

ALGUNAS CONSIDERACIONES SOBRE LA TAXONOMÍA, RITMOS EVOLUTIVOS Y MODELOS DE ESPECIACIÓN EN LOS FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS

*José M.^a GONZÁLEZ DONOSO, Dolores LINARES
y Francisco SERRANO*

Dpto. de Geología, Facultad de Ciencias, Universidad; 29071 Málaga.

ABSTRACT

In order to refute some statements about planktonic foraminifera, we discuss some particular problems in relation to their classification (the synonymic inflation, the meaning of individuals with intermediate features, the use of generic and subgeneric categories, the usefulness of constructional morphology analysis) as well as the tempo of evolution and speciation models (the applicability of the punctuated equilibrium model and the consideration of alternative explanations to the phyletic change).

Keywords: Planktonic foraminifera. Taxonomy. Speciation models. Evolutionary tempos.

RESUMEN

Con objeto de rebatir una serie de afirmaciones sobre los foraminíferos planctónicos, se realizan algunas consideraciones sobre ciertos aspectos de la problemática que plantean, en especial los referentes a la clasificación (lastre sinónimo que soportan, significado de los individuos con características intermedias, implicaciones del uso de categorías genéricas y subgenéricas en su clasificación, utilidad del análisis morfoconstruccional para establecer esta última) y a los ritmos evolutivos y modelos de especiación (aplicabilidad del modelo de equilibrio intermitente, explicaciones alternativas al cambio filético) en estos organismos.

Palabras clave: Foraminíferos planctónicos. Taxonomía. Modelos de especiación. Ritmos evolutivos.

INTRODUCCIÓN

En una comunicación presentada al I Congreso Nacional de Geología (Segovia, 1984) De Renzi y Márquez expusieron una serie de ideas acerca de la manera de establecer una clasificación adecuada de los foraminíferos planctónicos, de los ritmos evolutivos y modelos de especiación en estos organismos y de su utilidad estratigráfica.

Dado que en el trabajo en cuestión se alude, directa y repetidamente, a puntos de vista mantenidos en dos de nuestras publicaciones, entendemos que es nuestro deber rebatir o matizar aquellas ideas en él contenidas con las que estamos en desacuerdo, no sólo por alusiones, sino también porque pensamos que las controversias científicas —a las que somos poco propensos en nuestro país y área de trabajo— suelen ser fructíferas, tanto para quienes las emprenden como para los que las contemplan.

Lo que por el contrario no vamos a discutir, es una serie de juicios de valor sobre la competencia y conocimientos científicos de los micropaleontólogos. Tan sólo diremos que nos parece injusto el que se pretenda caracterizarlos como un conjunto de clasificadores y/o identificadores, que interpretan lo que ven de una manera automática, siguiendo teorías obsoletas que nunca cuestionan... y, por si fuera poco, adoptando inconscientemente posturas ortogeneticistas.

MATIZACIONES Y PUNTUALIZACIONES

En el citado trabajo (De Renzi y Márquez, 1984) se vierten algunas ideas o afirmaciones que son erróneas desde nuestro punto de vista, pero afectan a cuestiones anecdóticas, que no merecen un comentario detallado; valgan, como muestra, dos ejemplos.

El «boom» de los foraminíferos planctónicos no tuvo lugar a partir de la década de los 20 (p. 484); las primeras biozonaciones e intentos serios de caracterización de unidades cronoestratigráficas por medio de foraminíferos planctónicos datan de los años 50 y comenzaron a gestarse en los 40.

En cuanto a la propuesta de utilizar géneros morfológicos y subgéneros filogenéticos (p. 486) no es nuestra (González Donoso y Linares, 1979) sino de Tintant (1952) como dejamos bien claro en su momento; aunque no haya muchas probabilidades de que tal sistema —u otro parecido— se generalice, dado que requiere la utilización de tres nombres, en lugar de dos, para designar un organismo, sigue pareciéndonos razonable, sobre todo en organismos en los que los fenómenos de iteratividad y paralelismo son frecuentes.

Otras aseveraciones, con las que estamos de acuerdo al menos en parte, pueden inducir a pensar (dado el contexto y la forma en que se exponen) que sólo atañen a los foraminíferos planctónicos, o a los estudios

realizados sobre los mismos, cuando en realidad afectan a cualquier grupo de organismos.

Así, nos parece evidente que la “*aplicación en bioestratigrafía* (de los foraminíferos planctónicos) *no se puede hacer de una manera mecánica, sino con un conocimiento profundo de la biología de estos organismos*” etc. (p. 483) pero a ello hay que añadir que tal consideración es válida para cualquier otro grupo de organismos.

DIVERSIFICACIÓN TAXONÓMICA ARTIFICIAL

Más atención merece la cuestión de la diversificación taxonómica (p. 484). Estamos de acuerdo en que la proliferación del número de nombres (en cualquier grupo de organismos) puede significar ampliación del campo de investigación a nivel geográfico y de cuenca y/o diversidad taxonómica sin base real (además, cuando ocurre lo primero, casi necesariamente sobreviene lo segundo) pero a estas explicaciones se deben añadir otras.

Por ejemplo, el simple aumento de la cantidad de trabajos taxonómicos debe producir nuevos nombres (sinónimos o no) sin necesidad de que se estudien nuevas localidades o nuevas muestras de las cuencas conocidas. En el caso de los foraminíferos planctónicos, dada la abundancia de individuos, la amplia distribución geográfica y la extensión en el tiempo relativamente grande de la mayoría de los taxones, pensamos que no es arriesgado afirmar que los micropaleontólogos, a comienzos de los años cincuenta, debieron haber visto ejemplares de la mayoría de las especies y morfotipos actualmente descritos. Y mientras mayor sea el grupo de investigadores, más trabajos taxonómicos producirán y, por tanto, mayor será el número de posibles sinonimias.

Por otra parte, el cambio en la manera de concebir los taxones de una determinada categoría puede aumentar la diversidad taxonómica; así, la sustitución del concepto de género como conjunto de especies con una determinada característica morfológica por el de conjunto de especies semejantes y derivadas de una misma especie, debe dar lugar a un aumento del número de nombres genéricos en un grupo —como el de los foraminíferos planctónicos— en el que los fenómenos de paralelismo, iteratividad e incluso convergencia, son frecuentes. También un cambio de concepto puede producir un efecto contrario, patente en las revisiones con largas listas sinonímicas.

De la misma manera, la introducción de una nueva técnica, que permita analizar algún tipo de variabilidad previamente desconocida o difícil de apreciar, puede ser la causa de un aumento de la diversidad taxonómica (por supuesto que también puede suscitar lo contrario, engrosando las listas sinonímicas). En el caso de los foraminíferos planctónicos, la utilización del MEB ha permitido la observación de caracteres difí-

cilmente apreciables con los microscopios ópticos; un fenómeno similar se está registrando en grupos de organismos en los que se ha comenzado a aplicar las técnicas de análisis electroforético y cariológico.

En otro orden de cosas, la diversidad taxonómica artificial de un grupo de organismos no es exclusivamente función de la falta de conocimientos de los taxónomos que trabajan sobre él y del número de los mismos; las características del grupo también determinan el riesgo de lastre sinonímico.

Así, al menos a nivel específico, la extensión geográfica de los taxones puede correlacionarse con su diversidad taxonómica artificial. Una especie con poca extensión geográfica está más protegida de las sinonimias que una cosmopolita.

De igual modo, la diversidad taxonómica artificial de un grupo puede ser función de su diversidad real. Imagínese, simplemente, el caso de dos grupos de organismos, estudiados por dos colectivos de especialistas con mentalidad y conocimientos medios parecidos y que produzcan una cantidad de investigación similar; si un grupo contiene muchas especies monotípicas y poco polimorfos, mientras que el otro está formado por pocas especies, politípicas, con polimorfismo importante y variación ecofenotípica, es de esperar que la lista de especies sinónimas del segundo sea mucho más considerable.

Hechas estas matizaciones, para analizar el significado del aumento de la diversidad taxonómica en el caso de los foraminíferos planctónicos y su grado de exageración, conviene distinguir entre la proliferación de nombres supraespecíficos y la de nombres específicos y subespecíficos.

Respecto a la primera, no creemos que se pueda afirmar, objetivamente, que el número de nombres genéricos que se utiliza para un determinado grupo supragenérico es grande, pequeño o adecuado; cada especialista tendrá su opinión al respecto, dependiendo de su talante "splitter" o "lumper" y de la teoría de la clasificación a que sea adepto. Por ejemplo, en el caso de los foraminíferos planctónicos del Neógeno, un especialista con mentalidad tipológica y tendencia "lumper", estimará que unos siete géneros (o incluso menos) son suficientes, mientras que otro con tendencia «splitter» y partidario de reconocer géneros filogenéticos, seguramente pensará que no bastan los 33 géneros y subgéneros¹ utilizados por Kennett y Srinivasan (1983).

En cualquier caso, sea una u otra la mentalidad por la que se opte, no pensamos que la diversidad taxonómica artificial supraespecífica de los foraminíferos planctónicos sea desmesurada en relación con la de otros grupos de organismos. Compárense, por ejemplo, los 30 (o más) nombres genéricos y subgenéricos propuestos para las especies incluidas en los géneros *Homo*, *Australopithecus* y *Paranthropus* según Mayr, 1969 (según Aguirre, 1976, sólo vale la pena conservar los dos primeros), los 160 de *Pectinidae* —sin contar homónimos, sinónimos objetivos, *nomina nulla*, etc.—

recopilados por Cox *et al.*, 1969 (de los que dieron por válidos 94: 31 géneros y 63 subgéneros adicionales), los 63 de *Murinae* propuestos hasta 1942 (según Ellermann y Morrison-Scott, 1951, que conservaron 28: 20 géneros y 8 subgéneros adicionales), los 14 sinónimos de *Carcharhinus* citados por Garrick, 1982, etc. con los 119 de *Globigerinacea* propuestos hasta principios de 1981, recopilados por Banner, 1982 (de los que, siguiendo criterios meramente morfológicos y un enfoque «splitter», reconoció 96).

En lo que se refiere a los nombres específicos y subespecíficos, tampoco se puede afirmar objetivamente si hay muchos o pocos sinónimos. En efecto, si pudiéramos llegar a conocer la variabilidad de cada una de las especies de un grupo en un determinado momento de su historia, sería posible saber cual es su diversidad específica artificial para ese momento, es decir, el número de morfos y ecofenotipos erróneamente descritos como especies distintas. Pero el problema deja de tener una posible respuesta objetiva cuando se considera la diversidad específica en un intervalo de tiempo. Si hay cambio filético (en otro apartado discutiremos si el fenómeno puede existir o no) cabe la opción de aceptar la existencia de especiación filética y, por tanto, de cronoespecies. O, por el contrario, incluso aceptando la existencia de cambio filético, se puede considerar que sólo aparecen nuevas especies cuando tienen lugar fenómenos de cladogénesis. Obviamente, el número de especies válidas puede variar bastante en uno y otro supuesto, si el grupo de organismos tiene buen registro fósil.

Como consecuencia de todo ello, el número de especies adecuado para el partidario de no separarlas en función del cambio filético (o para aquel que niegue la existencia de dicho cambio) podrá ser bastante inferior al estimado por el que prefiera separarlas. Ciertamente, tanto en uno como en otro caso habrá sinónimos (más, por supuesto, en el primero) pero no creemos que la diversidad «artificial» de los foraminíferos planctónicos sea muy superior a la de otros grupos de organismos que hayan recibido una atención taxonómica equivalente.

Por ejemplo, en una revisión reciente de los foraminíferos planctónicos trocospiralados del Campanense-Maastrichtense (Robaszynski *et al.*, 1984) se tuvieron en cuenta 167 nombres específicos y subespecíficos (pensamos que casi todos los propuestos hasta la fecha de entrega del manuscrito) de los cuales sólo se utilizaron 50, considerándose 106 como sinónimos posteriores y 11 como dudosos. Según se indicó en el trabajo mencionado (p. 152) una parte de los nombres retenidos no designan especies, sino morfotipos con extensión bioestratigráfica característica; dicho de otra forma, una parte de las especies aceptadas son artificiales, pero si se hubieran diferenciado especies sucesivas en aquellas líneas evolutivas que experimentan cambio filético, el número de especies hubiera sido similar o superior. Si, por el contrario, sólo se hubiera considerado la existencia de especies distintas en los ca-

Grupo	Autor	Denominaciones específicas y subespecíficas			Totales/ válidas
		Válidas	Sinónimas	Totales	
Foraminíferos planctónicos trocospiralados del Campanense-Maastrichtense.	Robaszynski <i>et al.</i> , 1984	50	106	156	3'12
Aspidoceratinae y Physodoceratinae	Checa, 1984	39	59	98	2'51
Tapetinae	Fischer-Piette y Metivier, 1971	92	199	291	3'16
<i>Mus musculus</i> Linneo	Ellerman y Morrison-Scott, 1951	15	95	110	7'33
<i>Carcharhinus</i>	Garrick, 1982	25	71	96	3'84

Tabla I

sos en que se puede sospechar que existió cladogénesis, el número se habría reducido a unas 25 ó 30.

El lastre sinónimo puede ser, por tanto, elevado, pero no mucho más que en otros grupos de organismos, tanto actuales como fósiles, según se desprende de los ejemplos recogidos en la tabla I.

En resumen, la diversificación taxonómica de los foraminíferos planctónicos —como la de cualquier otro grupo de organismos— no puede explicarse de una manera simplista. Y la diversidad taxonómica artificial del grupo, dejando aparte lo subjetivo de su apreciación, ni es tan escandalosa cuando se la compara con la de otros grupos, ni es función, exclusivamente, de “una falta básica de conocimientos en Biología y Geología” de los que se dedican a su estudio.

CONSIDERACIONES SOBRE EL APARTADO «ASPECTOS LÓGICOS DEL TEMA Y SU TRANSFONDO»

De la lectura de este apartado se infiere que, para De Renzi y Márquez, la afirmación de que en una población coexisten individuos que por sus características podrían asignarse a especies e incluso géneros distintos, aparte de formalmente inapropiada, es el fruto de una interpretación errónea de ciertas observaciones.

Si lo último fuese cierto, tal como tratan de justificar en los apartados siguientes, es evidente que huelga cuanto se diga al respecto. Los micropaleontólogos no tendrían ninguna justificación, ni siquiera utilitaria, al indicar que en una población hay individuos de dos o más especies y sus intermedios, pues todos los morfotipos habrían aparecido al mismo tiempo. Y el que en una población haya individuos asignables a géneros distintos es, simplemente, una consecuencia de que los géneros están mal definidos. Siendo así, no hay razones para complicar la nomenclatura ni para vulnerar convenciones clásicas.

Pero si, por el contrario y como argumentaremos en apartados sucesivos, las observaciones están bien interpretadas —otra cuestión es si la manera de expresarlas es la conveniente— puesto que los morfotipos aparecieron sucesivamente y en una población puede haber individuos con características de un género ancestral e individuos con las de otro derivado, será necesario plantearse el problema de la clasificación de los individuos de las poblaciones con tales peculiaridades. Para solucionarlo es más fácil tratar por separado la especie y las categorías supraespecíficas.

Respecto a la especie y en el caso de organismos con buen registro fósil, pensamos que existe una solución apropiada y, en teoría, relativamente simple (González Donoso y Linares, 1979, 1981): diferenciar cronoespecies sucesivas en las líneas evolutivas por medio

de eventos, concretamente la aparición de nuevos morfotipos, que puedan indicar la existencia de variaciones genotípicas y utilizar denominaciones infrasubespecíficas para designar los distintos morfotipos existentes en una muestra. Suponemos que De Renzi y Márquez admitirían que esta solución, si no la única, puede ser una de las adecuadas, en el caso de que aceptaran la existencia de evolución filética, problema que discutiremos en el siguiente apartado. Otra cuestión es que, en la práctica, el micropaleontólogo cuyo empeño es datar los terrenos siga refiriéndose a dos o más especies en una muestra (aunque sea consciente de que no son más que miembros de una población) para simplificar el lenguaje y transmitir mejor la información bioestratigráfica.

Distinto es el problema del género y de las demás categorías supraespecíficas. Pensamos que, para tomar partido sobre él, es necesario tener presente cuales son los principios y objetivos de la clasificación biológica, pero como la discusión correspondiente alargaría excesivamente esta exposición, nos limitaremos a decir que, desde nuestro punto de vista, una clasificación biológica adecuada debe, ante todo, reflejar hipótesis sobre la genealogía y la similaridad (morfológica, ecológica, etc.) de los organismos y constituir el armazón de sistemas de almacenamiento, recuperación y transmisión de información. Si el cumplimiento de estos desiderata implica un conflicto, habrá que tratar de solucionarlo, aunque ello pueda traer consigo el que se infrinja la convención² de que la clasificación debe estar correctamente jerarquizada (esto es, que todas las clases posean intersección vacía) por muy venerable y deseable que sea dicha convención.

La solución, propuesta por Tintant en 1952 (que defendimos en 1979) de utilizar géneros morfológicos y subgéneros filogenéticos es —desde nuestro punto de vista— la que mejor cumple, simultáneamente, los objetivos citados; además, podría ampliarse a las categorías supragenéricas.

Así, en una serie de categorías (géneros, familias, órdenes, etc.) cada clase incluiría un conjunto de organismos caracterizados, sea por presentar ciertos rasgos en común (enfoque tipológico) sea un grado de similaridad fenotípica total (enfoque de la taxonomía numérica) o, probablemente lo mejor, por presentar una cierta similaridad morfológica, interpretable como una consecuencia de que los organismos que la exhiben son monofiléticos (en el sentido que dan al término los partidarios de la clasificación evolutiva) y ocupan una determinada zona adaptativa, cuya amplitud relativa —en parte— determinará el rango del grupo; de esta manera, los grupos serían equivalentes a taxones y almacenarían hipótesis e información morfológica y ecológica.

En la otra serie (subgéneros, subfamilias, subórdenes, etc.) los grupos de organismos serían filones (en el sentido de Bock, 1977) es decir, grupos de organismos holofiléticos —o monofiléticos, según el significado que dan a este término los adeptos a la sistemática

filogenética—; los grupos, en este caso, almacenarían hipótesis sobre la filogenia de los organismos.

Ahora bien, ¿hasta que punto se quebranta con este sistema la convención de utilizar una clasificación estrictamente jerarquizada?. Aparentemente sí, pues parece que conjuntos de nivel inferior pueden quedar incluidos en más de uno de nivel superior; por ejemplo, parte de un subgénero filogenético puede quedar incluida en un género morfológico y parte en otro. Pero, en realidad, estamos empleando dos clasificaciones independientes, simultáneamente, puesto que las clases que incluye cada una son de distinta naturaleza; dado que cada clasificación puede y debe estar, en sí, estrictamente jerarquizada, la infracción de la convención está en las formas y no en el fondo.

Pero, aún así, puede argumentarse que sigue existiendo una contradicción: la de que una especie puede quedar comprendida en dos géneros, a lo que cabe responder de manera análoga a como se hizo anteriormente: la categoría infrasubespecífica pertenece a la primera serie (género, etc.) es decir, la que permite transmitir información morfológica, ecológica, etc., mientras que la categoría específica pertenece a la segunda (subgénero, etc.) según la definición y delimitación de la cronoespecie que adoptamos en su momento.

En resumen, lo que defendemos es una solución que permite cumplir de una manera satisfactoria los objetivos marcados y que no implica contradicción, puesto que incluye dos universos del discurso (tipos de clasificación) distintos, pero somos conscientes de que no es aplicable en todos los casos ni útil en todos los contextos. Y es de temer que los micropaleontólogos, en el trabajo cotidiano de datar los terrenos, seguirán denominando a los morfotipos útiles como si fueran verdaderas especies.

En fin, para terminar, debemos hacer notar que, contrariamente a la afirmación "*las lógicas que aceptan contradicciones se las conoce como lógicas no clásicas*" (p. 486) lo que caracteriza a las lógicas no clásicas es el abandono de algunos de los principios básicos de los «Principia Mathematica» de Whitehead y Russell (como el principio de bivalencia) pero ninguna lógica no clásica abandona el principio de no contradicción. Si en nuestra solución realmente se vulnerara tal principio, la observación relevante, desde un punto de vista lógico, sería que la tesis que mantenemos no es susceptible de un análisis lógico-formal deductivo, sino que exige consideraciones lógico-materiales*.

CONSIDERACIONES SOBREL EL APARTADO «PROBLEMÁTICA BIOLÓGICA»

GENOTIPO Y FENOTIPO

Respecto a las relaciones entre genotipo y fenotipo, a las que De Renzi y Márquez se refieren al princi-

* Agradecemos al Prof. Martínez Freire (Catedrático de Lógica y Filosofía de la Ciencia de la Universidad de Málaga) sus indicaciones sobre las diferencias entre lógicas clásicas y no clásicas, a partir de las cuales introducimos esta última crítica.

pio del apartado, en lugar de un “*equivoco básico*” hay una lectura equivocada. Nosotros (1979) nos referíamos a un conjunto de organismos, presumiblemente coespecíficos, con unos caracteres variables; al no tener razones evidentes para relacionar la variabilidad fenotípica con otra medioambiental, nos pareció lógico achacarla a un polimorfismo génico. Y no aludimos, en ningún punto, a algo que pueda interpretarse en el sentido de que todo carácter con base genética tenga, necesariamente, un significado taxonómico.

Por otra parte, no podemos estar de acuerdo con la afirmación tajante de que “*no existen rasgos debidos a un efecto puramente ambiental o puramente genético*” (p. 487). Si un gen (o un grupo de genes) tiene una norma de reacción muy estrecha, cual es el caso de los responsables de los grupos sanguíneos A-B-O, las características fenotípicas resultantes son independientes del medio ambiente, como puede leerse en cualquier manual de Genética (vg. Jenkins, 1982, p. 121, Winchester, 1977, pp. 520-521). Y rasgos que caracterizan a individuos, tales como los debidos a accidentes o enfermedades, no puede decirse que tengan un origen génico.

MORFOLOGÍA CONSTRUCCIONAL Y TAXONOMÍA

Una primera afirmación a discutir es la de que “*Trabajos dirigidos al análisis de las adaptaciones de la concha de los foraminíferos planctónicos han demostrado que estas reflejan muy directamente soluciones funcionales a los requerimientos básicos de estos organismos*”.

En primer lugar, el término *demostrar*, correctamente utilizado, significa otra cosa (véase, por ejemplo, Bunge, 1981, p. 860); lo adecuado sería decir que hay una serie de hipótesis sobre el significado funcional de ciertas características de la concha.

En segundo lugar, lo que ponen de manifiesto los trabajos sobre foraminíferos actuales y fósiles es, en realidad, la existencia de una correlación entre ciertas características de la concha y del medio en que vive el organismo, siendo excesivo el afirmar que tales características reflejan directamente soluciones funcionales. Unas, en efecto, deben ser optimizaciones de estructuras o configuraciones primitivas, pudiendo interpretarse como caracteres regidos por factores de adaptación, mientras que otras parecen ser respuestas ecofenotípicas con significado adaptativo; ejemplo de las primeras podría ser la forma comprimida del caparazón adulto de algunas formas profundas, mientras que la costra calcítica —al menos en algunos casos— puede interpretarse como una adaptación individual. Pero hay características de la concha que aunque se relacionan con el medio en que vive el organismo, lo hacen de una manera indirecta; por ejemplo, hay rasgos, como las aberturas relictas espirales, que pueden interpretarse como imposiciones construccionales (es decir, caracteres

regidos por el *Bautechnischer Aspekt* de Seilacher, 1970) de caracteres que sí tienen significado adaptativo —o, al menos, puede que lo tengan— mientras que otros rasgos pueden explicarse en términos de factores mecánicos según la terminología de Hickmann (1980)³, como es el caso de la carena, propia de formas de medios profundos y que puede interpretarse como un refuerzo de la periferia de las cámaras, desarrollado al tomar éstas una forma comprimida (Scott, 1973) pero que no está directamente relacionada con la adaptación ambiental (Lipps, 1981). En fin, otras características de la concha, aunque se relacionan con ciertas situaciones medioambientales, no suponen una adaptación a las mismas, ni directa ni indirectamente y pueden catalogarse como efectos ecofenotípicos sin significado adaptativo; este podría ser el caso de las cámaras pequeñas de las *kummerforms* si, como sugiere Berger (1969), se forman en situaciones adversas.

Mucho más importante que estos aspectos, nos parece el que a continuación reseñamos.

Cuando De Renzi y Márquez indican que “*muchas de las características usadas como caracteres taxonómicos en foraminíferos planctónicos habrían de ser sometidas a revisión en el sentido de la morfología funcional*”, nos da la impresión de que están proponiendo una solución como la que, según Swift, adoptaron los profesionales de la filosofía, sustituyendo las «causas ocultas» por los «*lulus naturae*» (Viaje a Brodingnag, capítulo tercero). ¿Se solucionarían los problemas taxonómicos, simplemente, tratando de diferenciar los caracteres regidos por el factor de adaptación de los influenciados por el factor histórico-filogenético, en lugar de procurando separar caracteres ancestrales y derivados? Pensamos que no, pues el problema del taxónomo es clasificar organismos y no caracteres, aunque utilice los caracteres (fenotípicos o no) para tratar de establecer grupos naturales, producto de la evolución.

Analícemos el caso que indican: en una población se encuentran morfotipos extremos con caracteres de géneros distintos, así como todos los intermedios⁴ entre ambos.

Ante un fenómeno de este tipo, las diferencias observables se pueden explicar, fundamentalmente, de dos maneras distintas: a) un solo genotipo con una norma de reacción amplia, viviendo la población en un medio heterogéneo; b) un polimorfismo génico.

En el primer supuesto, la variabilidad sería un efecto ecofenotípico, si aceptamos la terminología morfoconstruccional de Raup, 1972, mientras que si seguimos la opinión de Thomas (1979), de no aceptar los dos factores adicionales de Raup (*op. cit.*), deberíamos asignarla a factores de adaptación al nivel individual; en cualquier caso, es evidente que los caracteres que diferencian a los morfotipos no tienen valor taxonómico.

En el segundo supuesto, el término factor de adaptación tendrá sentido si el análisis morfoconstruccio-

nal se efectúa al nivel de población⁵ y el carácter derivado, que permite diferenciar unos individuos del resto, *podrá* llegar a tener valor genérico, pero, *a priori*, no debemos decir si tiene o no tal valor taxonómico, u otro superior (salvo que optemos por una filosofía esencialista de la clasificación). En efecto, para que el carácter llegue a tener un valor genérico, será necesario que sustituya al primitivo en poblaciones posteriores y sea heredado por un grupo de especies descendientes —es decir, que pase a ser un carácter que forma parte del legado histórico— que consideramos constituyen un género (salvo en el caso de un género monotípico). Esto, y no el inicial significado morfoconstructivo del carácter, será lo que justificará el utilizarlo como carácter genérico, es decir, como algo que distingue al género, permite diferenciarlo de otros y, eventualmente, sirve para identificar una especie como perteneciente a él.

Supongamos que, pese a todo lo señalado, siguiendo la recomendación de De Renzi y Márquez, descalificamos como géneros a grupos de especies caracterizados por un determinado atributo, cuando el carácter en cuestión se presenta, simultáneamente con la condición primitiva, en las poblaciones de que proviene el grupo de especies. En este supuesto, nos tememos que podríamos quedarnos sin géneros de foraminíferos planctónicos e incluso sin taxones supragenéricos, al menos en aquellos casos en que la evolución discurre por los cauces del «gradualismo filético», término que a continuación discutiremos.

De todas formas, independientemente de las consideraciones anteriores, sería interesante que De Renzi y Márquez efectuaran “*la revisión de los géneros y taxones mayores de la superfamilia Globigerinacea mediante el uso de los conceptos procedentes de la morfología constructiva*”. De esta manera, la discusión al respecto podría hacerse sobre una base más objetiva.

RITMOS EVOLUTIVOS Y MODELOS DE ESPECIACIÓN

La contraposición gradualismo filético-equilibrio intermitente

Respecto a los ritmos evolutivos en general y a los fenómenos de especiación en particular, tenemos que manifestar, ante todo, nuestro desacuerdo con la opinión de que “*parece ser que muchos foraminiferólogos se inclinan por el gradualismo filético*”.

En efecto, el gradualismo filético implica, entre otros aspectos, una transformación lenta y uniforme (Eldredge y Gould, 1972, p. 84, “*slow and steady transformation*”; p. 89, “*the transformation is even and slow*”, etc.) es decir, un cambio a velocidad baja y constante, unidireccional, producto de una ortoselección (Id., p. 97). Dejando aparte si era esa, en realidad, la opinión generalizada de los paleontólogos antes de 1972 y, después de esta fecha, la de aquellos que no aceptan

que la evolución consiste, exclusivamente, en la alternancia de estasis y revoluciones genéticas (cuestión que ha sido adecuadamente tratada por algunos autores, vg. Levinton y Simon, 1980, Kellogg, 1983) los especialistas en foraminíferos planctónicos suelen referirse a dos fenómenos observables en las muestras que provienen de series de materiales pelágicos, con registro razonablemente continuo:

a) En una determinada muestra se encuentra dos (o más) morfotipos, diferenciados por uno o más caracteres, así como todas las formas intermedias imaginables entre ambos, lo que induce a pensar que morfotipos y formas intermedias eran miembros de una misma bioespecie. Pero, estudiando muestras sucesivas, se pone de manifiesto que esta situación no permanece invariable en el tiempo: aparecen nuevos morfotipos (también ligados a los preexistentes por formas intermedias) y van desapareciendo los primitivos. Este tipo de observaciones es muy frecuente en la literatura foraminiferológica (véase González Donoso y Linares, 1981, para citas de algunos casos concretos) y puede significar un cambio filético, sin ninguna referencia acerca de las características (magnitud, uniformidad) de la velocidad de evolución ni de la constancia del sentido del cambio, pudiendo además encuadrarse en distintos modelos de especiación no cuántica.

b) En series que contienen biohorizontes de edad absoluta bien establecida es posible estudiar, por medio de caracteres mensurables, si el cambio morfológico acontece siempre en el mismo sentido y si la velocidad de cambio tiene una magnitud pequeña y se mantiene constante. Nada de ello ocurre en los casos conocidos: se observan frecuentes fluctuaciones menores en el sentido del cambio, dentro de segmentos de la serie en los que existe una dirección preponderante de cambio (fluctuaciones no atribuibles a errores de muestreo, cuando se trabaja con suficiente número de ejemplares y se suministran los intervalos de confianza) y, además, a veces se observan inversiones del sentido de cambio preponderante; en cuanto a la velocidad del cambio, no es ni remotamente constante, sucediéndose episodios en los que el cambio es muy pequeño o inexistente (comparables a las estasis previstas por los modelos de ritmos escalonados) muy rápido (aunque no tanto como suponen dichos modelos) o a velocidades intermedias y variables (véase, por ejemplo, Malmgren y Kennet, 1981 y Malmgren, Berggren y Lohmann, 1983).

¿Puede entonces afirmarse que los foraminiferólogos se inclinan hacia el gradualismo filético?. Evidentemente sus datos no lo sostienen y en los casos en que identifican sus observaciones con el gradualismo filético, es interpretando el modelo de una forma demasiado amplia, diferente de la especificada por Eldredge y Gould (1972) y, más concretamente, igualando gradualismo filético a cambio filético. En resumen, creemos que lo correcto sería decir que muchos foraminiferólogos se inclinan por el cambio filético.

La discusión precedente podrá parecer un tanto fútil si no se tiene en cuenta que una de las líneas de argumentación utilizadas por los partidarios del equilibrio intermitente, para defender su modelo, es el siguiente sofisma formal, más o menos explícitamente expuesto:

a) los que no aceptan el equilibrio intermitente se inclinan por el gradualismo filético (lo que será verdadero o falso según se defina el gradualismo filético).

b) el gradualismo filético tiene tales características (unas características muy determinadas que no cubren todo el campo de lo que no es equilibrio intermitente).

c) un fenómeno de tales características se realizará, teóricamente, en unas determinadas circunstancias y se plasmará en unas observaciones concretas sobre el registro fósil.

d) las circunstancias en cuestión son muy improbables y los datos de observación no están de acuerdo con las previsiones del gradualismo filético.

e) el gradualismo filético es, por tanto, muy improbable.

f) luego el equilibrio intermitente debe ser verdadero.

Ya hemos dicho que, en ejemplos bien documentados, los datos de observación no concuerdan con las predicciones del modelo del equilibrio intermitente (ni con el del gradualismo filético según su definición por Eldredge y Gould, 1972) en el caso de los foraminíferos planctónicos pero, además, dejando aparte tales datos, una revisión de las circunstancias que en teoría deben reunir, escenario y actores, para que el ritmo evolutivo de un grupo sea el escalonado, nos llevará a la conclusión de que, normalmente, éste no es el esperable en los foraminíferos planctónicos. En efecto, las características del medio pelágico, las de los organismos que lo pueblan y las dimensiones, organización espacial y relaciones en el seno de especies y poblaciones, no son, en conjunto, las apropiadas (véase Lazarus, 1983, para un resumen de la cuestión). Así, por ejemplo, son muy escasas las probabilidades de que un aislado periférico de una especie de foraminíferos planctónicos persista el tiempo suficiente para convertirse en una nueva especie.

Como conclusión de todo lo expuesto en los párrafos precedentes, si los foraminiferólogos no se inclinan por el equilibrio intermitente, es porque tienen buenas razones para ello, lo que tampoco significa que se inclinen por el gradualismo filético.

Pero quede bien sentado que, con todo esto, no queremos indicar que en los foraminíferos planctónicos no hayan podido existir, en algunos casos, ritmos evolutivos escalonados, con períodos de estasis y de evolución rapidísima (más que en el modelo de gradualismo intermitente de Malmgren *et al.*, 1983) interpretables según los modelos de especiación cuántica (*s.l.*); en un trabajo anterior —González Donoso y Linares, 1981— nos referimos a fenómenos interpretables de esta manera. La naturaleza es tan variada y compleja que

parece poco razonable sostener la existencia de modelos universales para dar cuenta de muchos conjuntos de fenómenos, particularmente los de cariz histórico. La intransigencia, patente en muchos casos, de los defensores de los modelos únicos —sean los escalonados, sean los opuestos— es la expresión de un maniqueísmo científico que se presta a lecturas variadas... aunque, eso sí, las controversias que engendra suelen ser fructíferas.

Mecanismos del cambio filético direccional

Otro aspecto a considerar es que “*el gradualismo filético... implica una presión de selección sostenida... efecto de un cambio ambiental en una dirección determinada*”.

En primer lugar, un cambio evolutivo a velocidad constante, aparte de impensable, no puede ser mantenido por una presión de selección sostenida, ya que el incremento (positivo o negativo) de frecuencia de un genotipo varía al cambiar la frecuencia del genotipo en cuestión, en el caso de que el coeficiente de selección permanezca constante en el tiempo.

Por otra parte, la existencia de episodios en una línea evolutiva en los que la evolución sigue, en general, una dirección preferente, puede explicarse mediante una selección direccional. Pero aunque tal tipo de selección puede ser provocada por un cambio ambiental direccional, también puede ser promovida por otras circunstancias. Por ejemplo, cuando una población migra a un área de condiciones distintas o, simplemente, cuando unas condiciones ambientales son sustituidas por otras, bruscamente, pueden variar los coeficientes de selección sobre los distintos genotipos, con la consiguiente selección direccional. O bien, cuando en una población, que permanece en un medio estable, aparecen nuevos genotipos, con coeficientes de selección menores que los de los genotipos preexistentes, también debe tener lugar la citada selección direccional. Incluso, en una teórica ausencia de selección, una presión de mutación suficiente podría dar lugar a un cambio significativo de las frecuencias génicas en un tiempo geológicamente corto, si la duración de las generaciones es pequeña.

En función de todo esto, la existencia de dos características en una población, con todos sus intermedios, no tiene que significar, necesariamente, una etapa en la adaptación de los organismos a un medio que cambia en una dirección determinada.

Las características intermedias

La frase “*podrían darse transiciones entre pares de ellas [características en una muestra], pero sería muy raro la coexistencia de más de dos con todos sus transientes (adaptación simultánea (!) a tres o más tipos de ambientes)*” se puede interpretar de dos maneras:

a) sería muy raro la coexistencia, en una muestra, de individuos que difieren por presentar distintos estados de dos o más caracteres e individuos intermedios entre ellos.

b) sería muy raro la coexistencia, en una muestra, de individuos que difieren por mostrar tres estados de un carácter e individuos que muestran los distintos estados intermedios entre los mismos.

Si lo que querían indicar De Renzi y Márquez es lo primero, no vemos que tal situación tenga nada de extraño, pues la adaptación a un nuevo ambiente puede implicar la transformación de dos o más caracteres, dependientes de una misma porción del genotipo (en cuyo caso los caracteres podrían variar correlativamente) o de distintas porciones del genotipo (no teniendo en tal caso que variar correlativamente). Obviamente, no es necesario que el fenómeno suponga la adaptación simultánea a tres o más tipos de ambientes y que la evolución de cada carácter signifique la adaptación a un ambiente distinto.

Si, por el contrario, se referían a lo segundo, hay que tener en cuenta que muchos de los caracteres de los organismos están controlados poligénicamente, dependiendo de varios loci, a menudo con más de dos alelos cada uno; en consecuencia, será esperable que cada uno de tales caracteres presente varios estados diferenciados (en este supuesto, las normas de reacción de los distintos genotipos no tendrán rangos superponibles para el ambiente en que vive la población) o bien, una gama de variación continua, en cuyo caso las características son, simplemente, puntos de referencia arbitrarios en una distribución continua.

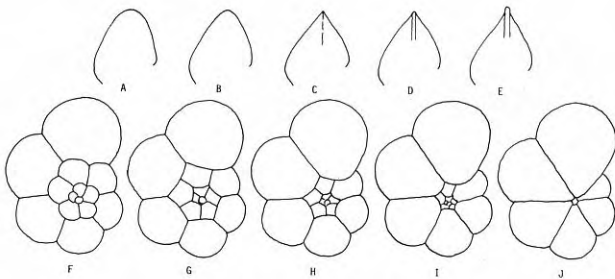


Figura 1. Periferia redondeada (A), aguda (C), carenada (E) e intermedios (B,D). Lado espiral evolutivo (F), parcialmente evolutivo (H), involuto (J) e intermedios (G,I).

Por ejemplo, centrándonos en el segundo caso, en una población de foraminíferos planctónicos podemos indicar que hay individuos de dos características, lado espiral evolutivo y lado espiral involuto, así como todos los intermedios, o bien que hay individuos de tres características, lado espiral evolutivo, lado espiral parcialmente evolutivo y lado espiral involuto y todos los intermedios. El optar por una u otra terminología debe depender de criterios utilitarios; por ejemplo, si las tres características aparecen en tiempos distintos, puede ser adecuado el diferenciarlas (fig. 1, F-J). Lo mismo podría indicarse para otros caracteres, vg. respecto a la

periferia de las cámaras en la secuencia de estados redondeada-aguda-carenada (fig. 1, A-E).

Entonces, si en una muestra encontramos, para simplificar, un conjunto de individuos, presumiblemente pertenecientes a una especie, que exhiben dos estados de un carácter y los intermedios (en función de lo expresado anteriormente, también podríamos indicar que existen tres estados y sus intermedios) el fenómeno puede explicarse, básicamente, de tres maneras sencillas (cabén, por supuesto, explicaciones más complejas):

1	2	3
aA bB cC dD	aA aA aA aA	aA aA aA aA
dD aA bB cC	aB aB aB aB	bB bB bB bB
cC dD aA bB	aC aC aC aC	cC cC cC cC
bB cC dD aA	aD aD aD aD	dD dD dD dD
A, B, C, D	A, B, C, D	A, B, C, D

Figura 2: Posibles explicaciones de la presencia, en una muestra, de individuos con dos estados de un carácter (A y D) e intermedios (B y C). Letras mayúsculas, fenotipos; letras minúsculas, genotipos.

1) una población que vivía en una determinada zona de la columna de agua; el carácter estaría determinado poligénicamente (fig. 2,1).

2) una población que ocupaba una extensión de la columna de agua, desarrollando una variación fenotípica clinal, determinada por un genotipo (para el carácter en cuestión) dotado de una norma de reacción amplia (fig. 2,2).

3) un conjunto de poblaciones contiguas que se reemplazarían verticalmente; la variación fenotípica clinal del carácter se debería a la distinta eficacia biológica, a diferentes profundidades, de los genotipos determinantes del carácter (fig. 2,3).

Tanto en el segundo como en el tercer caso, podríamos decir que en la muestra hay dos (o tres, o más) características y sus intermedios, como consecuencia de la adaptación *simultánea* a dos (o tres, o más) tipos de ambientes y sus intermedios.

Supongamos, entonces, que en muestras sucesivas de una columna estratigráfica, observamos las siguientes situaciones, de más antigua a más moderna (fig. 3).

1) organismos con una determinada característica a_1 ;

2) organismos con la característica a_1 , más otros con características (a_2) intermedias hacia otra configuración a_3 ;

3) organismos con las características a_1 , a_3 y todos los intermedios imaginables entre ambos;

4) organismos con las características a_1 y a_3 , sin intermedios, situación que continúa en muestras sucesivas.

Si tenemos argumentos para sostener que los organismos adultos de características a_1 y a_3 pertenecen a especies diferentes y viven (o vivieron) a profundi-

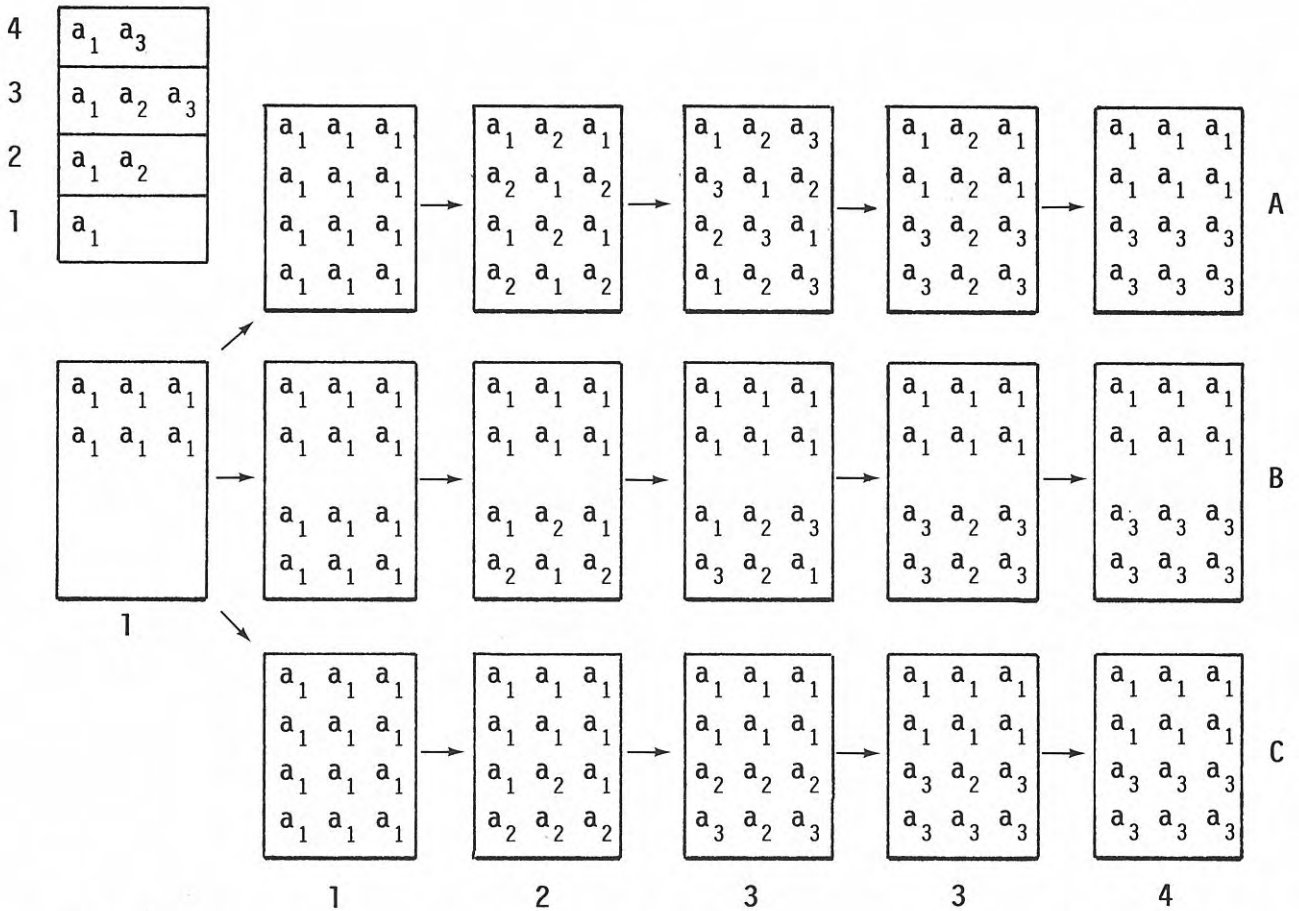


Figura 3. Tres modelos básicos de especiación, aplicables al caso de la aparición de una nueva especie adaptada a distinta profundidad que la especie original. A: especiación simpátrida; B: especiación alopatrida; C: especiación parapátrida.

dades diferentes y si la sucesión de fenómenos está bien documentada, parece lógico pensar que la variabilidad presente en las muestras que contienen a_1 , a_3 y sus intermedios no refleja una situación de ecofenotipia y que el conjunto de muestras registra un fenómeno de especiación, con la aparición de una nueva especie adaptada a profundidades diferentes que la especie original.

¿Cuál sería el (los) modelo(s) de especiación aplicable en estos casos?. Para contestar a esta pregunta sería necesario conocer la profundidad a que vivieron las formas de caracteres intermedios, pero a falta de tales datos se pueden proponer tres hipótesis alternativas básicas:

1) especiación simpátrida, suponiendo que al comenzar el proceso de especiación los organismos de características a_1 , a_3 e intermedios formaban una población (fig. 3A).

2) especiación alopatrida; una parte de los organismos de características a_1 migraría a un nicho profundo —aunque retornaran a la superficie como juveniles— evolucionando hacia unas características más adecuadas a tal medio (fig. 3B).

3) especiación parapátrida, concretamente de tipo clinal, formándose primero un cline continuo y, posteriormente, uno escalonado, para desembocar en dos especies diferentes (fig. 3C).

Las dos primeras hipótesis fueron propuestas por nosotros ⁶ previamente (González Donoso y Linares, 1981) para explicar casos de este tipo, tomando como ejemplo la evolución *Globigerinoides trilobus-Orbulina universa*, repetidas veces citada en la literatura. Y dejamos bien claro que para invocar un fenómeno de especiación con aumento del número de especies, como consecuencia de la adaptación de las formas adultas a distintas profundidades, sería necesaria la desaparición de las formas intermedias (en el caso que citamos, *Globigerinoides sicanus* y *Praeorbulina*). No comprendemos, por tanto, que De Renzi y Márquez utilicen este argumento para descalificar nuestra interpretación (p. 489: “sin embargo, la resultante de tal proceso no debería incluir las formas transientes”).

Por último, antes de pasar a la siguiente cuestión, y ya que hemos aludido a la batimetría de los foraminíferos planctónicos, conviene dedicar unas líneas a una afirmación contenida en la p. 486: “muchos autores afirman que en sus muestras poseen subespecies coexistiendo. Esto se debe a una utilización errónea del concepto de subespecie, el cual implica la localización geográfica disjunta de diferentes morfologías”. Estamos de acuerdo, por supuesto, en que ese es el concepto apropiado, pero discrepamos totalmente en cuanto a que no sea posible la coexistencia de dos subespe-

cies de una especie de foraminíferos planctónicos (o de otros organismos pelágicos) en una muestra.

Pensemos, simplemente, en dos poblaciones de foraminíferos planctónicos, diferenciables por sus características adultas, fruto de la adaptación a vivir —en dicho estado adulto— a distintas profundidades. Si son potencialmente cruzables, aunque no lo hagan por reproducirse en distintas zonas de la columna de agua, evidentemente serán subespecies de la misma especie, aunque la zona que las separa se sitúe en la vertical y no en la horizontal. Es por ello que afirmamos que no es erróneo, conceptualmente, indicar la coexistencia de dos subespecies de foraminíferos planctónicos en una misma muestra.

CONSIDERACIONES SOBRE EL APARTADO «ASPECTOS TAFONÓMICOS Y GEOLÓGICOS»

Ya hemos visto que De Renzi y Márquez parece que sólo admiten la existencia de equilibrios intermitentes. Entonces, para explicar fenómenos descritos e interpretados por los especialistas en foraminíferos planctónicos como ejemplos de cambios filéticos, proponen dos modelos que son hipótesis protectoras «ad hoc» para salvar la supuesta universalidad del equilibrio intermitente.

Hasta aquí, epistemológicamente, no hay nada que objetar, pues las hipótesis «ad hoc» son admisibles si son «contrastables independientemente» (Bunge, 1981, p. 314) y éstas lo son. Pero una lectura del trabajo, incluso superficial, pone de manifiesto la ausencia de requisitos necesarios —y archiconocidos— en cualquier quehacer científico. Bunge, autor frecuentemente citado por De Renzi en sus publicaciones, los ha concretado en forma de reglas metodológicas y etapas de la investigación, algunas de las cuales faltan totalmente: someter las hipótesis a contrastación dura, no laxa (Bunge, 1981, p. 27, regla tercera) investigación de las consecuencias de la solución obtenida (Bunge, 1980, p. 35, etapa 7) y puesta a punto (contrastación) de la solución (Idem, etapa 8).

En efecto, los modelos propuestos por De Renzi y Márquez tienen unas consecuencias que contradicen, en todos los supuestos casos de cambio filético en foraminíferos planctónicos que hemos analizado, hipótesis independientes, razonablemente bien establecidas, respecto a paleotopografía de cuencas y distribución paleobiogeográfica de las especies implicadas... La única manera de defenderlos sería, por tanto, la de optar por seguir los preceptos feyerabendianos al pie de la letra y estar dispuesto a fomentar «la introducción, elaboración y propagación de hipótesis inconsistentes con teorías bien establecidas o con hechos bien establecidos» (Feyerabend, 1974, p. 23)⁷.

Disgresiones aparte, pensamos que, en el caso de un problema «nuevo», es razonable plantear provisio-

nalmente hipótesis alternativas (eso sí, contrastables) si no se dispone de elementos suficientes para someterlas a prueba. Pero, cuando se propone una hipótesis contraria a otra bien establecida y aceptada por la comunidad científica que se ocupa de tal tipo de problemas, hay que ser prudente y, antes de comprometerse en su difusión, someterla a prueba rigurosa.

Analicemos uno de los ejemplos que proponen (p. 490): la sucesión de los morfotipos *Globorotalia peripheroronda*-*G. peripheroacuta*-*G. praefohsi*-*G. fohsi*-*G. lobata*-*G. robusta*, que se presenta, completa, sólo en la región ecuatorial.

Supongamos que tal sucesión se originó por migraciones de los morfotipos de un cline, según el modelo del cambio climático progresivo. En este caso, durante el intervalo de tiempo en que *G. peripheroronda* estuvo presente en la zona ecuatorial (biozonas N.6 a N.10 de Blow, 1969) los demás morfotipos existirían también y ocuparían latitudes más altas, localizándose el aparentemente más reciente, *G. robusta*, en las zonas más alejadas de la ecuatorial (fig. 4). Los datos paleobiogeográficos existentes no sugieren nada que se asemeje a esto (véase la recopilación de Kennett y Srinivasan, 1983): *G. peripheroronda* y *G. peripherocuta* se encontraban desde las aguas tropicales hasta las subtropicales frías⁸, *G. praefohsi* y *G. fohsi* en aguas tropicales y subtropicales cálidas y *G. lobata* y *G. robusta* estaban restringidas a las aguas ecuatoriales (fig. 5).

Otra de las consecuencias del modelo, en este caso concreto, es la de que durante el Mioceno medio debió tener lugar un enfriamiento progresivo y generalizado, lo que llevaría consigo la migración de los morfotipos más recientes, desde las latitudes altas —donde ya hemos visto que no existen— hacia la zona ecuatorial. Esto está en desacuerdo con los datos sobre paleotemperaturas (véase las recopilaciones de Olsson, 1972 y de Hecht, 1976) que indican un ascenso de las mismas durante la parte inferior del Mioceno medio (tendencia que comenzaría a finales del Mioceno inferior) seguido por un descenso en las aguas profundas y en las superficiales de latitudes altas y por una estabilización en las aguas superficiales de latitudes bajas.

Si, de acuerdo con esto, se trata de relacionar la sucesión de los morfotipos del grupo de *G. fohsi* con una elevación generalizada de las temperaturas (la que se registra en la parte inferior del Mioceno medio) la sucesión completa se encontraría en latitudes altas y no en las ecuatoriales; además, la sucesión sería la inversa de la conocida (fig. 4, a la derecha). Para que se observara la sucesión conocida, en el supuesto de temperaturas crecientes, sería necesario que los morfotipos se situaran en el cline al revés de como se supuso anteriormente (fig. 6), lo que parece más adecuado, aunque tampoco resuelve nada, puesto que —entre otros aspectos— la sucesión completa se detectaría en las latitudes altas y no en las bajas.

Si, por el contrario, tratamos de aplicar el modelo de subsidencia de cuencas, las objeciones son igualmente importantes. Por ejemplo, en las secciones en

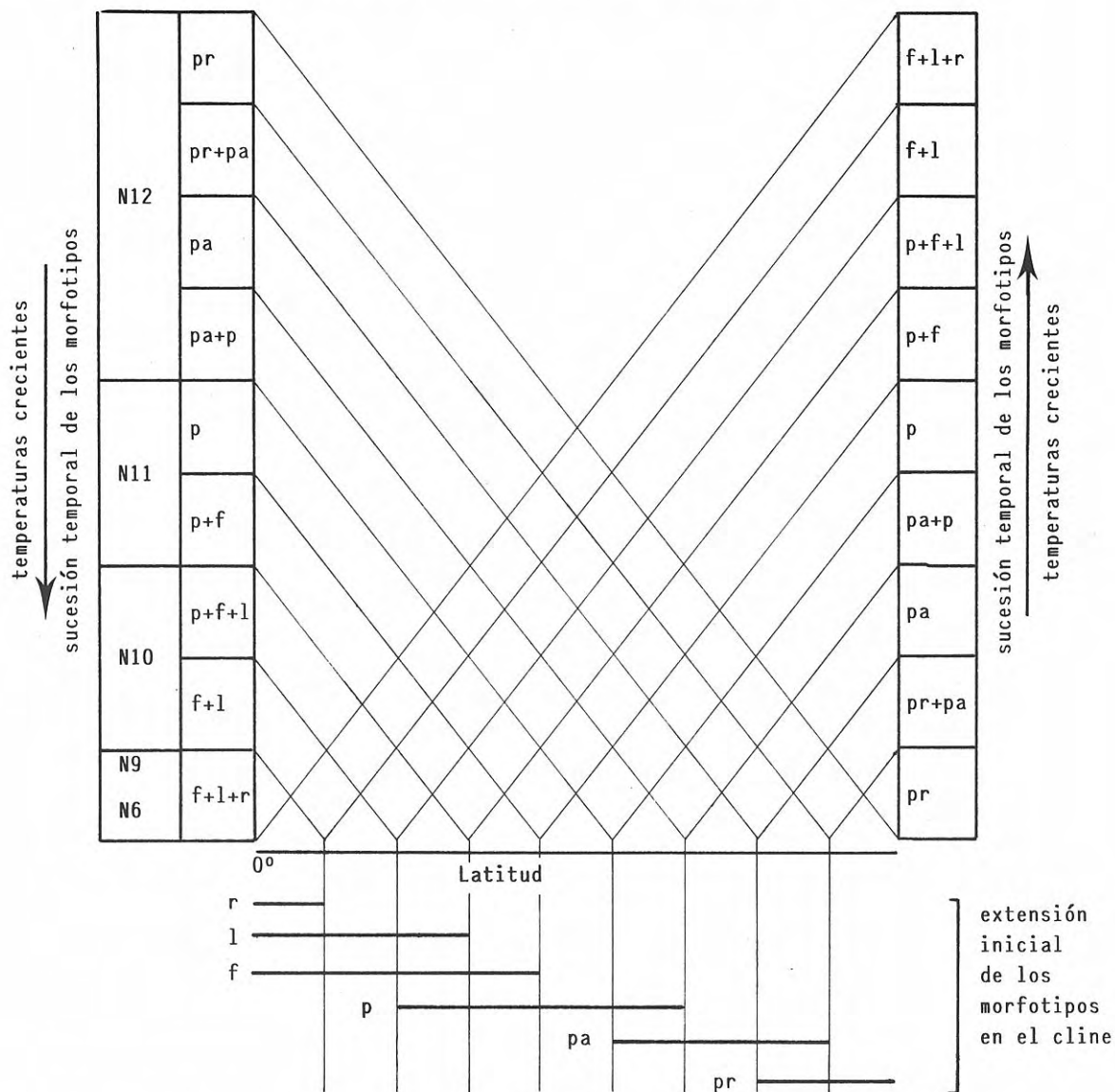


Figura 4. Distribución latitudinal esperable de los morfotipos de la serie *G. peripheroronda*-*G. robusta* en un cline, si la sucesión de la zona tropical se debe a migraciones por descenso global de las temperaturas. Derecha: sucesión esperable en las zonas de latitudes altas, en el caso de un ascenso global de las temperaturas.
pr: *G. peripheroronda*. pa: *G. peripheroacuta*. p: *G. praefohsi*. f: *G. foysi*. l: *G. lobata*. r: *G. robusta*.

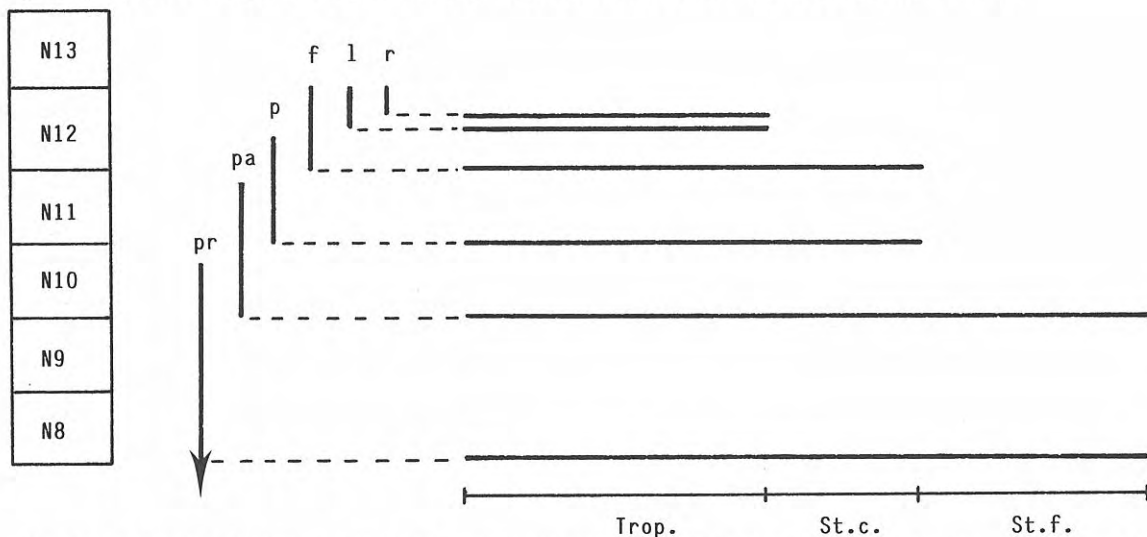


Figura 5. Distribución latitudinal y temporal conocida de los morfotipos de la serie *G. peripheroronda*-*G. robusta*. Trop., aguas tropicales; St.c., aguas subtropicales cálidas; St.f., aguas subtropicales frías.

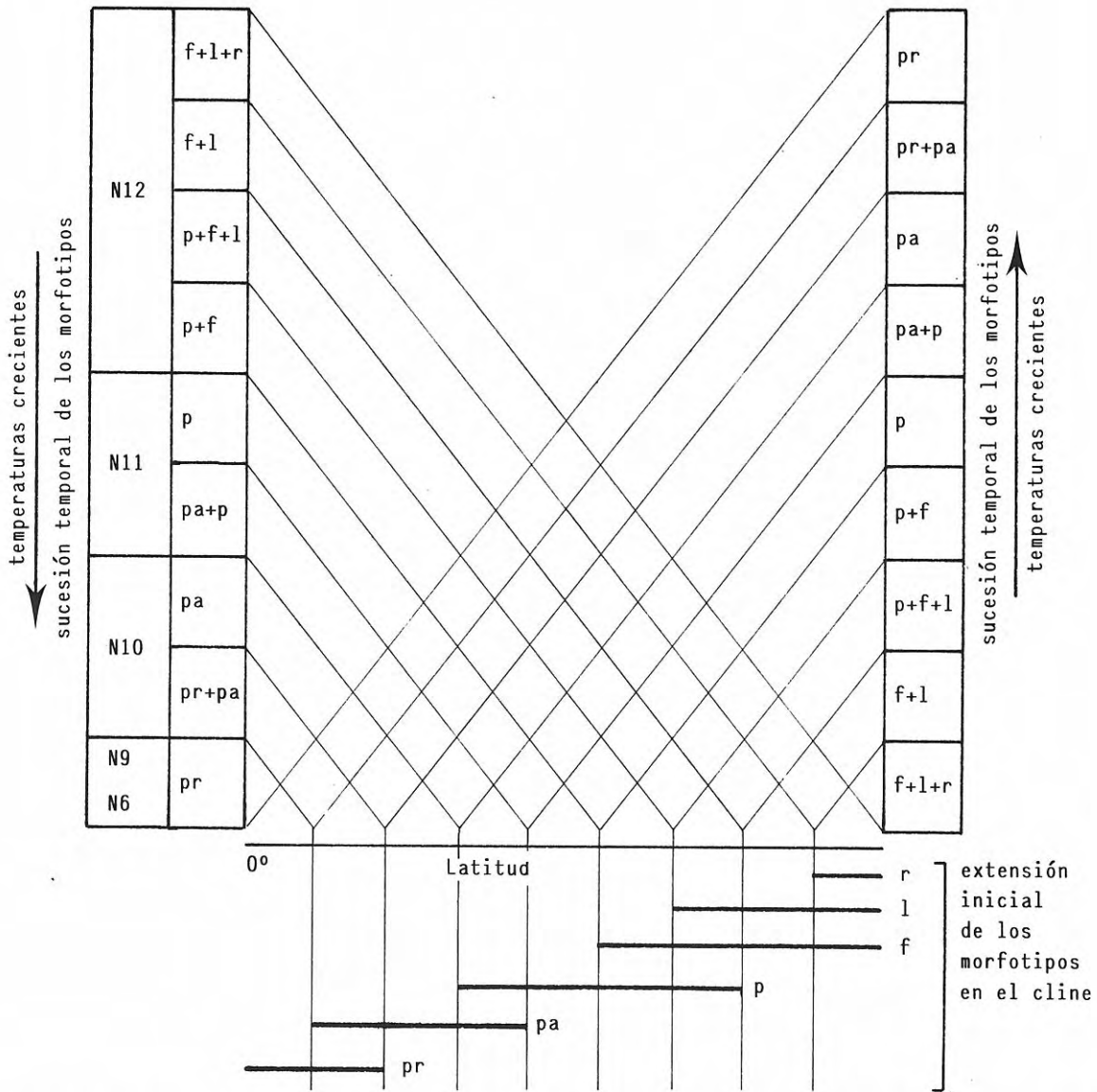


Figura 6. Sucesiones esperables en latitudes bajas y altas, con una distribución clinal inversa a la de la fig. 4, para los casos de descenso y ascenso global de las temperaturas.

que se observa la sucesión *G. peripheroronda*-*G. robusta*, las muestras estratigráficamente más altas deberían contener, además del último (el morfotipo más profundo) el primero (el morfotipo más somero) y todos los intermedios, lo que no concuerda con los datos existentes, que indican la extinción escalonada de los distintos morfotipos —en el mismo orden en que aparecieron— en las distintas secciones que los contienen (fig. 7).

Por otra parte, las secciones que provienen de materiales depositados en zonas con profundidad suficiente para albergar todo el cline, deberían contener todos los morfotipos desde el principio (como se representa a la izquierda de la fig. 3 de De Renzi y Márquez) permaneciendo constante la situación en todas las muestras si la batimetría aumentó (como se refleja en dicha fig. 3) o permaneció sensiblemente estable a lo largo del rango temporal de la especie, u observándose una

extinción paulatina de los morfotipos, empezando por *G. robusta*, en el caso de disminución de la profundidad. Estas consecuencias del modelo no coinciden con lo observable, puesto que ninguna de las muestras procedentes de la zona N.6 (durante la cual aparece *G. peripheroronda*) y del dominio ecuatorial contiene todos los morfotipos y, por el contrario, la sucesión de morfotipos se da por el orden indicado, incluso en series de materiales depositados en medios tales (vg. algunas del Mioceno inferior-medio, cortadas por los sondeos del D.S.D.P.) como para pensar que la columna de agua sería suficientemente profunda, en cualquier momento, para albergar todos los morfotipos, si es que existían.

En fin, la única manera de tratar de justificar la aplicación del modelo de subsidencia en el ejemplo que nos ocupa (y esto haciendo caso omiso de la primera objeción que indicamos al mismo) sería imaginando

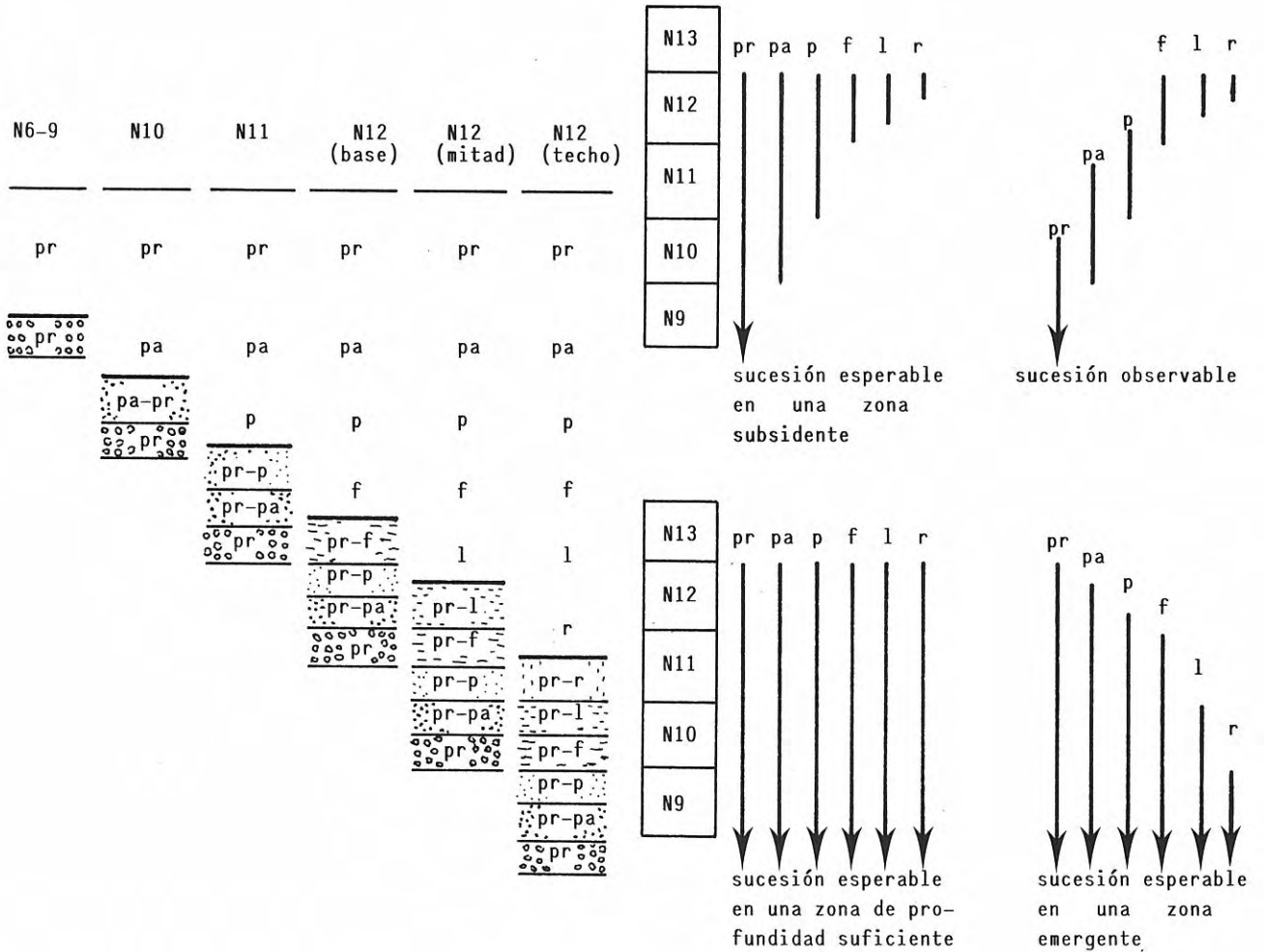


Figura 7. Izquierda: Contenido esperable de los distintos horizontes de una serie depositada en una cuenca subsidente, si la serie *G. periferoronda-G. robusta* corresponde a un cline batimétrico. Derecha: Distintas sucesiones de morfotipos esperables según el modelo de cline batimétrico y sucesión observable en el dominio tropical.

que todo el dominio ecuatorial, durante la zona N.6, sería uniformemente somero —absurdo, por supuesto— y habría ido ganando profundidad uniformemente, permitiendo así la migración de los morfotipos sucesivos, y que los mismos habrían existido, desde la citada zona N.6, en latitudes más altas, aunque algunos no se hayan encontrado ni siquiera en las regiones subtropicales cálidas y las secuencias parciales de apariciones sigan la misma sucesión que en la región ecuatorial.

Ahora bien, con todo lo expuesto no queremos decir que los modelos de De Renzi y Márquez no puedan ser válidos en algunas situaciones; concretamente, en la correlación de series estratigráficas depositadas en medios someros y de batimetría cambiante, puede ocurrir que los biohorizontes no sean superficies isocrónicas, ni siquiera aproximadamente (de hecho, es difícil poder afirmar que un biohorizonte, basado en no importa que tipo de organismo, es estrictamente isocrónico, aunque éste es otro problema). Incluso, quizás, algún caso de supuesto cambio filético —ninguno de los varios que hemos analizado y que no exponemos

para no extendernos excesivamente— podría ser en realidad una expresión de los modelos del cambio climático o de la subsidencia de cuencas. Pero tales casos no invalidarían el modelo del cambio filético, de la misma manera que la no existencia de los mismos tampoco supondría la universalidad del modelo del cambio filético, ni siquiera en los foraminíferos planctónicos.

Como resumen de la discusión efectuada en los últimos apartados y contrariamente a la opinión de De Renzi y Márquez, pensamos que la hipótesis del cambio filético (no la del gradualismo filético) es una buena hipótesis para explicar los gradientes morfológicos desarrollados en el tiempo y que los foraminíferos planctónicos, con su excepcional registro fósil, constituyen un instrumento muy adecuado para abordar los problemas evolutivos en aquellos aspectos que competen a la Paleontología. Pero, no caigamos en triunfalismos, los foraminíferos planctónicos son un grupo de organismos con unas determinadas características y las conclusiones que podamos extraer sobre ellos pueden no ser válidas para grupos de características diferentes.

CONCLUSIÓN

Ciertamente, los foraminíferos planctónicos no son la panacea capaz de remediar todos los males —reales o imaginarios— de la correlación estratigráfica, su sistemática no está del todo resuelta y su uso en la división del tiempo geológico tiene limitaciones. Pero los problemas que plantean al respecto no son mayores ni de distinta índole que los presentados por los grupos de organismos estratigráficamente más útiles y, en cualquier caso, tienen una cualidad que pocos grupos reúnen: abundancia y constancia en todo tipo de materiales marinos no someros, cretácicos y cenozoicos, con tal que no se hayan depositado por debajo del nivel de compensación de carbonatos. Y precisamente estas características de su registro fósil son las que los hacen especialmente útiles en el estudio de los problemas evolutivos.

Manuscrito recibido: 17 de marzo, 1986

Manuscrito aceptado: 3 de mayo, 1986

BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre, E. 1976. Documentación fósil de la evolución humana. In: *La Evolución* (Eds. M. Crusafont, B. Meléndez y E. Aguirre). Biblioteca de Autores Cristianos, Madrid, 649-733.
- Banner, F.T. 1982. A classification and introduction to the Globigerinacea. In: *Aspects of Micropaleontology* (Eds. F.T. Banner y A.R. Lord). George Allen & Unwin, London, 142-239.
- Berger, W.H. 1969. Planktonic foraminifera: basic morphology and ecologic implications. *Journal of Paleontology*, **43**, 1369-1383.
- Blow, W.H. 1969. Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. In: *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils. Geneva, 1967* (Eds. P. Brönnimann y H.H. Renz). E.J. Brill, Leiden, 199-422.
- Bock, W.J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification. In: *Major Patterns in Vertebrate Evolution* (Ed. M. Hecht). NATO Advanced Study Institute, A, **14**, 851-895.
- Bunge, M. 1980. *Epistemología*. Ariel, Barcelona, 268 pp.
- Bunge, M. 1981. *La investigación científica. Su estrategia y su filosofía* (8ª ed.). Ariel, Barcelona, 955 pp.
- Cox, L.R. et al. 1969. Systematic descriptions. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Ed. R.C. Moore) N, 1(of 3), Mollusca 6, Bivalvia. The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas, Boulder, 348-373.
- Checa, A. 1984. *Los Aspidoceratiformes en Europa (Ammonitina, fam. Aspidoceratidae: subfamilias Aspidoceratinae y Physodoceratinae)*. Tesis Doctoral, Universidad de Granada, Granada, 413 pp.
- De Renzi, M. 1982. La forma orgánica: un pretext per establir contacte amb alguns problemes de fons de la biologia. In: *Estudios dedicados a Juan Peset Aleixandre*. Universidad de Valencia, Valencia, 351-388.
- De Renzi, M. y Márquez, L. 1984. Problemas taxonómicos en Micropaleontología: el caso de los foraminíferos planctónicos. *I Congreso Español de Geología*, **1**, 483-496.
- Eldredge, N. y Gould, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: *Models in Paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper & Co., San Francisco, 82-115.
- Ellerman, J.R. y Morrison-Scott, T.C.S. 1966. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. (Second Edition). Trustees British Museum (Natural History), London, 810 pp.
- Feyerabend, P.K. 1974. *Contra el Método*. Ariel, Barcelona, 207 pp.
- Fischer-Piette, E. y Metivier, B. 1971. Révision des Tapetinae (Mollusques bivalves). *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, A, Zool., **71**, 1-106.
- Garrick, J.A.F. 1982. Sharks of the genus *Carcharhinus*. *NOAA Technical Report MMFS Circular*, **445**, 1-194.
- González Donoso, J.M. y Linares, D. 1979. Consideraciones sobre el género y la especie en relación con una microfaua de foraminíferos planctónicos de la zona de *Helvetoglobotruncana helvetica*. *Estudios Geológicos*, **35**, 397-413.
- González Donoso, J.M. y Linares, D. 1981. Cronoespecies, fenómenos de especiación y foraminíferos planctónicos. In: *International Symposium on «Concept and method in Paleontology»*. *Contributed Papers* (Ed. J. Martinell). Departament de Paleontología, Universitat de Barcelona, Barcelona, 37-55.
- Hecht, A.D. 1976. The oxygen isotopic record of foraminifera in deep-sea sediment. In: *Foraminifera* (Eds. R.H. Hedley y C.C. Adams). **2**. Academic Press, London, 1-43.
- Hickman, C.S. 1980. Gastropod radulae and the assesment of form in evolutionary paleontology. *Paleobiology*, **6**, 276-294.
- Jenkins, J.B. 1982. *Genética*. Reverté, Barcelona, 784 pp.
- Kellogg, D.E. 1983. Phenology of morphologic change in radiolarian lineages from deep-sea cores: implications for macroevolution. *Paleobiology*, **9**, 355-362.
- Kennett, J.P. y Srinivasan, M.S. 1983. *Neogene planktonic foraminifera. A phylogenetic atlas*. Hutchinson Ross Publ. Co., Stroudsburg, 263 pp.
- Lazarus, D. 1983. Speciation in pelagic Protista and its study in the planktonic microfossil record: a review. *Paleobiology*, **9**, 327-340.
- Levinton, J.S. y Simon, C.M. 1980. A critique of the punctuated equilibria model and implications for the detection of speciation in the fossil record. *Systematic Zoology*, **29**, 130-142.
- Lipps, J.H. 1981. What, if anything, is micropaleontology?. *Paleobiology*, **7**, 167-199.
- Malmgren, B.A., Berggren, W.A. y Lohmann, G.P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Paleobiology*, **9**, 337-389.
- Malmgren, B.A., y Kennett, J.P. 1981. Phyletic gradualism in a Late Cenozoic planktonic foraminiferal lineage; DSDP Site 284, southwest Pacific. *Paleobiology*, **7**, 230-240.

- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Co., New York, 428 pp.
- Olsson, R.K. Growth changes in the Globorotalia fohsi lineage. *Eclogae Geologiae Helvetiae*, **65**, 165-184.
- Raup, D.M. 1972. Approaches to morphologic analysis. In: *Models in Paleobiology*. (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper & Co., San Francisco, 28-44.
- Robaszynski, F., Caron, M., González Donoso, J.M. y Wonders, A.H. (eds.) and Eur. W.G. Plankt. Foram. 1984. Atlas of late cretaceous globotruncanids. *Revue de Micropaleontologie*, **26**, 145-305.
- Scott, G.H. 1973. Peripheral structures in chambers of Globorotalia scitula praescitula and some descendents. *Revista Española de Micropaleontología*, **5**, 235-246.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, **3**, 393-396.
- Thomas, R.D.K. 1979. Constructional morphology. In: *The Encyclopedia of Paleontology* (Eds. R.W. Fairbridge y D. Jablonski). Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg, 482-487.
- Tintant, H. 1952. Principes de la systématique. In: *Traité de Paléontologie* (Dir. J. Piveteau). **1**. Masson, Paris, 41-64.
- Winchester, A.M. 1977. *Genética. Un estudio de los principios de la herencia*. Compañía Editorial Continental, México, 576 pp.
- Wonders, A.H. 1980. Middle and Late Cretaceous planktonic foraminifera of the Western Mediterranean area. *Utrecht Micropaleontological Bulletins*, **24**, 1-158.

NOTAS

- (1) Ampliables probablemente a unos 37, cuando se conozca mejor la filogenia de las especies ahora incluidas en *Globigerinoides*.
- (2) Pensamos que es más adecuado utilizar el término convención, en este caso, que propiedad.
- (3) Aunque queda fuera de nuestro propósito hacer una revisión de los componentes de la forma en términos morfo-construccionales, queremos poner de manifiesto nuestro desacuerdo con la opinión de De Renzi (1982) respecto a la equivalencia de factores mecánicos y ecofenotípicos; en algunos casos podrán ser la misma cosa, pero en otros no.
- (4) Nos parece innecesario el barbarismo «transiente», dado que en nuestro idioma existe un término adecuado.
- (5) En ambos casos, ni que decirlo tiene, la referencia a un factor de adaptación lleva implícito que el carácter considerado tiene un significado adaptativo; excluyendo lo que es legado histórico y lo que significa imposición construccional, lo que resta no tiene que ser exclusivamente adaptación.
- (6) El modelo de Wonders a que nos referimos en nuestro trabajo de 1981 es una explicación de la sucesión de períodos oligotácicos y politácicos en la historia de los foraminíferos planctónicos cretácicos, mediante sucesos oceanográficos generalizados, pero no se refiere al fenómeno de especiación en sí.
- (7) No significa esto que estemos en total desacuerdo con las ideas feyerabendianas, sobre todo si se las despoja de su parte desaforada y se opta por una versión de las mismas más matizada, menos extremista.
- (8) En nuestra región, la primera es común y la segunda muy rara; los demás morfotipos parecen faltar.