades de 20‰ al 40‰. La reproducción se produce, por regla general, a partir de la formación de la cámara número 13.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Un sondeo mecánico realizado en la laguna cuaternaria de Villena alcanzó una profundidad de 31 m, en maniobras sucesivas de extracción de tres metros. Los testigos, de un diámetro máximo de 15 cm, han proporcionado 276 muestras. Dado que este procedimiento produce con frecuencia la contaminación exterior por revestimiento de materiales procedentes de los niveles superiores, a las muestras obtenidas les fue eliminado un centímetro de la capa superficial.

Al haberse detectado a -15 m la presencia de *A. beccarii* a lo largo de 30 cm del testigo, este sector del sondeo se ha submuestreado cada 5 cm obteniéndose un total de seis muestras, que de muro a techo son: 151, 150, 149, 148, 147 y 146.

El material fue desagregado utilizando hidróxido sódico y agua oxigenada y tamizado en tres fracciones: >0,4 mm, >0,125 mm y >0,062 mm. Con posterioridad, se procedió a la separación de los foraminíferos con la ayuda de líquidos densos (tetracloruro de carbono) y después a la observación del sedimento no flotado, con objeto de recuperar los posibles caparazones que hubiesen quedado en el fondo.

En los niveles con contenido en foraminíferos fósiles, se ha cuarteado el sedimento hasta obtener un mínimo de 500 individuos en cada muestra. En aque-

llas con menor número de ejemplares, se extrajo la totalidad de los mismos. En las muestras donde las fracciones no fueron cuarteadas las mismas veces se procedió a uniformizarlas, de tal manera que si una de las fracciones había sido cuarteada menos veces que la otra de la misma muestra, se dividió el número de individuos obtenido de la primera tanta veces como fuese necesario hasta corresponderse con el cuarteo de la otra fracción.

A continuación, se contaron las cámaras de cada uno de los ejemplares, que sirvió de base para el estudio poblacional en todos los niveles. Para la elaboración de las curvas de supervivencia y la distribución de frecuencia de edades (HALLAM, 1972; DODD & STANTON, 1981; MURRAY, 1991), se ha preferido utilizar el número de cámaras para establecer las clases de edad, más que el diámetro máximo de cada caparazón, como hacen otros autores (MURRAY, 1983, 1991; HALLOCK *et al.*, 1986; CEARRETA, 1988). Pensamos que cuando existe una marcada diferencia en tamaño debido a la alternancia de generaciones sexuadas y asexuadas, la relación de estos diámetros con la clase de edad que podamos considerar obliga a construir dos tipos de curvas de supervivencia, una para cada generación. Al utilizar el número de cámaras se obvia, en parte, el problema de las generaciones ya que la producción de una nueva cámara no parece estar condicionada a la característica haploide o diploide del individuo, mientras que el número de formas macrosféricas o microséricas si puede estar influenciado por los factores ambientales (BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976).

En nuestro caso, hemos representado en ordenadas y en escala logarítmica el número de entidades registradas y en abcisas el número de cámaras que establecen las clases de edad. Consideramos, como se observa en la representación de la curva de supervivencia, que todos los individuos han pasado por la fase con menor número de cámaras. El valor correspondiente a una cámara más se obtiene restando del total de individuos de la muestra aquellas que tenían una cámara menos; y así de manera sucesiva hasta llegar a los únicos ejemplares que tienen mayor número de cámaras.

Para la representación de la distribución de la frecuencia de edades se ha situado en ordenadas el equivalente proporcional a 1000 individuos con objeto de comparar las muestras entre sí y determinar las tendencias uni, bi o trimodales (HALLAM, 1972).

Finalmente, se constató la frecuencia de formas macrosféricas y microséricas a partir de la observación del prolóculus. Es conocido que los foraminíferos bentónicos pueden alternar las generaciones sexuadas y asexuadas. Tal es el caso de *A. beccarii* y de muchos de sus ecofenotipos u otras especies contemporáneas del mismo género. Los trabajos de HOFKER (1930) sobre *Rotalia* (= *Ammonia*) *beccarii flevensis* en Zuiderzee, indican que la forma macrosféri-

ca está presente en primavera y en otoño, y sólo las microféricas aparecen en invierno y en la época más cálida del verano, cuando la temperatura excede los 20°C. Observación similar es la de MYERS (1943) en otro foraminífero: *Tretomphalus*, donde las relaciones entre formas microféricas y megalosféricas para otoño (1:140) y primavera (1:340) son muy superiores a la proporción en invierno (1:24).

Según los datos que aportan los autores, no sólo para *Ammonia* sino también para otras especies de foraminíferos (BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976), el número de formas macrosféricas suele ser mayor que el de microféricas. La situación contraria se produce en la mayoría de los casos cuando la especie vive en condiciones poco favorables para su desarrollo y reproducción.

En este trabajo, hemos establecido las proporciones de formas macrosféricas y microféricas a partir de la fracción >0,125 mm porque en los tamaños más pequeños existe una cierta dificultad para determinar a qué generación pertenecen muchos ejemplares, dado el pequeño número de cámaras que poseen.

Aunque el estudio del sentido de enrollamiento ha sido utilizado con frecuencia por aquellos micropaleontólogos más dedicados a los foraminíferos planctónicos (cf. BOLTOVSKOY & WRIGHT, 1976, HEMLEBEN *et al.*, 1989), también se ha tratado este caso en otras especies bentónicas como *Discorbis* (= *Rosalina*) *vilardeboana* (FØYN, 1936, 1937), *Rosalina floridana* (LEE *et al.*, 1963), *Ammonia beccarii* (LONGINELLI & TONGIORGI, 1960; USERA *et al.*, 1990; etc.). En este trabajo se han calculado y representado los tantos por ciento de formas dextrógiras y levógiras de cada uno de los niveles para determinar si existe una tendencia en el sentido de enrollamiento, utilizando el test de  $\chi^2$  con el fin de comprobar la aleatoriedad de los datos.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se han extraído un total de 3.546 individuos de la especie *A. beccarii*, de los cuales sólo han sido utilizados para el estudio poblacional 1.863, resultado de la uniformización del número de ejemplares para un cuarteo uniforme (Tabla 1). Los caparazones encontrados se caracterizan por tener una buena calcificación y aunque no presentan pústulas calcáreas, sí es frecuente la aparición de un botón umbilical. Las edades están comprendidas entre 1 y 23 cámaras, siendo dominante en casi todas las muestras el rango de edad entre 7 y 9. En la mayor parte de los casos, esta especie aparece asociada a los ostrácodos *Cyprideis torosa* (JONES) y *Candona* sp. Se ha encontrado una valva aislada de *Ilycipris gibba* (RAMDOHR).

EDAD	Muestra 151	Muestra 150	Muestra 149	Muestra 148	Muestra 147	Muestra 146
1					0,5	2
2				2,5	9	3,5
3				9,5	24	9,6
4		3	2,5	15,4	30,5	17,5
5		8	3	18,7	29,8	22,13
6	1	12	6,5	38,1	40	32,5
7	2	16	6,5	47,3	58	54,3
8	13	24	10	70,1	53,5	58,6
9	13	22	8	82	30,5	40,6
10	13	5	4	47	39	51
11	24	6	4	38	23,5	52,5
12	20	5	5	44	15	40
13	34	7	4	50	7	42,125
14	37	5	1	28	8	23
15	27	4	1	15	4	19,125
16	26	2		19	4,5	8
17	25			8	2,5	6
18	10			11	2,5	1,125
19	6			4	1	
20	9			3	1	
21	4			1		
22	3			1		
23	1			1		
<b>Total</b>	268	119	55,5	553,6	383,3	483,6

Tabla 1.—Número de individuos correspondiente a las clases de edad encontradas en cada una de las muestras, que están dispuestas de muro a techo. Los números decimales son el resultado de la uniformización del total de ejemplares para un cuarteo estandar, es decir, de la reducción proporcional del número de individuos en las fracciones menos cuarteadas respecto a las fracciones de la misma muestra sometidas a más cuarteos.

Table 1.—Number of specimens corresponding to the age classes in each of the samples, arranged in stratigraphical order. The decimal numbers are the result of the uniformization of the total number of specimens for a standard quarter. It refers to the proportional reduction of the number of specimens in the less reduced fractions compared to fractions of the same sample subjected to more reductions.

A continuación y de muro a techo se describen las seis muestras con contenido en foraminíferos fosiles.

#### MUESTRA 151

La litología dominante en este nivel son los limos, con cuarzo de morfología subangulosa y angulosa, cristales de Jacintos de Compostela procedentes del Keuper, carbonatos y materiales ferruginosos.

En lo referente al contenido fósil aparecen foraminíferos reelaborados del Mioceno, tanto planctónicos, del género *Globigerina* como bentónicos, sobre todo de los géneros *Brizalina* y *Bolivina*. La especie *A. beccarii* está representada por 268 entidades que tienen desde 6 hasta 23 cámaras. La curva de frecuencia de edades (Fig. 2a) muestra una distribución de los datos con tendencia a la unimodalidad, siendo más abundantes las edades comprendidas entre 11 y 17 cámaras, con un máximo registrado entre 13 y 14. La curva de supervivencia parece indicar una dinámica poblacional propia de un estrategia de la *k*, quizás no en un sentido radical pero sí como tendencia efectiva.

Las formas macrosféricas superan a las microsféricas sólo en un 10%, por lo que no existen diferencias significativas entre las proporciones de formas A y formas B (Fig. 3). Puede apreciarse que no aparecen individuos con menos de 6 cámaras, por lo que se podría pensar en un proceso tafonómico que haya eliminado los ejemplares más jóvenes. Tratándose de las muestras iniciales en que, según parece indicar la litología, el agua empieza a estancarse, es muy posible que la corriente, todavía con cierta energía, haya transportado los caparzones más livianos. La fragmentación de la última cámara en muchas de las entidades registradas podría corroborar esta hipótesis.

#### MUESTRA 150

El sedimento continúa siendo de textura limosa, constituido también sobre todo por cuarzo, carbonato y concreciones de óxido de hierro. La distribución de frecuencia de edades de *A. beccarii* muestra una gráfica unimodal (Fig. 2a), con un máximo de frecuencia entre 8 y 9 cámaras, a partir de una población cuyo tamaño mínimo recogido se encuentra en las 4 cámaras. Al faltar los estadios de crecimiento de las 3 cámaras y estar presentes las formas con 16, pensamos que puede haber tenido lugar un proceso de selección por tamaños que habría agrupado aquellos individuos con edades comprendidas entre 4 y 16 cámaras. Como en la muestra anterior, es frecuente la rotura de la última o últimas cámaras. La curva de supervivencia mantiene la misma tendencia que la descrita en la muestra anterior, con una pequeña inflexión entre 9 y 10 cámaras, que también aparece en la representación de distribución de frecuencia de edades.

Según datos de la Tabla 1, de las 199 entidades conservadas y estudiadas de *A. beccarii*, el 93% pertenecen a formas macrosféricas frente al 7% que presentan las formas microsféricas (Fig. 3), lo que unido a la forma general de la curva de supervivencia y considerando que no parece existir un proceso tafonómico que seleccione ambas formas, puede tratarse de una población que vive dentro de unos márgenes de crecimiento y reproducción próximos a los óptimos.

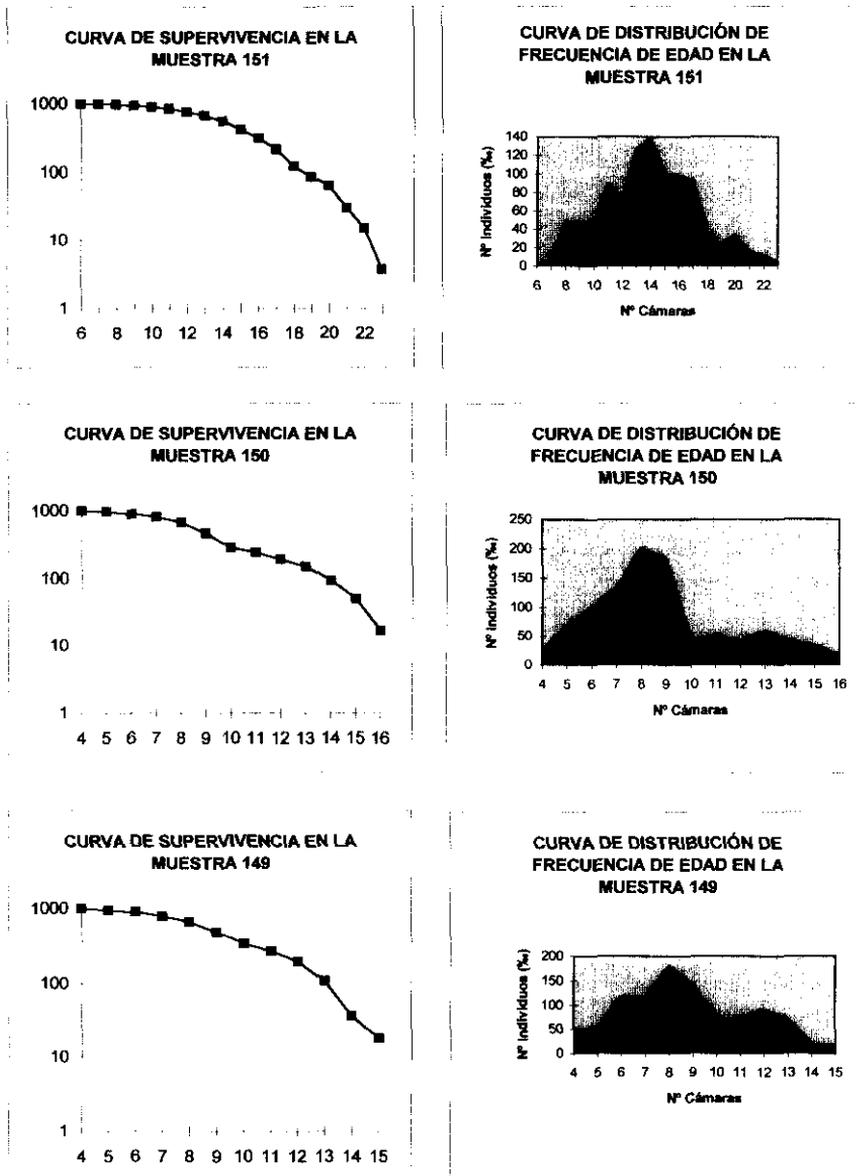


Figura 2a.—Curvas de supervivencia, en escala semilogarítmica, y de distribución de frecuencia de edades en las muestras 151, 150 y 149. Las muestras 151 corresponde al muro de la secuencia con contenido en *A. beccarii*, siendo las dos siguientes sucesivas en el registro estratigráfico estudiado.

Figure 2a.—Survival curves in semi-logarithmical scale and the frequency distribution of ages in samples 151, 150 and 149. Sample 151 corresponds to the base of the *A. beccarii* sequence and the other two are successive in the studied interval.

## MUESTRA 149

En este sedimento son abundantes los limos, con cuarzo subanguloso y frecuentes fragmentos de carbonatos. Encontramos en este material entidades conservadas del ostrácodo *Cyprideis torosa*, cuyos datos ecológicos revelan las condiciones salobres del medio, del 2‰ al 16‰ según WAGNER (1957). Para BODERGAT (1983), es una especie eurihalina y considera que su mayor frecuencia es en aguas oligohalinas. También son frecuentes los restos de gasterópodos.

Aparecen individuos de tamaños comprendidos entre 4 y 15 cámaras, con una curva de distribución de frecuencia de edades caracterizada por la bimodalidad (Fig. 2a); un máximo localizado en torno a 8 cámaras y otro segundo, de menor grado, situado entre 12 y 13 cámaras. En conjunto, dominan los ejemplares de edades inferiores a 10 cámaras. La curva de supervivencia muestra un desarrollo asociado a las estrategias de la *k* y, como en el nivel anterior, es elevado el número de individuos de la máxima edad. La falta de edades inferiores a 4 cámaras y superiores a 15 podría ser consecuencia de un proceso tafonómico de pérdida de información por transporte selectivo debido a flujos de agua, que puede originar también la rotura de las últimas cámaras en los individuos de las poblaciones.

En las entidades conservadas de *A. beccarii* dominan las formas macrosféricas respecto a las microséricas en un 92% (Fig. 3). Esta elevada proporción de formas macrosféricas parece indicar un ambiente favorable para el desarrollo de la especie.

## MUESTRA 148

El rasgo más característico de esta muestra es la abundancia de valvas de ostrácodos, sobre todo de *Cyprideis torosa* que le confiere el carácter de ostracodita y que proporcionan al sedimento un color claro y un alto contenido en carbonatos. También son frecuentes los fragmentos de gasterópodos.

En este registro la edad mínima de *A. beccarii* es de 2 cámaras y se conservan individuos hasta con 23 cámaras. La curva de distribución de frecuencia de edades (Fig. 2b) presenta una morfología también bimodal, con unos máximos semejantes a la muestra anterior, entre 8 y 9 cámaras y un secundario de menor importancia entre 12 y 13. La disminución en el número de entidades conservadas de mayor tamaño es progresiva hasta alcanzar el rango de edades entre 21 y 23, con tantos por mil inferiores a 1,8. La curva de supervivencia se muestra semejante en cuanto al tipo de estrategia aunque se ve reflejada la

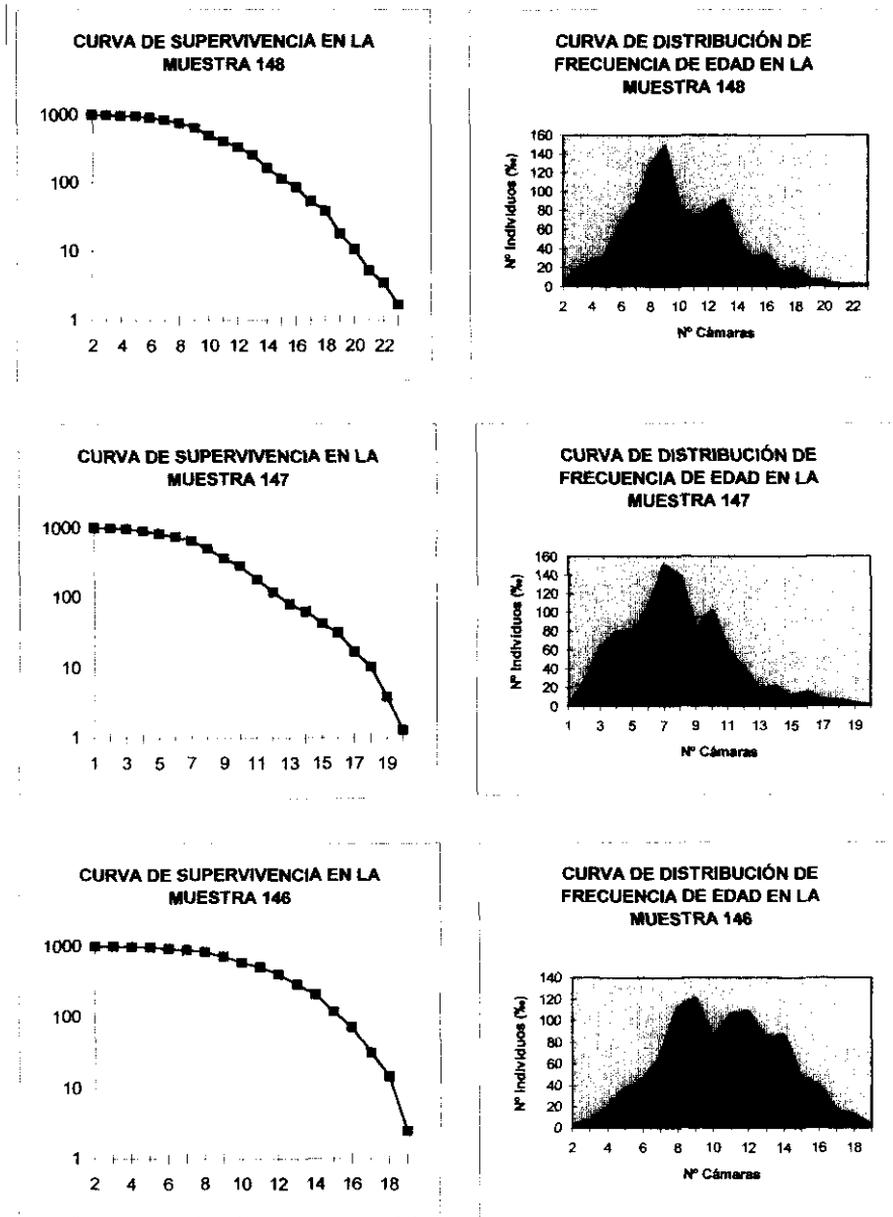


Figura 2b. --- Curvas de supervivencia, en escala semilogarítmica, y de distribución de frecuencia de edades en las muestras 148, 147 y 146. La muestra 146 corresponde al techo de la secuencia con contenido en *A. beccarii*; las dos restantes son subyacentes a la misma dentro del registro estratigráfico estudiado.  
 Figure 2b. --- Survival curves in semi-logarithmical scale and the frequency distribution of ages in samples 148, 147 and 146. Sample 146 corresponds to the top of the *A. beccarii* sequence.

disminución progresiva antes mencionada. La presencia de individuos con los primeros estadios de crecimiento parece indicar una buena conservación de la información y un régimen calmado en los flujos de agua.

Este nivel contiene una población de foraminíferos bentónicos caracterizada por la dominancia de formas macrosféricas (80%), en un total de 554 individuos estudiados (Fig. 3). Como en los niveles anteriores, podría interpretarse que la población de *A. beccarii* vive en un medio con recursos abundantes y en unas condiciones de salinidad y temperatura próximas a las óptimas establecidas en el laboratorio.

#### MUESTRA 147

Presenta características semejantes a la muestra anterior. Dominan las valvas de *Cyprideis torosa* en un sedimento con algunos granos de cuarzo, de morfología angulosa, cristales de Jacintos de Compostela y materiales ferruginosos. Es frecuente la presencia de restos de gasterópodos.

Respecto al contenido en foraminíferos fósiles, en este nivel se han localizado los primeros estadios de crecimiento en una población que aumenta de forma progresiva hasta alcanzar un máximo de frecuencia en los individuos con 7 y 8 cámaras (Fig. 2b). Después de una segunda edad bien representada, con 10 cámaras, disminuye de forma paulatina hasta encontrar el final del registro conservado en torno a las 20 cámaras. El descenso en el número de individuos es más acusado a partir de las 13 cámaras. La curva de supervivencia presenta el aspecto de la muestra anterior, salvo una pequeña inflexión localizada en el rango de edad entre 9 y 12 cámaras.

El 86% de los 383 ejemplares estudiados corresponden a formas macrosféricas (Fig. 3). Podríamos considerar que las condiciones ambientales son muy similares a las del nivel 148.

#### MUESTRA 146

En esta muestra siguen siendo muy abundantes las valvas de *Cyprideis torosa* y es frecuente observar grupos de valvas reunidas por tamaños sucesivos en un mismo conjunto.

Los 484 caparazones estudiados se distribuyen de forma polimodal, según la curva de frecuencia de edades (Fig. 2b). En este caso, se observa una población caracterizada por la abundancia de entidades conservadas que alcanzan avanzados estados de crecimiento. Destaca el rango de edad comprendida entre 8 y 14 cámaras, aunque se localicen dos mínimos relativos en torno a 10 y 13

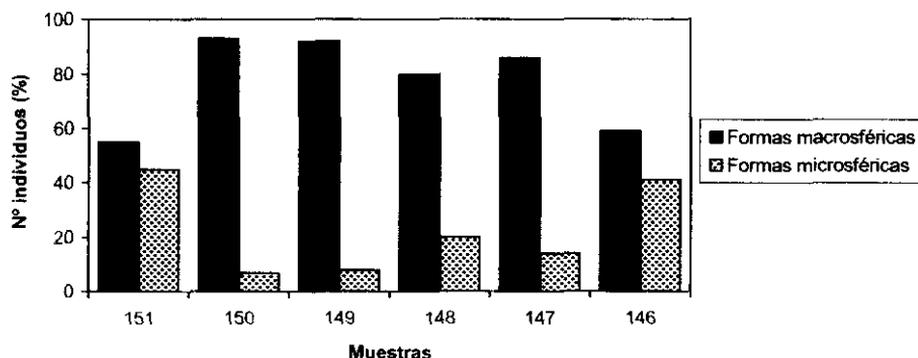


Figura 3.—Representación gráfica de las proporciones entre formas macrosféricas y microséricas en cada uno de los niveles. Las muestras están localizadas en la gráfica siguiendo la ordenación estratigráfica de muro a techo.

Figure 3.—Graphical representation of the proportions between macrospherical and microspherical forms in each of the levels. The samples are stratigraphically arranged in the graph.

cámaras. La morfología de la curva de supervivencia responde, como las anteriores, a una población que se comporta más como estratega de la  $k$  que como oportunista.

Las diferencias proporcionales entre formas A y formas B se reducen significativamente en esta muestra, con un 59% de formas macrosféricas frente al 41% restante correspondiente a las microséricas (Fig. 3). El último nivel en donde aparece *A. beccarii* no parece presentar grandes diferencias ambientales con los dos anteriores: gran estabilidad del medio en cuanto a recursos, débil régimen laminar en el flujo de las corrientes y unos rangos de temperatura y salinidad apropiados para el normal desarrollo de la especie.

En conjunto, podemos considerar que se trata del proceso de colonización de la especie *A. beccarii* de un medio lagunar de origen continental, cuyo inicio (muestra 151) viene caracterizado por la escasez de individuos que se concentran en las edades intermedias, lo que parece responder a episodios energéticos con capacidad de transportar los ejemplares de forma selectiva, estando ausentes los de menor número de cámaras y también los de mayor edad. Esta situación se mantiene hasta la muestra 148, momento a partir del cual se considera una población estable que aumenta de forma progresiva el número de individuos hasta alcanzar el máximo en la muestra 146. En esta última la mayor parte de los caparazones tienen tamaños superiores a 0,125 mm de diámetro.

La totalidad de curvas de supervivencia correspondientes a estas poblaciones indican, que esta especie se comporta desde el punto de vista poblacional más como estratega de la  $k$  que como oportunista. El modelo podría corres-

ponder al tipo III de CRAIG & HALLAM (1963) en el que la curva de supervivencia supone una tasa constantemente creciente de mortalidad.

Desde una perspectiva de los ciclos de reproducción, la dominancia de las formas macrosféricas en la totalidad de las muestras, especialmente la 150 y la 147, podría interpretarse como la presencia de un ambiente próximo al óptimo en el desarrollo de esta especie (HOFKER, 1930).

Respecto al tipo de enrollamiento, el 55% es la proporción media de las formas levógiras respecto a las dextrógiras (Fig. 4). La aplicación del test de  $\chi^2$  al número de individuos que presentan enrollamiento dextrógiro y levógiro indica que no hay diferencias significativas a un nivel de probabilidad superior al 0,5, excepto para la última muestra donde no se acepta la hipótesis (Tabla 2). Si comparamos estos porcentajes con los de otros ambientes restringidos como el del marjal cuaternario de Pegu durante el funcionamiento como albufera en el Pleistoceno (USERA *et al.*, 1990), las proporciones no se corresponden ya que en

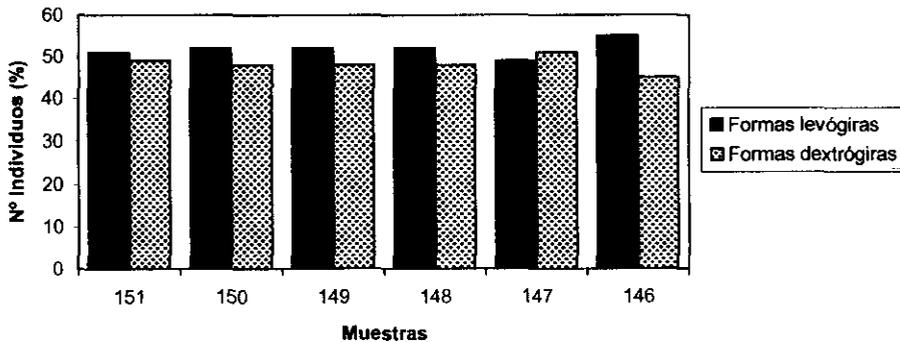


Figura 4.—Representación gráfica de las proporciones de los sentidos de enrollamiento de las entidades conservadas de la especie *Ammonia beccarii* en cada una de las muestras. Las muestras están dispuestas en la gráfica siguiendo la ordenación estratigráfica de muro a techo.

Figure 4.—Graphical representation of the proportions of the directions of enrollment of the preserved units of *Ammonia beccarii* in each of the samples. The samples are stratigraphically arranged in the graph.

	151	150	149	148	147	146
Levógiras	0,0878	0,0368	0,03174	0,29508	0,040	2,27
Dextrógiras	0,1756	0,0737	0,0634	0,5916	2,25	4,55

Tabla 2.—Valores del test de  $\chi^2$  aplicado al número de individuos que presentan enrollamiento dextrógiro y levógiro en cada una de las muestras. Las muestras están dispuestas siguiendo la ordenación estratigráfica de muro a techo.

Table 2.— $\chi^2$  test values applied to the number of dextrogyrous and levogyrous specimens respectively individuals from each of the samples. The samples are stratigraphically arranged in the graph.

éste último trabajo los 2/3 de las entidades conservadas de *A. beccarii* son levógiras. Según LONGINELLI & TONGIORGI (1960), el aumento hasta un 43% de las formas dextrógiras se produce en condiciones lagunares. En el marjal actual de Torreblanca, las proporciones encontradas son próximas al 50% (GUILLEM, comunicación personal).

La colonización progresiva de esta especie es cortada de forma brusca por un episodio catastrófico, en este caso asociado a un proceso fluvio-aluvial que deposita, en contacto erosivo, por encima de la muestra 146 un paquete de arcillas y limos rojos sin ningún contenido paleontológico. La edad de esta población es posterior a 47.450 BP, según datos de la cronología numérica realizada en una muestra a 12 m de profundidad.

## CONCLUSIONES

Durante el Pleistoceno superior se produce la colonización de la laguna cuaternaria de Villena por *A. beccarii*, que es una especie citada tanto en ambientes de salinidad normal como de aguas salobres. El hecho de que exista esta posibilidad de adaptación a medios de distinta salinidad trae como consecuencia que el organismo desarrolle diferentes estrategias poblacionales, siendo de esperar que sea la de la *k* en un ambiente marino y la de la *r* en zonas lagunares, más inestables en cuanto a variaciones de temperatura y salinidad, sobre todo en áreas de latitudes medias. Sin embargo, en nuestro caso, las curvas de supervivencia indican que el comportamiento de la población se aleja del que presenta una especie oportunista, en el que la mayor parte de los individuos mueren en los primeros estados de desarrollo. En este trabajo, tal como muestran las gráficas de frecuencia de edades, el mayor número de individuos se concentran en las edades entre 7 y 9 cámaras, salvo en la muestra 151, inicio del registro, donde parece más acusado el proceso de selección de tamaños por corrientes.

Si tenemos en cuenta que en los cultivos de laboratorio de este foraminífero, la reproducción no sucede hasta no haberse formado al menos la cámara número 13 (BRANDSHAW, 1957), se podría deducir que una gran parte de la población alcanza la edad de posible madurez sexual y aún muchos otros individuos siguen creciendo hasta completar 24 cámaras o más.

En consecuencia, *A. beccarii* se comporta en esta secuencia como un estratega de la *k*, en un ambiente de constantes físicas bastante estables y con nutrientes permanentes dentro del medio.

Observando los ciclos de reproducción, vemos que dominan en todas las

muestras las formas macrosféricas, lo que parece estar relacionado con un ambiente próximo al óptimo para el crecimiento y desarrollo de esta especie.

Desde el punto de vista morfológico y según el resultado del test de  $\chi^2$ , no parece existir un sentido de enrollamiento dominante, siendo el 55% la proporción media correspondiente a las formas levóginas, por lo que no se podría, por el momento, identificar este tanto por ciento con el de otros yacimientos de la misma edad.

Por último, la población desaparece de manera brusca a causa de un episodio catastrófico, en este caso asociado a un proceso fluvio/aluvial que deposita un paquete de arcillas y limos rojos sin ningún contenido paleontológico.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la revisión crítica del trabajo al Dr. Leopoldo Márquez, la ayuda de la Dra. Carmen Alberola en los cálculos estadísticos y la colaboración del Dr. Plinio Montoya en la realización de algunas partes gráficas.

Este trabajo ha sido parcialmente financiado por la DGICYT dentro del proyecto PB91-0897 y por la Fundación Volkswagen. También ha sido posible gracias a una beca del Plan Nacional de Investigación Científica y Desarrollo Tecnológico llevada a cabo en la empresa Sondeos, Estructuras y Geotécnia S.A.

Recibido el día 1 de Diciembre de 1997

Aceptado el día 31 de Marzo de 1998

## BIBLIOGRAFÍA

- ANADÓN, P., DE DECKKER, P. & JULIÀ, R. (1986): «The Pleistocene lake deposits of the NE Baza basin (Spain): salinity variations and ostracod succession». *Hydrobiology*, **143**: 199-208.
- ANADÓN, P., JULIÀ, R., DE DECKKER, P., ROSSO, J.C. & SOLULIÉ-MÄRSCHÉ, I. (1987): «Contribución a la paleolimnología del Pleistoceno inferior de la cuenca de Baza (Sector Orce-Venta Micena)». *Paleontología y Evolució. Memoria especial*, **1**: 35-72.
- ANADÓN, P. (1989): «Los lagos salinos interiores (atalásicos) con faunas de afinidad marina del Cenozoico de la Península Ibérica». *Acta Geológica Hispánica*, **24**: 83-102.
- ARNAL, E. (1961): «Limnology, Sedimentation and microorganisms of the Salton Sea, California». *Geological Society of American Bulletin*: **72**: 427-478.
- BANNER, C. & WILLIAMS, E. (1973): «Test structure, organic skeleton and extrathalamic cytoplasm of *Ammonia* Brünnich». *Journal of Foraminiferal Research*: **3** (2): 49-69.

- BODERGAT, A.M. (1983): «Les ostracodes, témoins de leur environnement: Approche chimique et écologie en milieu lagunaire et océanique». *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, **88**: 246 pp.
- BOLTOVSKOY, E. (1958): «The foraminiferal fauna of the Río de la Plata and its relation to the Caribbean area». *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, **9** (1): 17-21.
- BOLTOVSKOY, E. & BOLTOVSKOY, A. (1968): «Foraminíferos y Tecamebas de la parte inferior del Río Quequén Grande, Prov. de Buenos Aires, Argentina». *Revista de Hidrobiología*. Museo Argentino de Ciencias Naturales., **2** (4): 127-164.
- BOLTOVSKOY, E. & LENA, H. (1971): «The Foraminifera (except Family Allogromiidae) which dwell in fresh water». *Journal of Foraminiferal Research*, **1**: 71-76.
- BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R. (1976): *Recent Foraminifera*. The Hague, W. Junk (ed.), 515 pp.
- BRANDSHAW, J.S. (1957): «Laboratory studies of the rate of growth of the Foraminifera *Streblus beccarii* (Linné) var. *tepida* Cushman». *Journal of Paleontology*, **31** (6): 1138-1147.
- BRANDSHAW, J.S. (1961): «Laboratory experiments on the ecology of Foraminifera». *Contributions from the Cushman Foundation for Foraminiferal Research*, **12** (3):87-106.
- CARBONELL, G. (1969): *Les ostracodes du Miocène Rhodanien. Systématique, biostratigraphie écologigne, paléobiologie*. Documents des laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, **32** (1-2). 469 pp.
- CEARRETA, A.(1988): «Population dynamics of benthic foraminifera in the Santoña Estuary, Spain». *Revue de Paleobiologie*, **2**: 721-724.
- CLOSS, D. & MEDEIROS, V.M.F. (1965): «New observations on the ecological subdivision of the Patos Lagoon in Southern Brazil». *Instituto Ciencias Naturales. Universidade Rio Grande do Sul*, **24**: 7-33.
- CRAIG, G. Y. & HALLAM, A. (1963): «Size-frequency and growth-ring analyses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule*, and their paleoecological significance». *Palaeontology*, **6**: 731-750.
- DODD, J.R. & STANTON, R.J. (1981): *Paleoecology, Concept and Applications*, Wiley J. and Sons, N.Y., 559 pp.
- FØYN, B. (1936): «Foraminiferenstudien I. Der Lebenszyklus von *Discorbina vilardeboana* d'Orbigny». *Bergens Museum Arbok. Naturv Rek.*, **2**: 1-22.
- FØYN, B. (1937): «Foraminiferenstudien II. Zur Kenntnis der asexuellen Fortpflanzung und Entwicklung der Gamonten von *Discorbina vilardeboana*». *Bergens Museum Arbok. Naturv Rek.* **5**:1-16
- FUMANAL, M.P. HERNÁNDEZ, M., FERRER, C., SERNA, A., BATLLE, J., MARTÍNEZ, J. & BORDAS, V. (1996): «Estudio geoarqueológico de Cabezo Redondo (Villena, Alicante): Un yacimiento de la Edad del Bronce y sus condicionantes medioambientales». *Cuaternario y Geomorfología*, **10** (3-4): 5-20.
- GARCÍA-FORNER, A., DOMINGO, C., FAURA, M., & USERA, J. (1993): «Posibles estrategias poblacionales de algunas especies de foraminíferos bentónicos en cuencas atalásicas

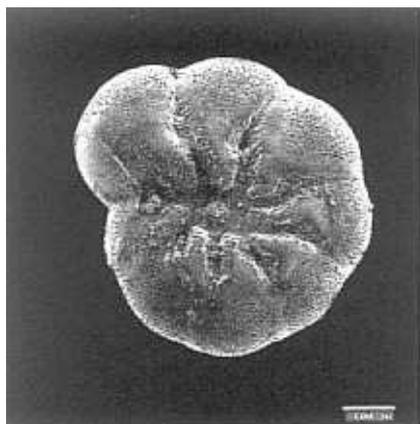
- cuaternarias de la Comunidad Valenciana». In: FUMANAL, M.P. y BERNABEU, J. (Eds.): *Estudios sobre Cuaternario. Medios sedimentarios. Cambios ambientales. Habitat humano*. Universitat de València, 75-82.
- GASSE, F., FONTES, J.C., PLAZIAT, J.C., CARBONELL, P., KACZMARSKA, I., DE DECKKER, P., SOULIÉ-MARSCHÉ, CALLOT, Y. & DUPEUBLE, P.A. (1987): «Biological remains, Geochemistry and stable isotopes for the reconstruction of environmental and hydrological changes in the Holocene lakes from North Sahara». *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **60**: 1-46.
- GONZÁLEZ DELGADO, J.A., CIVIS, J., VALLE, M.F., SIERRO, F.J. & FLORES, J.A. (1986): «Distribución de los foraminíferos, moluscos y ostrácodos en el Neógeno de la cuenca del Duero. Aspectos más significativos». *Stydia Geologica Salmanticensis*, **22**: 277-291.
- HALLAM, A. (1972): «Models involving populations dynamics». In: SCHOPF, T.J.M.: *Models in Paleobiology*, Freeman, Cooper & Co., San Francisco, California, 62-81.
- HALLOCK, P., COTTEY, T.L., FORWARD, L.B. & HALAS, L. (1986): «Population biology and sediment production of *Archaias angulatus* (Foraminiferida) in Largo Sound, Florida». *Journal of Foraminiferal Research*, **16**: 1-8.
- HAYNES, J.R. (1992): «Supposed pronounced ecophenotypy in foraminifera». *Journal of Micropaleontology*, **11**: 59-63.
- HEMLEBEN, Ch., SPINDLER, M. & ANDERSON, O. R. (1989): «*Modern Planktonic Foraminifera*». Springer Verlag, New York, 363 pp.
- HOFKER, J. (1930): «Der Generationswechsel von *Rotalia beccarii* var. *flevensis*, nov. var.: Z. Zellenf». *Mikrosk. Anat.*, **10** (4): 756-768.

## LÁMINA

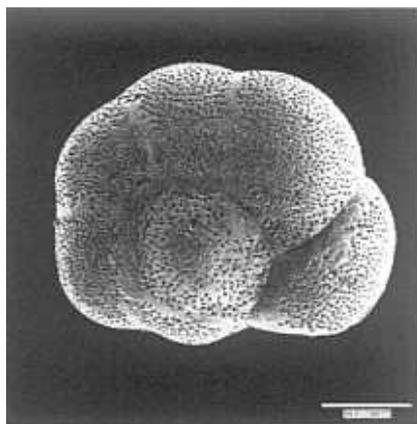
- Fig 1.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Lado umbilical. Muestra 148
- Fig 2.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Lado espiral. Forma macrosférica. Muestra 148
- Fig 3.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Lado espiral. Forma microsférica. Muestra 147
- Fig 4.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Forma microsférica. Muestra 147
- Fig 5.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Desarrollo irregular en los estadios iniciales en una forma microsférica. Muestra 147
- Fig 6.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Desarrollo combinado de dos individuos. Muestra 147

## PLATE

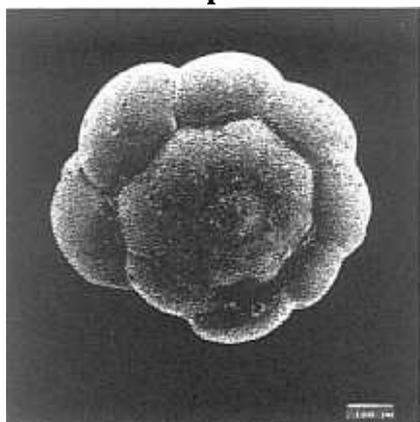
- Fig. 1.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Umbilical view. Sample 148
- Fig. 2.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Spiral view. Macrospheric form. Sample 148
- Fig. 3.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Spiral view. Microspheric form. Sample 147
- Fig. 4.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Microspheric form. Sample 147
- Fig. 5.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Irregular development in the intital stages in a microspheric form.
- Fig. 6.—*Ammonia beccarii* (Linné, 1758). Combined development of two specimens. Sample 147



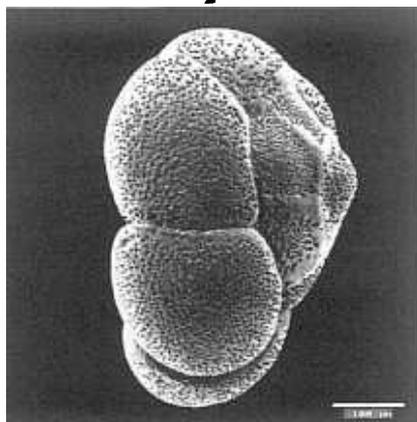
1



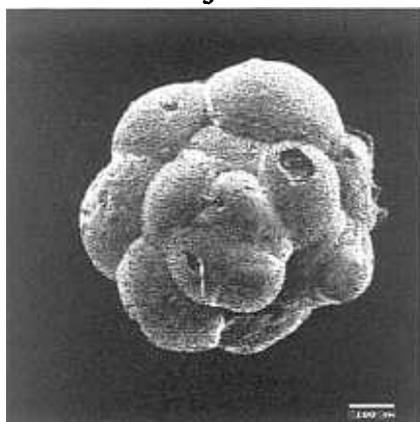
2



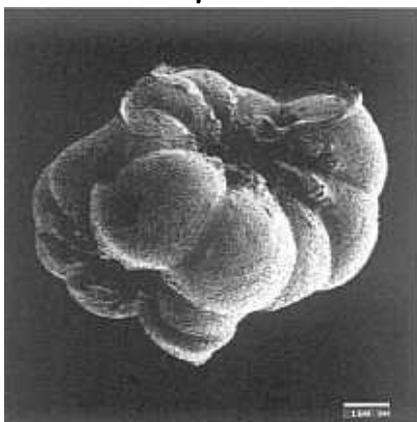
3



4



5



6

- LEE, J. J., FREUDENTHAL, H. D., MULLER, W.A., KOSSOY, V., PIERCE, S., & GROSSMAN, R. (1963): «Growth and physiology of foraminifera in the laboratory. Part 3. Initial studies of *Rosalina floridana*». *Micropaleontology*, **9**: 446-466.
- LÉVY, A. (1982): «Sur la survie de certains Foraminifères dans les eaux continentales et sur ses conséquences». *Mémoires Société Géologique de France. N.S.* **144**: 161-171.
- LONGINELLI, A. & TONGIORGI, E. (1960): «Frequenza degle individue destrogiri in diverse popolazioni de *Rotalia beccarii* Linneo». *Boletino della Societa Paleontologica Italiana*, **1**: 5-16.
- MÁRQUEZ, A. & USERA, J. (1988): «Neogene Foraminifera from the Mammalian rich layers of the lacustrine basin of Buñol (Valencia, Spain)». *Revue de Paléobiologie. Vol. Esp.* **2**: 572-579.
- MURRAY, W. (1973): «*Distribution and Ecology of living Benthic Foraminiferids*». London, Heinemann Educational Books. 274 pp.
- MURRAY, W. (1983): «Population dynamics of benthic foraminifera: Results from the Exe Estuary, England». *Journal of Foraminiferal Research*, **13**: 1-12.
- MURRAY, W. (1991): «*Ecology and Paleocology of Benthic Foraminifera*». Longman Scientific & Technical, London, 397 pp.
- MYERS, E.H. (1943): «Biology, ecology and morphogenesis of a pelagic Foraminifer». *Stanford University Biological Science*, **9** (1): 5-30.
- OTVOS, E.G. (1978): «Calcareous benthic foraminiferal fauna in a very low salinity setting, Lake Pontchartrain, Louisiana». *Journal of Foraminiferal Research*. **8**: 262-269.
- PAWLOWSKI, L., BOLIVAR, I., FARHMI, J. & ZANINETTI, L. (1995): «DNA analysis of *Ammonia beccarii* morphotypes: one or more species?». *Marine Micropaleontology*, **26**: 171-178.
- PULIDO, A. (1979): «*Contribución al conocimiento de la hidrogeología del Prebético Nororiental (Provincias de Valencia y Alicante)*». Memorias del IGME. Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria y Energía. Madrid, **95**: 409 pp.
- RICO, A.M. (1994): «*Sobreexplotación de aguas subterráneas y cambios agrarios en el Alto y Medio Vinalopó (Alicante)*». Instituto de Cultura Juan Gil-Albert. Diputación de Alicante, 276 pp.
- ROSSELLÓ, V.M. (1978): «Los llanos y piedemontes: un dominio subárido». In: LÓPEZ GÓMEZ, A. & ROSSELLÓ I VERGER, V.M. *Geografía de la provincia de Alicante*. Diputación Provincial de Alicante, 37-76.
- ROUVILLOIS, A. (1974): «Un Foraminifère méconnu du plateau continental du Golfe de Gascogne. *Pseudoeponides falsobeccarii*n. sp.» *Cahiers de Micropaléontologie*, **3**: 3-10.
- SCHULTZE, M.S. (1854): «*Über den Organismus der Polythalamien (Foraminiferen) nebst Bemerkungen über die Rhizopoden mi Allgemeinen*». Engelmann, Leipzig, 68 pp.
- SCHNITKER, D. (1974): «Ecotypic variation in *Ammonia beccarii* (Linné)». *Journal of Foraminiferal Research*, **4** (4): 216- 223.
- SEIBOLD, I. (1971): «*Ammonia* Brünnich (Foram.) und Verwandte Arten aus dem Indischen Ozean (Malabar-Küste, SW-Indien)». *Paläont. Z.*, **45** (1/2): 41-52.

- USERA, J., DE RENZI, M., GARCÍA-FORNER, A. & ALBEROLA, C. (1990): «Retención o pérdida de información paleobiológica a través de los procesos tafonómicos: una discusión basada en las proporciones de dos tafones de *Ammonia beccarii* (Linné) (Foraminiferida)». In FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. *Comunicaciones de la Reunión de Tafonomía y Fosilización*, Madrid, pp 369-378.
- USERA, J., ANADÓN, P., PÉREZ, A. & GARCÍA-FORNER, A. (1991): «Los foraminíferos de los depósitos lacustres miocenos de la cubeta de Azuara (margen meridional de la Depresión del Ebro)». In: *VII Jornadas de Paleontología. Sociedad Española de Paleontología*. Oviedo, pp. 58.
- VÉNEC-PEYRÉ, M.T. (1983): «Étude de la croissance et de la variabilité chez un foraminifère benthique littoral *Ammonia beccarii* (Linné) en Méditerranée occidentale». *Cahiers de Micropaléontologie*, **2**: 1-31.
- WAGNER, C. W. (1957): «*Sur les ostracodes du Quaternaire Récent des pays-bas et leur utilisation dans l'étude géologique des dépôts Holocènes*». Mouton & Co. Holanda, 259 pp.
- WALTON, W. R. & SLOAN, B. J. (1990): «The genus *Ammonia* Brünnich, 1772: Its geographic distribution and morphologic variability». *Journal of Foraminiferal Research*, **20**: 128-156.

