

Microhábitats de foraminíferos bentónicos en la ría de Vigo y su aplicación a la interpretación paleoecológica

Microhabitats of benthic foraminifera in the ria de Vigo and their use in the paleoecological interpretation

P. DIZ, G. FRANCÉS Y F. VILAS

Departamento de Xeociencias Mariñas e Ordenación do Territorio. Facultade de Ciencias.
Universidade de Vigo. Campus Lagoas-Marcosende s/n. 36200 Vigo.

RESUMEN

En este trabajo se han analizado las asociaciones actuales y subactuales de foraminíferos bentónicos a lo largo del eje central de la ría de Vigo con tres objetivos fundamentales: establecer los parámetros ambientales que controlan los microhábitats de estos organismos, determinar el efecto tafonómico y sentar las bases para una interpretación paleoecológica precisa de los ambientes de rías.

Los resultados obtenidos en las biocenosis ponen de manifiesto que la distribución de foraminíferos bentónicos en un medio concreto está en equilibrio dinámico con las condiciones ambientales. Las acusadas variaciones espaciales y estacionales observadas se deben fundamentalmente a cambios en el aporte de materia orgánica al fondo. Sin embargo, el exceso de alimento introducido por la surgencia de agua oceánica durante el verano, causa un rápido empobrecimiento en oxígeno en el interior del sedimento, pasando a ser este parámetro el principal factor limitante de la infauna. Por consiguiente, los microhábitats de los foraminíferos bentónicos no son constantes, sino que se modifican como respuesta a las variaciones en la disponibilidad de alimento y a la oxigenación.

Por su parte, las tanatocenosis/tafocenosis poseen unas características generales semejantes a las de las biocenosis, por lo que reflejan de forma bastan-

te exacta la paleoecología del medio. No obstante se han establecido algunas diferencias tanto cualitativas como cuantitativas que deben ser tenidas en cuenta para interpretar de forma más acertada el registro fósil. Algunas especies son más abundantes en las asociaciones muertas que en las biocenosis, mientras que un menor número de taxones que se encuentran vivos frecuentemente, son destruidos por los procesos fosildiagenéticos y están subestimados en el registro sedimentario.

Palabras clave: Foraminíferos bentónicos, Ecología, Paleoecología, Tafo-nomía, Microhábitats, ría de Vigo.

ABSTRACT

In this work living and dead benthic foraminifera assemblages from the central axis of the ría de Vigo have been analysed. The main goals were: establishing the environmental parameters controlling benthic foraminifera microhabitats, determining the taphonomic effects, and stating the elements for an accurate paleoecological interpretation of the rías environment.

The living assemblages show that benthic foraminifera distribution in the studied area reflects the dynamic equilibrium with the environmental conditions. The sharp spatial and seasonal changes observed are caused by organic matter supply fluctuations. Nevertheless, summer upwelling events produce an excess of organic flux to the bottom which accelerates the oxygen consumption into the sediment. So the oxygenation level becomes the main limiting parameter for infaunal species. As consequence, benthic foraminifera microhabitats are not stable, but they change according to food and oxygen availability.

On the other hand, the dead assemblages show similar features to those from living ones. Then, the dead assemblages are an accurate expression of the paleoenvironmental conditions. However some qualitative and quantitative differences should be taken into account for a better understanding of the fossil record. Several species are more abundant in the dead assemblages than in the living ones, whereas there are some taxa that are more frequent alive. These taxa were destroyed by fosildiagenetic processes and thus are underestimated in the dead assemblages.

Keywords: Benthic foraminifera, Ecology, Paleoecology, Taphonomy, Microhabitats, ría de Vigo.

INTRODUCCIÓN

Los foraminíferos bentónicos constituyen uno de los grupos más utilizados en paleoecología debido a que reúnen una serie de características que les hacen muy apropiados para tal fin. La necesidad de conocer los factores ambientales que determinan su distribución causó que desde mediados del siglo XX hasta

nuestros días se haya generado una amplia literatura al respecto. Sin embargo, gran número de trabajos se basaron en individuos muertos y en asunciones generales y no siempre exactas del nicho ecológico de las especies actuales. Además, no ha sido inusual extrapolar los resultados obtenidos en un área geográfica concreta a cualquiera otra, por muy alejada que se encuentre en el espacio y/o en el tiempo de la primera. Por tanto, los estudios dirigidos a obtener datos precisos acerca de las comunidades actuales y de las variables ambientales que determinan su existencia, abundancia y distribución son de especial importancia para una correcta interpretación paleoecológica y para la valoración de los procesos tafonómicos.

A partir del primer trabajo de Phleger (1960) sobre la ecología de los foraminíferos bentónicos, los estudios de esta naturaleza se han multiplicado, dando lugar a diferentes aproximaciones conceptuales a lo largo del tiempo. En un primer momento se relacionó la distribución de estos organismos con la batimetría (Phleger, 1964) o con el clima (Boltovskoy, 1976). Únicamente se consiguieron definir asociaciones características de rangos batimétricos muy amplios o bioprovincias muy extensas, que son escasamente resolutivas para estudios de detalle, con la excepción de los realizados en ambientes marinos marginales, donde se han establecido relaciones precisas entre las asociaciones y pequeños cambios de la profundidad y/o de la salinidad (Sen Gupta, 1999).

En los últimos años los factores que se consideran más relevantes para explicar la composición y distribución de las asociaciones son la disponibilidad de alimento y la concentración en oxígeno. La constatación de que existen especies capaces de vivir a una profundidad considerable dentro del sedimento provocó un cambio en el enfoque de la ecología de los foraminíferos bentónicos. La interfase agua-sedimento y el interior del sedimento constituyen dos ambientes que poseen unas características físico-químicas muy diferentes. La interfase es un lugar que reúne los requisitos para el desarrollo de las comunidades: el agua de fondo suele ser rica en oxígeno, la cantidad y la calidad del alimento que llega son elevadas y, en fondos comprendidos en la zona fótica, hay luz. Por el contrario, hacia el interior del sedimento, sobre todo en fondos con un tamaño de grano fino, la concentración en oxígeno decrece de forma exponencial, a menudo existen sustancias tóxicas (H_2S) y la materia orgánica disponible posee un bajo valor nutritivo, factores que, en principio, no son favorables para la vida (Jorissen, 1999). A pesar de ellos, numerosos foraminíferos colonizan el interior del sedimento e incluso algunas especies pueden vivir en condiciones anaerobias (Bernhard, 1989, 1992; Bernhard y Alve, 1996).

El trabajo de Corliss (1985) proponía que la distribución de los foraminíferos bentónicos responde a la preferencia de cada especie por un microhábitat concreto, de tal forma que existiría una sucesión de taxones desde la interfase o la parte superficial del sedimento (epifauna) hasta varios centímetros bajo el fondo (infauna). Se han realizado numerosos estudios encaminados a identificar el microhábitat de las diferentes especies (ver la revisión de Jorissen, 1999), que si bien en muchos casos han mostrado la existencia de una sucesión vertical de

taxones, en otros han puesto de manifiesto ciertas inconsistencias en el modelo. Algunas de ellas pueden atribuirse a las diferentes técnicas utilizadas en cada trabajo y han sido recopiladas por Van der Zwaan *et al.* (1999). Otras, sin embargo, apuntan a que el modelo de microhábitats es una simplificación de la realidad, en tanto en cuanto numerosas especies cambian su microhábitat a lo largo del año (Barmawidjaja *et al.*, 1992; Jorissen *et al.*, 1992) o de unas zonas a otras (Jorissen *et al.*, 1998). Estas evidencias han llevado a postular que la posición que ocupan las especies es una estrategia dinámica para la captación del alimento (Linke y Lutze, 1993).

Como alternativa al modelo de Corliss (1985), Jorissen *et al.* (1992) propusieron que la distribución de los foraminíferos bentónicos en el sedimento está controlada por el efecto combinado de los aportes de alimento y la oxigenación, factores en los que se incide en el *Modelo TROX* (Jorissen *et al.*, 1995). Este modelo ha sido recientemente perfeccionado por Van der Zwaan *et al.* (1999), quienes lo bautizan como *Modelo TROX-2*. En este caso se pone el énfasis en la interacción de cada proceso con los restantes que intervienen, así como en el efecto combinado de todos ellos para explicar la existencia, la abundancia y el microhábitat de las especies. En resumen, el aporte de alimento y su estacionalidad regulan la competencia interespecífica por conseguir materia orgánica lábil y el grado de oxigenación en el interior del sedimento. A su vez, el oxígeno disponible controla el gradiente redox y la secuencia vertical de las comunidades bacterianas. Mientras que la existencia de unas especies en lugar de otras es una consecuencia de la estacionalidad de los aportes, la cantidad de estos es determinante para la densidad faunística, pero pasa a jugar un papel secundario cuando el oxígeno comienza a ser un factor limitante. Por su parte, la posición del microhábitat vendría definida por la competencia, el gradiente redox y la presencia de determinadas bacterias.

De acuerdo con lo anteriormente expuesto, la distribución de los foraminíferos bentónicos es variable en el espacio y en el tiempo, incluso considerando ambas dimensiones a muy pequeña escala. Por otra parte, en cada zona concreta intervienen otros factores locales (salinidad, tipo de sustrato, bioturbación, corrientes, etc.) que complican los patrones propuestos. Por tanto, es necesario profundizar en el conocimiento de la ecología del grupo en diferentes ambientes y zonas geográficas con el fin de comprobar, y eventualmente modificar, los modelos que sirven de base para una interpretación paleoecológica precisa de la zona de estudio. Con este objetivo, el presente trabajo pretende poner de manifiesto las variables que controlan la distribución espacial (tanto horizontal como vertical) y estacional de los foraminíferos bentónicos en los ambientes de ría, como paso previo para el establecimiento de la interpretación paleoecológica en este tipo de medios.

En concreto, la ría de Vigo reúne una serie de cualidades que la hacen muy apta para estos estudios. Sus dimensiones permiten una alta resolución en el muestreo, pero a la vez no impiden la existencia de fondos con características sedimentológicas muy diversas. Además, la existencia de gradientes de salini-

dad y productividad, así como de condiciones oceanográficas muy contrastadas a lo largo del año hacen que podamos abordar su estudio como un medio constituido por un mosaico de ambientes distintos íntimamente relacionados.

CONTEXTO OCEANOGRÁFICO Y SEDIMENTARIO

La circulación de aguas que caracteriza a todas las rías gallegas en general se verifica según un modelo de circulación estuárica, que viene determinado por el movimiento y la mezcla de aguas de origen continental y oceánico. No obstante, las rías no constituyen estuarios, ya que la morfología y los agentes dinámicos que dominan la circulación son distintos en unas y en otros (Fernández, 2000). Únicamente las cabeceras se comportan como un estuario, en el que el agua oceánica introducida por las mareas interactúa con la continental aportada por los ríos que desembocan en los sectores internos. En el caso de la ría de Vigo, la zona estuárica está limitada a la ensenada de San Simón, una pequeña cuenca somera en la zona más interna que se comunica con el resto de la ría a través del estrecho de Rande.

Además de las descargas fluviales, en el comportamiento dinámico de las Rías Bajas influyen otros factores, como el movimiento de rotación de la Tierra y sobre todo, el régimen de vientos. Estos determinan ciclos de afloramiento y hundimiento de aguas que presentan una fuerte componente estacional. Bajo la influencia de vientos del norte, que tienen lugar generalmente desde abril hasta septiembre (Fraga, 1991), se activa la salida de aguas de las Rías Bajas y se genera una rápida renovación por aguas intermedias, frías y ricas en nutrientes, que incrementan la productividad de los primeros eslabones de la cadena trófica. Una menor cantidad de precipitaciones disminuye el gradiente de salinidad, hecho que favorece una mezcla de aguas más vigorosa dentro de la ría (Prego, 1990). Por el contrario, durante el invierno y bajo la influencia de vientos del sur se producen episodios de hundimiento de aguas. Las aguas superficiales se apilan contra la costa, dificultan la salida normal de agua dulce y se convierten en un freno para la circulación estuárica positiva o circulación residual en dos capas (Fernández, 2000). Igualmente, la mezcla vertical es menos efectiva debido a que las máximas precipitaciones invernales incrementan el gradiente de salinidad. Todo ello trae como consecuencia una menor renovación de las aguas y un empobrecimiento relativo en nutrientes.

A pesar de que la productividad de la ría de Vigo es más baja en invierno que verano, el valor medio anual corresponde al medido en la mayoría de plataformas continentales. Prego (1993) estimó que el valor medio de fotosíntesis es de $350 \text{ mgCm}^{-2}\text{día}^{-1}$, y puede alcanzar hasta $430 \text{ mgCm}^{-2}\text{día}^{-1}$ durante los pulsos de afloramiento inducidos por vientos fuertes de componente norte, cifra comparable a la registrada en sistemas costeros de afloramiento, como el del noroeste africano.

La dinámica general de la ría de Vigo controla en gran medida las características sedimentarias de sus fondos. Una detallada cartografía y discusión acerca de las mismas puede consultarse en Vilas *et al.* (1995). A grandes rasgos, la mayor parte de la superficie aparece tapizada por fangos muy ricos en materia orgánica que se disponen coincidiendo con las zonas de mayor profundidad, siguiendo el eje central de la ría. Hacia las márgenes norte y sur, y bordeando a los fangos, se localizan sedimentos arenosos. Las gravas, fundamentalmente bioclásticas, se disponen adosadas a la línea de costa únicamente en el borde norte. Uno de los rasgos más sobresalientes de los sedimentos descritos es la elevada concentración en materia orgánica. En substratos arenosos los valores oscilan entre el 2% y 4%, y ascienden hasta el 4-6% en los fondos fangosos, pudiendo alcanzar hasta el 10% en el sector más próximo a la ciudad de Vigo. Este hecho se debe muy probablemente a la acción conjunta de la elevada productividad primaria que soporta la ría y a los efectos antrópicos a los que ha sido sometida durante las últimas décadas. El crecimiento demográfico, industrial y turístico unido a la instalación de bateas para el cultivo del mejillón han multiplicado artificialmente los aportes orgánicos y de elementos contaminantes (Rubio *et al.*, 2000 y en este volumen).

MATERIAL Y TÉCNICAS

El material que se analiza en este trabajo ha sido extraído mediante una draga de tipo *box-corer* en 54 estaciones distribuidas de tal forma que se cubra con una alta densidad de muestreo toda la superficie de la ría de Vigo (Fig. 1). Se llevaron a cabo dos campañas de obtención de muestras con el fin de analizar la variabilidad estacional. La campaña de invierno se realizó durante el mes de enero de 1998 y la campaña de verano se desarrolló durante el mes de septiembre del mismo año.

Cada *box-core* fue muestreado verticalmente a intervalos de 1 cm, tomando un volumen constante de 50 cm³ en cada nivel. El número de muestras obtenido en cada estación varía en función del espesor de sedimentos recuperado, que a su vez depende de la granulometría. En fondos de arena media y gruesa la draga es menos efectiva, pero en ningún caso se obtuvieron menos de 4 muestras, mientras que los fondos fangosos se muestrearon hasta el centímetro 15. Las muestras así obtenidas fueron sometidas a la técnica de tinción mediante Rosa de Bengala. Consiste en añadir al sedimento una disolución formada por Rosa de Bengala y alcohol etílico al 96%, con una concentración de 0,1 g/l. La finalidad de este proceso es diferenciar los ejemplares de foraminíferos vivos de los no vivos. Los primeros, o más precisamente los ejemplares que conservan su protoplasma, adquieren una coloración rosa intensa, mientras que los no vivos permanecen inalterados. Esta técnica, aunque presenta ciertos problemas debido a que algunos ejemplares que viven dentro del sedimento pueden teñirse incluso después de haber muerto (Jorissen *et al.*, 1995), presenta numerosas ven-

tajas derivadas de su sencillez, su eficacia y de su extendido uso (ver discusión de Bernhard, 1992).

Una vez en el laboratorio, cada muestra fue tamizada en húmedo, utilizando tamices de luz de malla de 125, 63 y 37 μm . Cada fracción se secó en una estufa a 60°C y posteriormente, mediante la ayuda de un microscopio binocular, se extrajeron todos los foraminíferos bentónicos vivos mayores de 125 μm , así como 250-300 individuos no teñidos. Únicamente en las muestras de la estación BC-26 no se pudo alcanzar esta cifra debido a la escasez de ejemplares. Posteriormente, los foraminíferos bentónicos fueron determinados de acuerdo con la clasificación genérica de Loeblich y Tappan (1988) y utilizando abundante bibliografía especializada.

Para este trabajo, que forma parte de un estudio más amplio, se han seleccionado seis estaciones alineadas según el eje fangoso central de la ría de Vigo, recogidas a profundidades comprendidas entre 20 y 43 m (Tabla 1). De más externa a más interna son: BC-18, BC-26, BC-29, BC-39, BC-41 y BC-45 (Fig. 1).

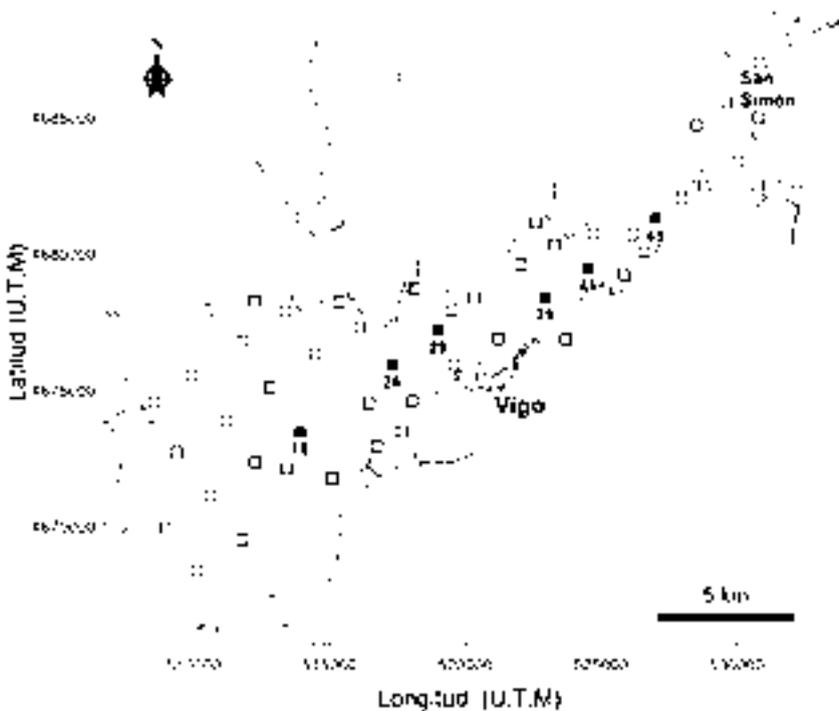


FIG. 1.—Mapa de localización de las estaciones muestradas. Las estaciones consideradas en este trabajo están representadas por los cuadrados con relleno negro.

FIG. 1.—Location map of the sampled sites. Solid black squares represent the sites considered in this work.

En cada estación se han considerado las cinco muestras más superficiales (0-5 cm), tanto en el muestreo de verano, como en el del invierno. Ello hace un total de 60 muestras analizadas.

Box-core	Latitud (U.T.M.)	Longitud (U.T.M.)	Profundidad (m)
Bc18	4673375	513895.3	40
Bc26	4675834	517259.9	43
Bc29	4677088	518975.7	20
Bc39	4678302	522890.7	21
Bc41	4679372	524468.0	22
Bc45	4681185	526935.4	23

TABLA 1.—Coordenadas UTM y profundidad (metros bajo el nivel del mar) a las que fueron extraídas las muestras estudiadas.

TABLE 1.—UTM coordinates and depth (meters below sea level) of the studied samples.

RESULTADOS

Dentro de la biocenosis se han hallado un total de 49 especies en el conjunto de las muestras. Durante el verano aparecen 42 especies vivas, mientras que durante el invierno se reducen a 35, considerando globalmente todas las estaciones. El mayor número de especies se registra en la estación BC-29 (21 especies) durante el verano; durante el invierno la diversidad se mantiene relativamente

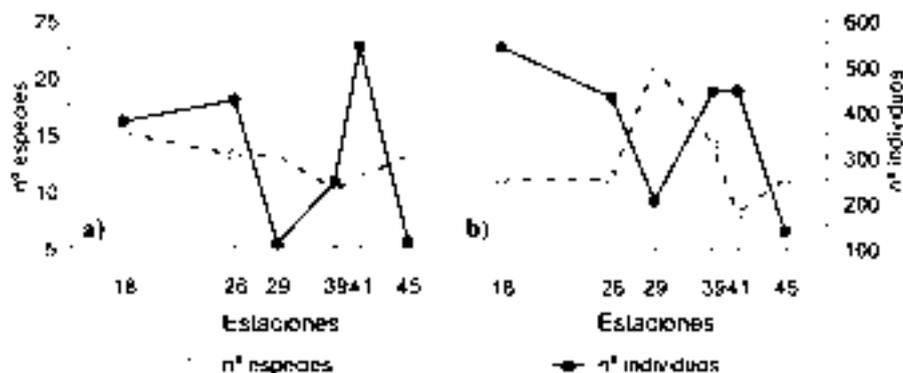


FIG. 2.—Número de especies (línea discontinua) y de individuos (línea continua) encontrados en la biocenosis de cada estación, considerando los cinco niveles de cada una de ellas en conjunto. a) campaña de invierno; b) campaña de verano.

FIG. 2.—Number of species (dashed line) and the individuals (continuous line) recorded in the living assemblage from each site. The five sampled levels per site are considered as a whole. a) winter cruise; b) summer cruise.

constante a lo largo del eje de la ría (13-15 especies). Si se considera el número total de individuos vivos de cada estación resalta el hecho de que los valores más bajos se dan precisamente en la muestra BC-29 y en la BC-45 (Fig. 2). No obstante, ateniéndose a la distribución vertical de las especies, se encuentran diferencias notables de unos puntos a otros y estacionalmente. Mientras que en invierno las mayores diversidades por nivel tienen lugar hacia la zona externa, durante el verano se desplazan hacia el centro de la ría.

Del conjunto de especies encontradas sólo unas pocas están presentes con una abundancia destacable en el conjunto de las muestras, el resto aparecen esporádicamente y con un número muy bajo de individuos. Los taxones más característicos son: *Eggerelloides scabrus* (Williamson), *Eggerelloides advenus* (Cushman), *Nonion boueanum* d'Orbigny y *Bulimina* spp., cuyos representantes más frecuentes son *B. gibba* Fornasini y *B. elongata* d'Orbigny. Cabe también reseñar a *Nonionella turgida* (Williamson), que aunque durante el invierno no aparece, es abundante en el sector interno de la ría durante el verano (tabla 2).

E. scabrus y *E. advenus* son las especies más representativas del sector medio-interno, donde numerosos ejemplares alcanzan grandes tallas. También están presentes en la zona externa, aunque en menor cuantía. Durante el verano adoptan una distribución vertical de *tipo B* (Jorissen, 1999), con máxima densidad en los primeros centímetros del sedimento. Durante el invierno su distribución es de *tipo D*, con máximos en superficie y a 4-5 cm (Fig. 3). Dada las similitudes que existen entre ambas especies, tanto morfológicas como de distribución, las consideraremos conjuntamente. Por su parte, *N. boueanum* en general tiende a mostrar una distribución de *tipo A*, con máxima abundancia en la superficie. Estacionalmente experimenta cambios espaciales. Durante el invierno es muy frecuente en el sector medio-interno, pero casi desaparece durante el verano porque se desplaza hacia la zona externa de la ría, donde es muy abundante (Fig. 3). El grupo de *Bulimina* spp. manifiesta una preferencia por una distribución vertical de *tipo C*, comportándose en la mayor parte de los casos como un auténtico infaunal. Es mucho más abundante en el sector externo y bajo condiciones invernales (Fig. 4). El cuarto taxón destacable, *N. turgida*, exhibe un claro comportamiento de *tipo A* en todas las estaciones, pero su presencia se restringe exclusivamente al verano. Más concretamente, es muy abundante en la zona media-interna y hacia la zona externa su presencia está muy reducida (Fig. 4).

Se debe hacer una mención especial a la estación BC-29, ya que los rasgos faunísticos encontrados difieren en gran medida de los patrones que se registran en el resto de los puntos de muestreo. Como anteriormente se ha citado, en esta estación es donde se da la mayor diversidad, pero simultáneamente es en la que se ha encontrado un número de foraminíferos bentónicos vivos sensiblemente inferior. Tan sólo y puntualmente, la estación BC-45 registra unas cifras semejantes. En los cinco niveles muestreados el número de ejemplares es bajo, sobre todo durante el invierno. Únicamente en el centímetro más superficial es donde vive un mayor número de individuos. Aunque se hallan numerosas especies, la

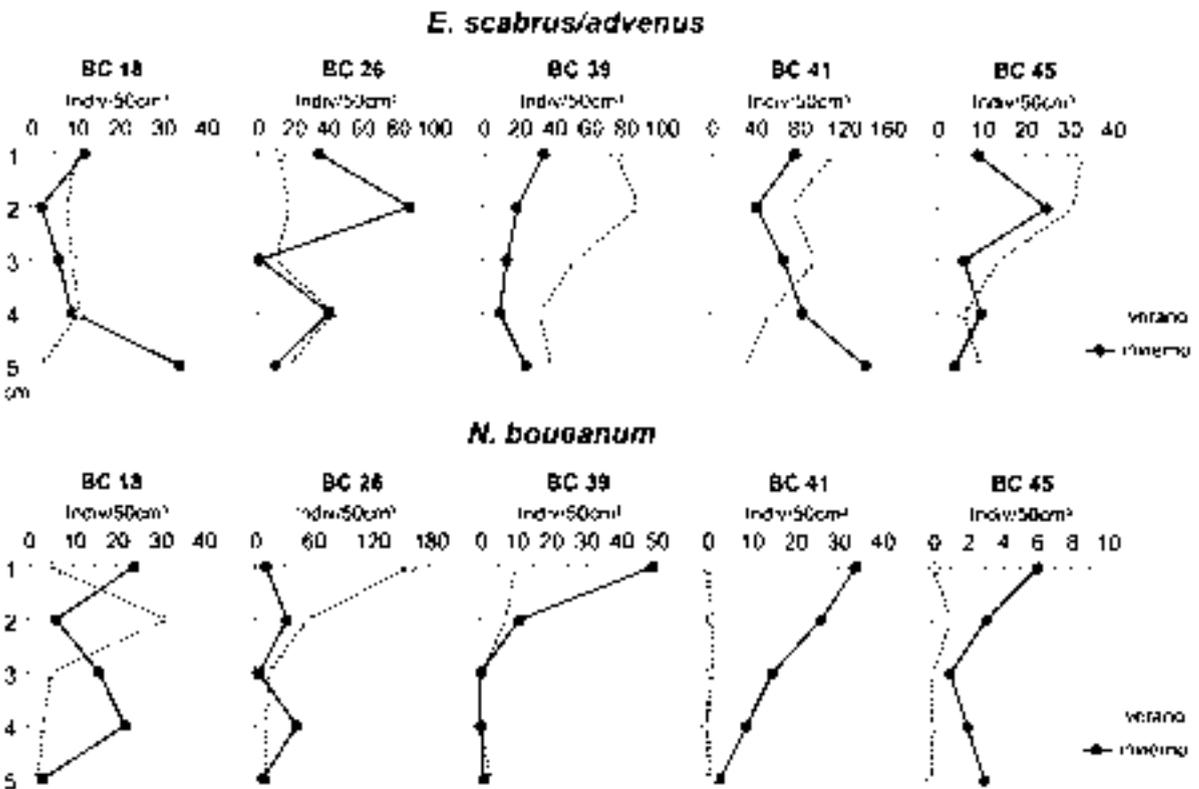


FIG. 3.—Distribución vertical de *Eggerelloides scabrus/advenus* y *Nonion bouganum* (n.º de individuos/50cm²) en cada estación durante el invierno (círculos rellenos y línea continua) y el verano (círculos huecos y línea discontinua).

FIG. 3.—Vertical distribution of *Eggerelloides scabrus/advenus* and *Nonion bouganum* (n.º of specimens/50cm²) from each site during winter (solid circles and continuous line) and summer (open circles and dashed line).

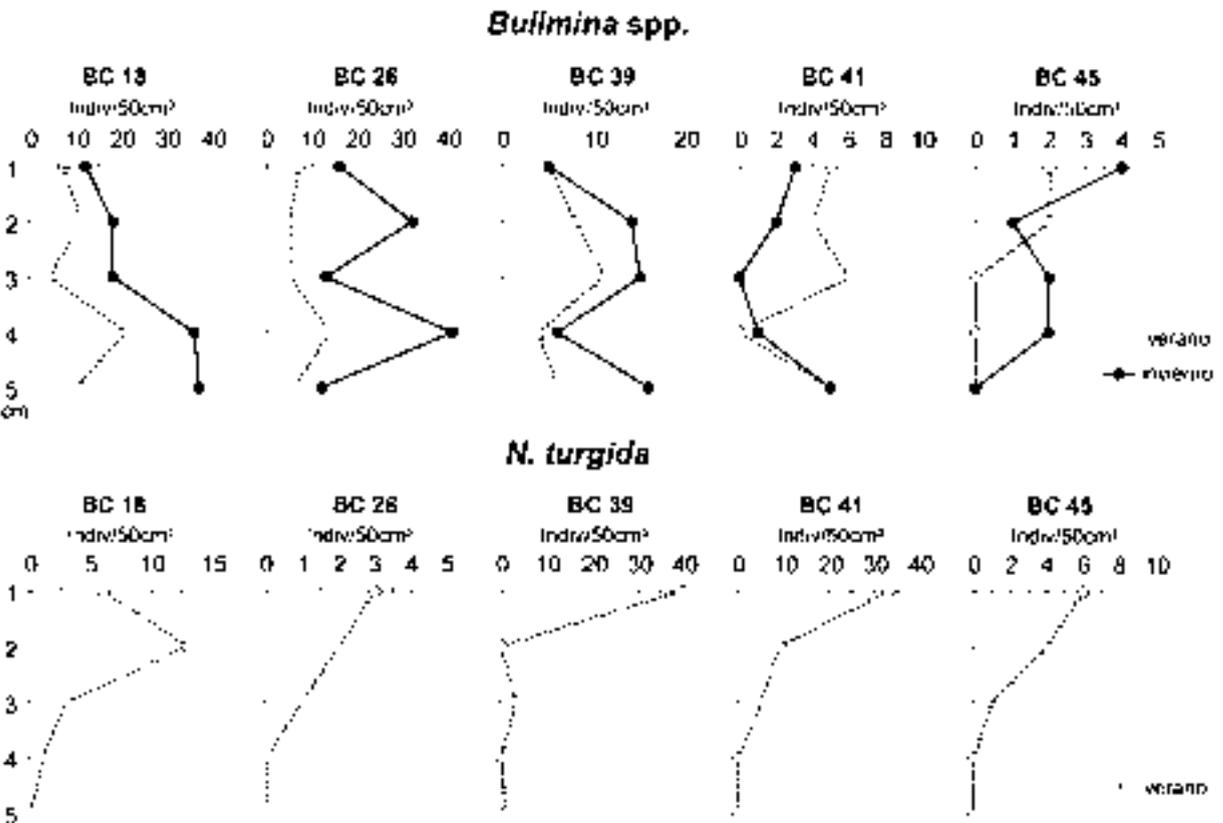


FIG. 4.—Distribución vertical de *Bullimina* spp. y *Nonionella turgida* (n.º de individuos/50cm³) en cada estación durante el invierno (círculos rellenos y línea continua) y el verano (círculos huecos y línea discontinua).

FIG. 4.—Vertical distribution of *Bullimina* spp. and *Nonionella turgida* (n.º of specimens/50cm³) from each site during winter (solid circles and continuous line) and summer (open circles and dashed line).

mayor parte están representadas por menos de tres ejemplares (Tabla 2). Durante el invierno la única especie más abundante en el interior del sedimento (3-5 cm) es *E. scabrus*, mientras que en el primer centímetro aparecen *Cancris auriculatus* (Fichtel y Moll), *Cibicides ungerianus* (d'Orbigny) y *Rectuvigerina phlegeri* Le Calvez. Estas especies mantienen su presencia durante el verano y, en particular, *R. phlegeri* se incrementa notablemente. Además se incorporan a la epifauna *N. turgida*, *N. boueanum*, *Uvigerina finisterrensis* Colom y el aglutinado *Discammina compressa* (Göes) (Fig. 5).

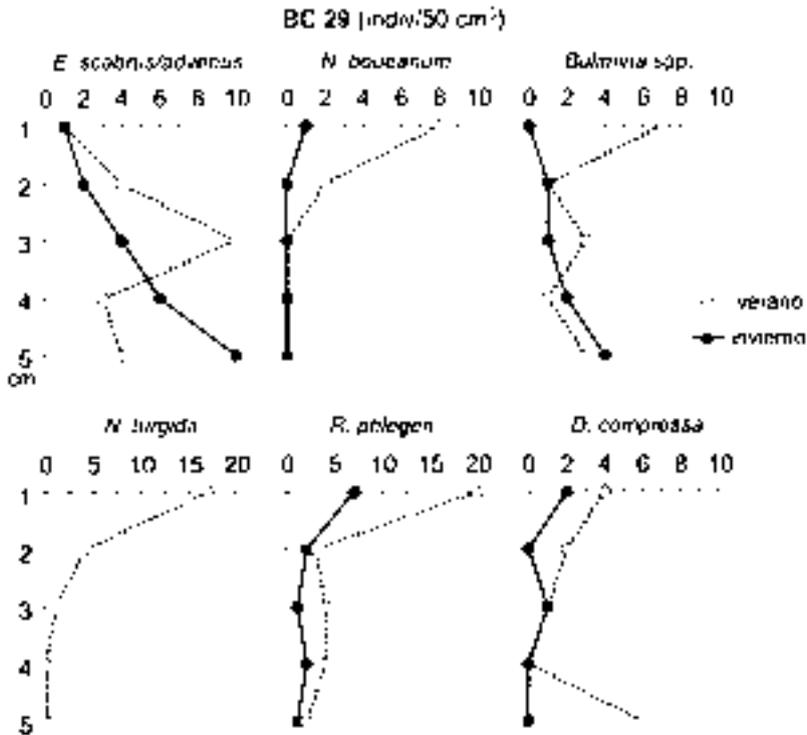


FIG. 5.—Distribución vertical de los taxones más abundantes (n.º de individuos/50cm³) en la estación BC-29 durante el invierno (círculos rellenos y línea continua) y el verano (círculos huecos y línea discontinua).

FIG. 5.—Vertical distribution of the most frequent taxa (n.º of specimens/50cm³) from site BC-29 during winter (solid circles and continuous line) and summer (open circles and dashed line).

TABLA 2.—Matriz de abundancia de las especies vivas encontradas en las muestras estudiadas. El valor está expresado en número de individuos >125 µm/50 cm³ de muestra. Se han omitido las especies con una representación menor a 2 especímenes en el total de las muestras.

TABLE 2.—Abundance matrix of the living species found in the studied samples. The value is expressed as the number of individuals >125 µm/50 cm³ of sample. The species with less than two specimens in the whole of the samples were withdrawn of the matrix.

La composición de la tanatocenosis/tafocenosis es semejante a la de la biocenosis en lo que respecta a las especies mejor representadas, sin embargo se pueden establecer algunas distinciones, tanto cualitativas como cuantitativas. La abundancia de individuos muertos disminuye progresivamente desde la superficie hasta el nivel más bajo analizado. Los foraminíferos de pared aglutinada también muestran esa tendencia y además se hacen cada vez más abundantes hacia la zona interna de la ría (Fig.6). En lo que respecta a la composición específica, algunas formas que aparecen vivas no están presentes en el registro sedimentario, otras manifiestan cambios notables en cuanto a la abundancia y a la distribución espacial y unas terceras, que se encuentran vivas de forma esporádica y escasa, suponen un importante porcentaje de las asociaciones no vivas.

En la tanatocenosis el número de especies es superior al de la biocenosis, pero los taxones mejor representados son: *E. scabrus/adventus*, *N. boueanum* y *Bulimina* spp., que también son los más frecuentes en la biocenosis. Además de los citados, existen otros relativamente abundantes que son mucho menos frecuentes en la comunidad viva, como son *R. phlegeri* y *Elphidium adventum* (Cushman) en la zona externa de la ría, *Criboelphidium gerthi*, van Voorthuysen, en las estaciones BC-39 y BC-41, y *Nonion depressulus* (Walker y Jacob) y *Ammonia beccarii* (Linné) en el sector más próximo al estrecho de Rande. De nuevo, la estación BC-29 registra unas asociaciones netamente distintas. *E. scabrus/adventus*, *N. boueanum* y *Bulimina* spp. poseen porcentajes relativamente bajos, mientras que *Elphidium crispum* (Linné), *C. ungerianus* y *Lobatula lobatula* (Walker y Jacob) constituyen en conjunto más del 40% de la asociación.

DISCUSIÓN

La aparición de mayor número de especies vivas durante el verano con respecto al invierno se justifica por el efecto de los “afloramientos estacionales” que afectan a las Rías Bajas cuando soplan vientos de componente norte, proceso que tiene lugar durante los veranos. Bajo estas condiciones las aguas intermedias centroatlánticas son forzadas a ascender y a penetrar en las rías. Este fenómeno origina un doble efecto: un aporte extra de nutrientes por aumento de la productividad y una renovación más efectiva de las aguas del interior de la ría. En definitiva, las condiciones más oceánicas, que durante el invierno se restringen a la zona más externa, se extienden a un sector más amplio. Si bien un aumento de productividad estacional resulta positivo para la mitad externa de la ría de Vigo, en cambio deriva en una degradación de las condiciones ambientales en la zona interna, ya de por sí eutrofizada a lo largo de todo el año. Un exceso de aporte orgánico al fondo origina una aceleración en el consumo de oxígeno, que se acusa más intensamente en el interior del sedimento. Por consecuencia, la disminución del contenido en oxígeno es el principal factor limitante (Van der Zwaan et al., 1999).

La relación inversa entre la diversidad y la abundancia de foraminíferos bentónicos permite interpretar que el ambiente es altamente estresante y que algu-

nos parámetros ambientales experimentan variaciones muy rápidas, sobre todo durante el verano (Fig. 2). Durante el invierno esos cambios no serían tan acusados y se amortiguan hacia el interior del sedimento, donde las condiciones, aunque no son muy favorables para la instalación de vida bentónica, son más estables. Un fenómeno de esta naturaleza ha sido puesto de manifiesto por Schaffer *et al.* (1995), quienes encontraron una relación inversa entre la diversidad y el aporte de carbono orgánico, así como un aumento de formas aglutinadas en las proximidades de instalaciones para la acuicultura. Nuestros datos señalan que en las muestras menos diversificadas el elevado número de ejemplares presentes pertenecen en su mayoría a una o dos especies que se comportan como oportunistas.

El aglutinado *E. scabrus/advenus* posee un claro comportamiento de ese tipo. Es el taxón más abundante en el interior de la ría a lo largo de todo el año y es frecuente encontrar a sus individuos adheridos a restos de algas y de vegetales superiores. Su distribución vertical se modifica estacionalmente. En invierno coloniza tanto el interior del sedimento como la superficie, sin embargo durante el verano habita preferentemente en los niveles más superficiales. El elevado flujo de carbono orgánico inducido por los eventos de afloramiento estivales, da lugar a un empobrecimiento del oxígeno disponible en las aguas intersticiales. Como respuesta a la hipoxia *E. scabrus/advenus* migra hacia la superficie, donde el oxígeno no constituye un factor limitante (Fig.3). De acuerdo con Moodley y Hess (1992) *E. scabrus* sobrevive en ambientes micróxicos y disóxicos (<12,5 µM), pero no lo hace en medios anóxicos. Una relación entre la abundancia de esta especie y los fenómenos de surgencia de agua oceánica ha sido también encontrada en el registro Holoceno de la ría de Vigo (Francés *et al.*, 1998). Además, este taxón es resistente a niveles de contaminación (Alve, 1995) y a condiciones de salinidad variable (Lutze *et al.*, 1983; Austin y Sejrup, 1994). La zona de máxima abundancia de *E. scabrus/advenus* se extiende, además del citado sector medio-interno, donde Rubio *et al.* (2000 y en este volumen) localizan los sedimentos con mayor contaminación, hacia la ensenada de San Simón. Los trabajos que estamos llevando a cabo permiten avanzar que *E. scabrus/advenus* domina las asociaciones en dicha área.

Las mismas causas que obligan a la migración estival de *E. scabrus/advenus* junto con la competencia interespecífica provocan una reorganización de la comunidad de foraminíferos bentónicos. *N. boueanum*, que durante el invierno es el epifaunal más abundante en todo el transecto, casi desaparece del sector medio-interno durante el verano. En el sector externo, donde existen aguas más oceánicas, incrementa su presencia, constituyéndose en la especie más abundante de la epifauna (Fig. 3). Por consecuencia, *N. boueanum* aunque se comporta como una especie aventajada en la captación de materia orgánica lábil, no soporta niveles de oxigenación bajos.

El nicho ecológico liberado durante el verano por *N. boueanum* es ocupado en parte por el anteriormente citado *E. scabrus/advenus* y en parte por *N. turgida*. Moodley *et al.* (1998) mediante cultivos en laboratorio han demos-

trado que esta última especie sobrevive hasta 56 días con niveles de oxígeno inferiores al límite de detección experimental. Su presencia durante el verano en las estaciones más internas del transecto que hemos analizado (Fig. 4) confirma la baja oxigenación que tiene lugar en esta zona de la ría. Teniendo en cuenta que las aguas de fondo de la ría de Vigo nunca están subsaturadas en oxígeno (Prego, 1992), el déficit de este elemento en el interior del sedimento se debe necesariamente al exceso de materia orgánica que se incorpora. Durante el invierno, en ausencia de pulsos productivos, *N. turgida* no aparece en ninguna muestra.

Aunque durante el verano, y sobre todo hacia el interior de la ría, el déficit de oxígeno es más acusado, en términos generales se puede considerar que los niveles de oxigenación por debajo de la interfase agua-sedimento son relativamente bajos durante todo el año. Como consecuencia de ello la única microfauna que puede habitar en el interior del sedimento ha de estar adaptada a la escasez de oxígeno. *E. scabrus/adventus*, cuya distribución espacial y vertical ha sido descrita más arriba, es el infaunal más abundante. El otro taxón que también aparece con regularidad en la infauna es *Bulimina* spp. Las especies incluidas en este grupo han sido ampliamente citadas como características de ambientes empobrecidos en oxígeno y/o ricos en materia orgánica, tanto en cultivos como en sedimentos actuales y fósiles (ver revisiones de Sen Gupta y Machain-Castillo, 1993 y Bernhard, 1996). Las diferencias estacionales en la abundancia de *Bulimina* spp. en el sector externo de la ría obedecen una vez más a las variaciones de productividad entre el verano y el invierno. Durante esta última estación es capaz de convivir con *R. phlegeri* y de aprovechar la materia orgánica menos lábil contenida en el sedimento. El aumento estival del flujo orgánico conduciría a

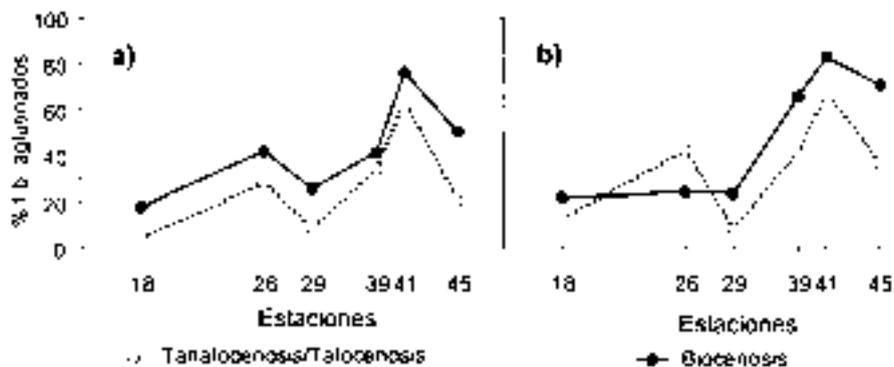


FIG. 6.—Porcentaje de foraminíferos bentónicos de pared aglutinada en las biocenosis (círculos rellenos y línea continua) y en las tanatocenosis (círculos huecos y línea discontinua), considerando los cinco niveles de cada estación en conjunto. a) campaña de invierno; b) campaña de verano.

Fig. 6.—Agglutinated benthic foraminifera percentage from the living (solid circles and continuous line) and dead assemblages (open circles and dashed line). The five sampled levels per site are considered as a whole. a) winter cruise; b) summer cruise.

una hipoxia más severa que no es beneficiosa para la infauna en general. Tanto las poblaciones de *R. phlegeri* como las de *Bulimina* spp. disminuyen pues durante el verano. En el sector interno este grupo es relativamente escaso, lo cual puede ser debido a niveles de oxigenación excesivamente bajos, elevados aportes de materia orgánica terrígena, salinidad cambiante, competencia con otras especies o una conjunción de los parámetros anteriores.

Además de las variables ambientales discutidas anteriormente, en el entorno de la estación BC-29 deben de existir otros factores actuando que justifiquen sus peculiaridades. La microfauna bentónica en su conjunto es muy escasa y se localiza en los niveles más superficiales del sedimento, estando el interior del mismo casi despoblado. Ello indica que en el interior del sedimento se dan condiciones muy hostiles, bien por la existencia de sustancias tóxicas, bien por la ausencia total de oxígeno o bien por la falta de alimento. Las dos primeras posibilidades no nos parecen las más factibles. Este punto no se sitúa en una zona sometida a contaminación antrópica (Rubio *et al.*, 2000 y en este volumen), la concentración en materia orgánica en el sedimento es inferior a la de las otras estaciones muestreadas (Vilas *et al.*, 1995) y en las cercanías se desarrolla *Lithothamnium* sp., un alga calcárea cuya actividad biológica es capaz de sobresaturar el medio en oxígeno (Kaspar, 1992). Así pues, creemos que un déficit alimenticio es el factor limitante en esta zona concreta. El resto de los puntos muestreados están localizados hacia el depocentro del canal central de la ría y su contenido en fango oscila entre el 85% y el 99%. Sin embargo, el BC-29 ocupa una posición más somera hacia la margen norte, donde se dan mayores niveles energéticos, fenómeno que se traduce en un mayor contenido en la fracción arena de sus muestras (25-35%). Una dinámica más activa, además de favorecer la ventilación del fondo, dificulta la decantación de la materia orgánica, la cual sería transportada hacia zonas más profundas y tranquilas. Un flujo menor de alimento al fondo y/o no sostenido en el tiempo es favorable para el desarrollo de la epifauna en detrimento de la infauna (Fig. 5), que además, de acuerdo con los modelos TROX y TROX-2, es forzada a migrar hacia la interfase (Jorissen *et al.*, 1995 y Van der Zwaan *et al.*, 1999).

Los patrones de distribución de la biocenosis hasta ahora discutidos son replicados en términos generales por la tanatocenosis/tafocenosis, de lo que se deduce que las variaciones en las asociaciones fósiles de foraminíferos bentónicos pueden ser utilizadas directamente para la interpretación del registro sedimentario. No obstante, el sesgo tafonómico existe, ya que el valor absoluto de individuos muertos disminuye a lo largo de los centímetros superficiales, indicando que los procesos fosildiagenéticos son más acusados conforme aumenta la profundidad de enterramiento. Hemos observado que en torno a 3-4 cm de profundidad es donde tiene lugar la mayor pérdida de ejemplares y además en este nivel suele existir también menos fauna viva. Aunque es un hecho que requiere más datos para ser interpretado con precisión, como hipótesis se plantea que a esa profundidad comienzan a verificarse las reacciones de degradación bacteriana de la materia orgánica, creándose un microambiente más ácido y reductor.

La pérdida de ejemplares afecta de forma equivalente a los foraminíferos de pared aglutinada y a los calcáreos. Los primeros, en principio más frágiles, presentan un porcentaje en la tanatocenosis inferior al que alcanzan en la comunidad viva. Sin embargo el porcentaje en la biocenosis, sobre todo en la de invierno, y el porcentaje en la tanatocenosis covarían a lo largo del transecto (fig. 6). Por tanto, cabe pensar que la subestimación de aglutinados fósiles no se debe sólo a un menor potencial de preservación, sino a la incorporación a la tanatocenosis de especies calcáreas cuya abundancia en el momento en que se muestreó la biocenosis era muy baja. Tales son los casos de *A. beccarii*, *N. depressulus*, *C. gerthi* y *E. advenum*, que llegan a alcanzar en algún caso porcentajes de hasta un 30% de la tanatocenosis, mientras que representan en valor medio <2% de la biocenosis. Esta diferencia no puede ser atribuida al transporte, ya que sería incompatible con la granulometría de la mayoría de las muestras. Existen dos posibles explicaciones que no son excluyentes entre sí. Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto respecto a que ligeras variaciones ambientales provocan importantes diferencias espacio-temporales de la biocenosis y que cada muestreo duró cinco días, puede suceder que las especies citadas (y otras con una distribución similar como *L. lobatula*, *E. crispum* y *C. ungerianus* en el BC-29) alcancen sus máximas poblaciones durante una época del año distinta a la muestreada. Al mismo tiempo también hay que considerar que la tafocenosis expresa modificaciones ambientales de escala temporal superior a la anual. En cualquier caso, o en la conjunción de ambos, el resultado final es un enriquecimiento específico de la tafocenosis con respecto a la biocenosis.

El caso contrario a los anteriores es el de *N. turgida*, relativamente abundante en la biocenosis de verano (hasta el 27% en BC-39) y casi inexistente en la fauna muerta (aprox. 1% en la misma estación). La justificación de este hecho hay que buscarla indudablemente en la extremada fragilidad de las conchas de esta especie. Por consecuencia, pequeños porcentajes de *N. turgida* en el registro sedimentario, como los hallados puntualmente por Diz (1998) en testigos holocenos de la ría de Vigo (5-10%) indican eventos de mínima oxigenación, máxime si se tiene en cuenta que se trata de un taxón epifaunal.

CONCLUSIONES

El análisis de la distribución espacial y vertical de los foraminíferos bentónicos vivos de la ría de Vigo permite interpretar que la causa de sus modificaciones es el contraste estacional en las condiciones oceanográficas. Durante el verano una mayor superficie de los fondos de la ría está sometida a la influencia de aguas atlánticas como consecuencia de los fenómenos de afloramiento. Estos provocan que el flujo de materia orgánica lábil al fondo sea mayor, pudiendo disminuir la concentración de oxígeno disponible en las aguas intersticiales. Bajo estas condiciones el interior del sedimento se constituye como un ambiente inhóspito para la infauna, la cual tiende a migrar hacia zonas más oxigenadas,

ya sean los niveles superficiales del sedimento o bien la zona más externa de la ría. Tales son los casos de *E. scabrus/adventus* y de *N. boueanum*. Ambos son capaces de beneficiarse de un aporte elevado de carbono orgánico, pero manifiestan distinto comportamiento frente a las condiciones de oxigenación. El primero puede habitar microambientes relativamente empobrecidos en oxígeno, mientras que *N. boueanum* vive en la zona bien oxigenada. Los taxones más tolerantes a los niveles de oxigenación más bajos son *Bulimina* spp., *R. phlegeri* en la infauna y sobre todo, *N. turgida*, en la epifauna.

Las asociaciones de foraminíferos no vivos reproducen, en términos generales, los patrones descritos para las biocenosis. No obstante, se constata una disminución de la abundancia de individuos no vivos con la profundidad, alcanzándose un valor mínimo en torno a 3-4 cm. Esta pérdida de ejemplares afecta de manera equivalente a las formas con pared calcárea y a las que poseen un caparazón aglutinado. En lo que respecta a la diversidad, la tanatocenosis posee un número de especies mayor que la biocenosis, como consecuencia de que algunas especies, fundamentalmente epifaunales, aparecen vivas bajo unas condiciones ambientales diferentes a las muestreadas. Finalmente, se concluye que la presencia de *N. turgida* en el registro fósil, incluso con porcentajes bajos, es un buen marcador de ambientes muy empobrecidos en oxígeno.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a los compañeros que participaron en las campañas de recogida de muestras la colaboración prestada. También el buen talante con que se enfrentaron a las crudas condiciones meteorológicas de 1998, nevadas incluidas.

Este es el trabajo n.º 217 del grupo EX-1 de la Universidad de Vigo. Es una contribución a los proyectos REN2000-1102 MAR y PGIDT00PXI30105PR y parcialmente a los proyectos PGIDT00 MAR 30103PR y IGCP 464.

BIBLIOGRAFÍA

- ALVE, E. (1995): Benthic foraminiferal responses to estuarine pollution: a review. *Journal of Foraminiferal Research*, 25: 190-203.
- AUSTIN, W.E.N. y SEJRUP, H.P. (1994): Recent shallow water benthic foraminifera from western Norway: ecology and palaeoecological significance. *Cushman Foundation Special Publication*, 32: 103-125.
- BARMAWIDJAJA, D.M., JORISSEN, F.J., PUSKARIC, S. y VAN DER ZWAAN, F.J. (1992): Microhabitat selection by benthic foraminifera in the northern Adriatic Sea. *Journal of Foraminiferal Research*, 22: 297-317.
- BERNHARD, J.M. (1989): The distribution of benthic foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography*, 34: 1131-1141.

- BERNHARD, J.M. (1992): Benthic foraminifera distribution and biomass related to pore-water oxygen content: central California continental slope and rise. *Deep-Sea Research*, 39: 585-605
- BERNHARD, J.M. (1996): Microaerophilic and facultative anaerobic benthic foraminifera: A review of experimental and ultrastructural evidence. *Révue de Paléobiologie*, 15:261-275.
- BERNHARD, J.M. y ALVE, E. (1996): Survival, ATP pool and ultrastructural characterization of benthic foraminifera from Drammensfjord (Norway); response to anoxia. *Marine Micropaleontology*, 28: 5-17.
- BOLTOVSKOY, E. (1976): Distribution of benthic foraminifera of the South American region. In: R.H. Hedley y C.G. Adams (eds): *Foraminifera*. 171-236, Academic Press., London.
- CORLISS, B.H. (1985): Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*, 314: 435-438.
- DIZ, P. (1998): *Evolución Paleoecológica y Paleoceanográfica de la ría de Vigo durante el Holoceno*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Vigo. 153 p. Inédita.
- FERNÁNDEZ, F. (2000): ría de Vigo. Patrones de circulación de agua. *Investigación y ciencia* abril 2000: 36-37.
- FRAGA, F. (1991): El afloramiento costero en la costa Atlántica de la península Ibérica. *Revista Academia Galega Ciencias*, 10: 144-152.
- FRANCÉS, G., DIZ, P., PELEJERO, C., ALEJO, I., GRIMALT, J.O. y VILAS, F. (1998). Sea level-rise and mass-water dynamics in the ría de Vigo (NW Spain) during the Holocene. *Abstracts 15th International Sedimentological Congress*. Alicante. p. 345-346.
- JORISSEN, F.J. (1999): Benthic foraminifera microhabitats below the sediment-water interface. In: B.K. Sen Gupta (ed.) *Modern Foraminifera*. 161-179, Kluwer Academic Pub., Dordrecht.
- JORISSEN, F.J., BARMAWIDJAJA, D.M., PUSKARIC, S. y VAN DER ZWAAN, F.J. (1992): Vertical distribution of benthic foraminifera in the Northern Adriatic Sea: The relation with the organic flux. *Marine Micropaleontology*, 19: 131-146.
- JORISSEN, F.J., DE STIGTER, H.C. y WIDMARK, J.G.V. (1995): A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology*, 26: 3-15.
- JORISSEN, F.J., WITTLING, I., PEYPOUQUET, J.P., RABOUILLE, C. y RELEXANS, J.C. (1998): Live benthic foraminiferal faunas off Cape Blanc, NW Africa; Community structure and microhabitats. *Deep-Sea Research*, 45: 2157-2188.
- KASPAR, H.F. (1992): Oxygen conditions on surfaces of coralline red algae. *Marine Ecology Progress Series*, 81: 97-100.
- LINKE, P. y LUTZE, G.F. (1993): Microhabitat preferences of benthic foraminifera – a static concept or a dynamic adaptation to optimize food acquisition? *Marine Micropaleontology*, 20: 215-234.
- LUTZE, G.F.; MACKENSEN, A. and WEFER, G. (1983): Foraminiferen der Kieler Bucht: 2. Salinitätsansprüche von *Elgerella scraba* (Williamson). *Meyniana*, 35: 55-65.
- LOEBLICH, A.R. y TAPPAN, H. (1988): *Foraminiferal Genera and their Classification*. 970 p., Van Nostrand Reinhold, New York.
- MOODLEY, L. y HESS, C. (1992): Tolerance of infauna benthic foraminifera for low and high oxygen concentrations. *Biological Bulletin*, 183: 94-98.
- MOODLEY, L., VAN DER ZWAAN, G.J., RUTTEN, G.M.W., BOOM, R.C.E. y KEMPERS, A.J. (1998). Subsurface activity of benthic foraminifera in relation to porewater oxygen content: laboratory experiments. *Marine Micropaleontology*, 34: 91-106.

- PHLEGER, F.B. (1960): *Ecology and Distribution of Recent Foraminifera*. The Johns Hopkins Press, Baltimore.
- PHLEGER, F.B. (1964): Foraminiferal ecology and marine geology. *Marine Geology*, 1: 16-43.
- PREGO, R. (1990): Las sales nutrientes en las rías gallegas. *Informes Técnicos de Scientia Marina*, 157. 31pp
- PREGO, R. (1992): La eutrofización de las aguas costeras gallegas. In: *A contaminación Mariña do Litoral Galego*. 25-48, Edicions do Castro, Sada.
- PREGO, R., (1993): General aspects of carbon biogeochemistry in the ria of Vigo, northwestern Spain. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 57: 2041-2052.
- RUBIO, B., NOMBELA, M.A. y VILAS, F. (2000): Geochemistry of major and trace elements in sediments of the Ria de Vigo (NW Spain): an assessment of metal pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 40: 968-980.
- RUBIO, B., NOMBELA, M.A. y VILAS, F. (2000): La contaminación por metales pesados en las Rías Bajas gallegas: Nuevos valores de fondo para la ría de Vigo. *Cuadernos de Geología Ibérica*, (26: 121-149).
- SCHAFFER, C.T., WINTERS, G.V., SCOTT, D.B., POCKLINGTON, P., COLE, F.E. y HONIG, C. (1995): Survey of living foraminifera and polychaete populations at some Canadian aquaculture sites: Potential for impact mapping and monitoring. *Journal of Foraminiferal Research*, 25: 236-259.
- SEN GUPTA, B.K. (1999): Foraminifera in marginal marine environments. In: B.K. Sen Gupta (ed.) *Modern Foraminifera*. 141-159, Kluwer Academic Pub., Dordrecht.
- SEN GUPTA, B.K y MACHAIN-CASTILLO, M.L. (1993): Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology*, 20: 183-201.
- VAN DER ZWAAN, G.J., DUINSTEE, I.A.P., DEN DULK, M., ERNST, S.R., JANNINK, N.T. y KOUWENHOVEN, T.J. (1999): Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth-Science Reviews*, 46: 213-236.
- VILAS, F., NOMBELA, M.A., GARCÍA-GIL, E., GARCÍA-GIL, S., ALEJO, I., RUBIO, B. y PAZOS, O. (1995): *Cartografía de sedimentos submarinos. ría de Vigo*. 40 p., Xunta de Galicia, Consellería de Pesca, Marisqueo e Acuicultura.