

Capítulo 6

Foraminíferos planctónicos: Globigerinina

Eustoquio Molina

6.1. Introducción

Globigerinina constituye un suborden de foraminíferos calcíticos hialinos perforados muy abundante en el ecosistema del plancton marino desde el Cretácico, si bien aparecieron en el Jurásico. Al morir, sus pequeñas conchas caen a los fondos oceánicos, conservándose relativamente bien y contribuyendo en gran medida a la formación de rocas sedimentarias pelágicas. La morfología de su concha es muy diagnóstica y, junto a su excelente registro, ha permitido realizar estudios bioestratigráficos muy precisos. Además, en las últimas décadas se ha puesto de manifiesto su gran interés en estudios paleoecológicos y evolutivos.

Las primeras descripciones significativas fueron realizadas entre 1826 y 1839 por d'Orbigny, quien los encontró en las arenas de playa y sedimentos marinos de las Islas Canarias, Cuba y América del Sur, pero no descubrió su tipo de vida pelágico. Asimismo, otros naturalistas del siglo XIX, tales como Ehrenberg, Carpenter, Parker y Jones, estudiaron los foraminíferos de sedimentos del Atlántico y asumieron erróneamente que vivían en los fondos oceánicos. Pero en 1867 Owen descubrió su modo de vida planctónico, lo cual fue ignorado hasta que la expedición *Challenger* (1872-1876) pudo confirmar su descubrimiento. En 1884 Brady, en su informe sobre los foraminíferos dragados en dicha expedición, dio detallada información de la amplia distribución y abundancia de una veintena de especies, aunque pensaba que alguna podía vivir en el fondo. A finales del siglo XIX, Murray analizó más en detalle su distribución latitudinal y muchos rasgos básicos de su biología y ecología.

Desde entonces muchos investigadores han precisado la distribución latitudinal y batimétrica de las especies actuales y de la mayor parte de las fósiles, lo cual ha sido de gran utilidad para las reconstrucciones

paleoambientales y paleoceanográficas. Pero es sobre todo su gran aplicación a la solución de problemas bioestratigráficos, lo que les ha convertido en el grupo más utilizado e importante de la Micropaleontología. La aplicación más conocida ha sido en la prospección petrolífera; ejemplos de esta utilidad son las relevantes publicaciones subvencionadas por las empresas petroleras Royal Dutch/Shell (Postuma, 1971), Exxon (Stainforth *et al.*, 1975) y British Petroleum (Blow, 1979). Sin embargo, actualmente la mayor parte de la investigación se realiza en universidades y se aplica a la solución de problemas geológicos y biológicos muy diversos.

6.2. Biología

Las características del citoplasma y los procesos vitales son similares a los del resto de los foraminíferos, en especial a los del Suborden Rotaliina, de los que se diferencian principalmente por el modo de vida planctónico. Entre los trabajos de síntesis más rigurosos y detallados sobre la biología de los foraminíferos planctónicos se encuentran los realizados por Bé (1982) y Hemleben *et al.* (1989).

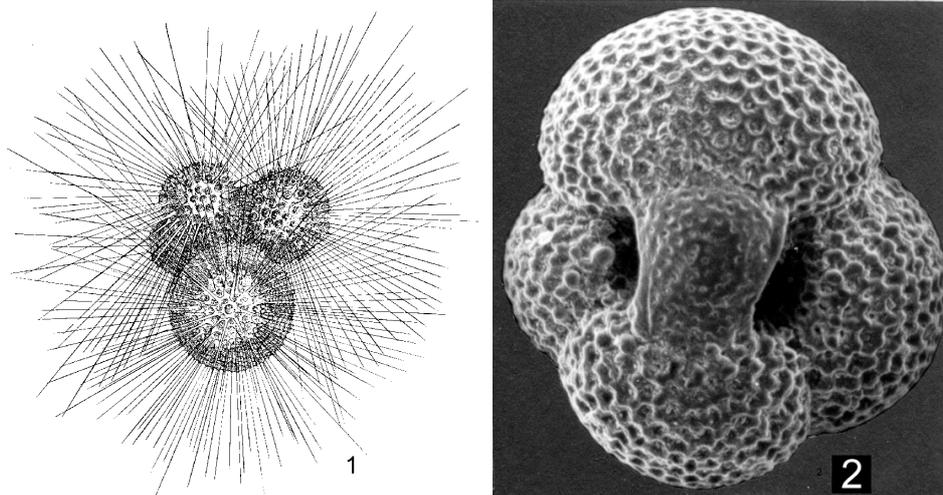


FIGURA 6.1. 1: *Globigerina bulloides* según fue dibujada por Brady en 1884 en el informe de la expedición *Challenger*. 2: *Catapsydrax dissimilis* del Mioceno Inferior de Martín de la Jara (Sevilla), con perforaciones troncocónicas, superficie reticulada y bulla terminal. Foto tomada de la tesis doctoral de Molina (1979).

6.2.1. Alimentación y reproducción

Rhumbler, a principios del siglo XX, fue el primero que investigó la biología de los foraminíferos planctónicos. Describió e ilustró el citoplasma y sus constituyentes, incluyendo la forma del núcleo y la distribución y contenido de las vacuolas alimenticias. Además, puso de manifiesto que las especies espinosas (fig. 6.1) muestran una dieta preferentemente carnívora a base de copépodos, mientras que las especies no espinosas consumen diatomeas y pequeños radiolarios. Por otro lado, descubrió que la concha de la especie espinosa *Globigerinoides sacculifer* presenta una organización globorotaloide en sus primeros estadios ontogenéticos. Fue también el primero en observar la gametogénesis en la especie *Orbulina universa*.

En los foraminíferos planctónicos actuales se ha observado la existencia de simbioses en la mayor parte de las formas espinosas (*Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Orbulina universa*, *Turborotalita humilis*, *Globigerinella siphonifera*). Por el contrario, no suelen tener simbioses las especies no espinosas (*Neogloboquadrina pachiderma*, *Globigerina bulloides*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Globorotalia hirsuta*) y *Hastigerina pelagica*, excepto algunos que los pueden tener opcionalmente (*Globigerinita glutinata*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Globorotalia inflata*, *Globorotalia menardii*). Los simbioses realizan la fotosíntesis suministrando oxígeno al foraminífero, pero también pueden servir de alimento, pues a veces son digeridos por el propio foraminífero. Los simbioses más comunes en Globigerinina suelen ser dinoflagelados y crisofitas, pero no se han observado diatomeas como las que tienen los foraminíferos bentónicos. Los foraminíferos planctónicos son por tanto omnívoros que consumen protistas autótrofos y heterótrofos, pequeños metazoos y detritos orgánicos.

Los foraminíferos planctónicos se reproducen liberando células flageladas similares a gametos. Su gran número (300.000-400.000) y su pequeño tamaño (3-5 μm) hacen suponer que son realmente gametos. Para la reproducción, el foraminífero baja a mayor profundidad, se pierden las espinas por disolución y se recalcifica la superficie. Después, los fragmentos de las espinas se expulsan y se contrae el citoplasma que rodea la concha. Los simbioses, en caso de tenerlos, son consumidos o expulsados. A continuación, el citoplasma se vuelve granular y lechoso, concentrándose en la abertura de la concha y aumentando en forma de burbuja. Finalmente, acaba explotando y liberando los gametos, que se alejan nadando mientras que la concha vacía cae al fondo.

En los foraminíferos planctónicos actuales no se conoce que exista una alternancia morfológica de generaciones. Lo más probable es que sólo presenten

reproducción sexual. El ciclo reproductivo en las especies espinosas que viven en la zona fótica (*H. pelagica*, *G. sacculifer*, *G. siphonifera* y *G. ruber*) es lunar o semilunar y bajan para reproducirse en los mismos días (fig. 6.2). De esta forma se sincroniza la liberación de gametos para aumentar las posibilidades de unión de gametos de padres diferentes para formar un cigoto. Las especies no espinosas que viven en aguas más profundas (*G. truncatulinoides* y *G. hirsuta*) parecen tener un ciclo anual o semianual y pueden vivir a distintas profundidades según la latitud; al contrario de las de ciclo corto, para reproducirse suben a la superficie en primavera, que es cuando la temperatura y la disponibilidad de comida es más apropiada para la supervivencia de los descendientes.

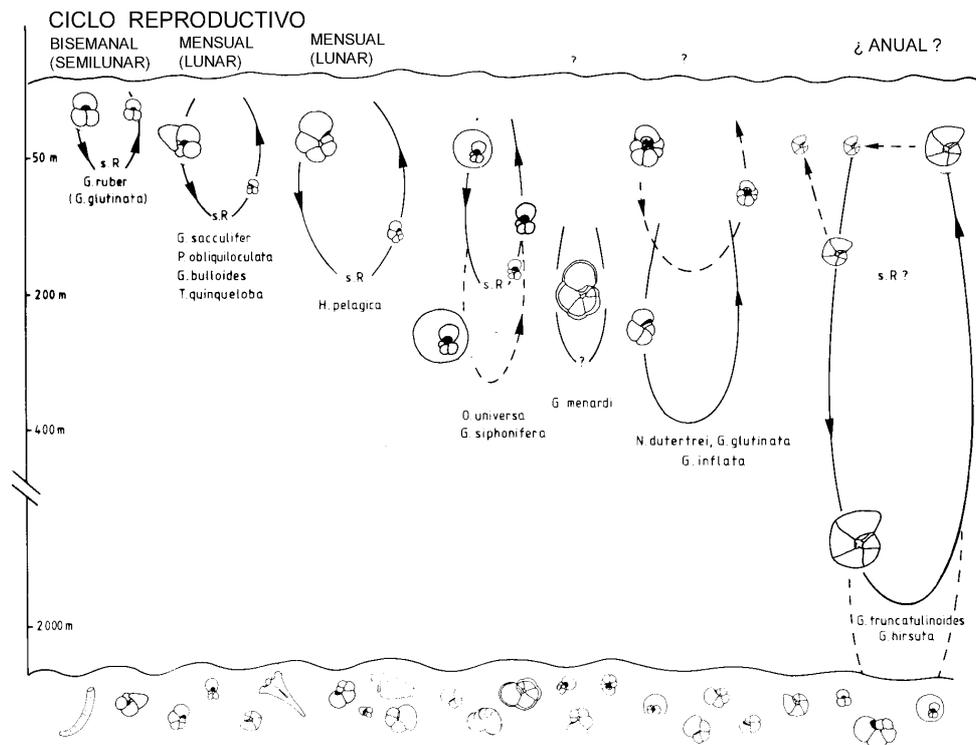


FIGURA 6.2. Ciclo reproductivo de algunas especies actuales de latitudes tropicales y subtropicales. Esquema modificado de Hemleben *et al.* (1989).

En los foraminíferos planctónicos más primitivos del Jurásico parece darse un modo de vida meroplánctónico (bentónico en los estadios iniciales y planctónico en los finales). Boudagher-Fadel *et al.* (1997) han descubierto que

las primeras especies de *Conoglobigerina* del Bajociense muestran un primer estadio discórbido (bentónico) y un estadio final con cámaras globosas. Este modo de vida meroplanctónico produjo dimorfismo sexual, el cual no se ha observado en las formas actuales holoplanctónicas.

6.2.2. Ontogenia

En la ontogenia de la concha de los foraminíferos planctónicos espinosos actuales se pueden diferenciar hasta cinco estadios (Hemleben *et al.*, 1989), que comportan unos cambios morfológicos graduales muy patentes. Estos cinco estadios son: prolocular, juvenil, neánico, adulto y terminal. Un buen ejemplo lo constituye la ontogenia de la especie actual *Globigerinoides sacculifer*. Esta especie presenta un estadio prolocular muy corto que finaliza con la formación de la deuteroconcha y que sólo ha podido observarse en el centro espiral de la concha. El estadio juvenil puede llegar hasta una media de once cámaras, presentando abertura extraumbilical y ombligo amplio. El estadio neánico supone la adición de cuatro cámaras que crecen rápidamente de tamaño, haciéndose más globosas y perforadas. El estadio adulto presenta dos o tres cámaras más, aberturas secundarias, abertura principal umbilical, pared reticulada y numerosas espinas. Finalmente, el estadio terminal presenta una última cámara en forma de saco, se pierden las espinas y se produce calcificación durante la gametogénesis (fig. 6.3).

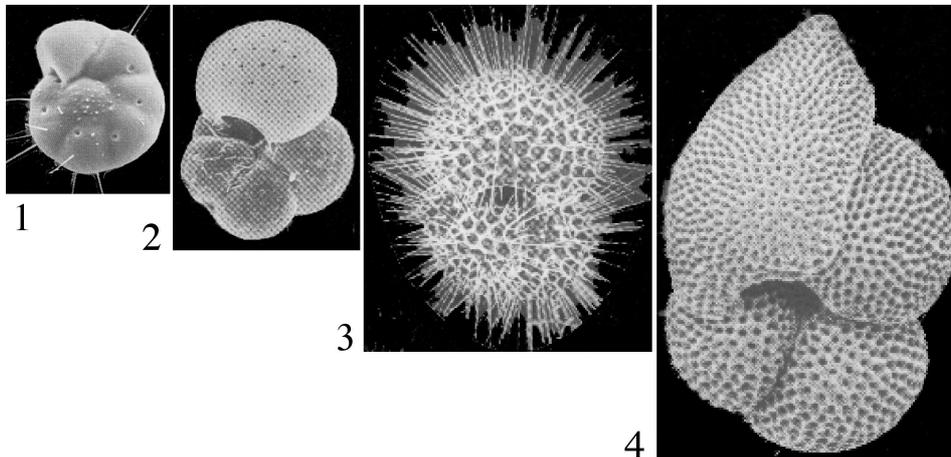


FIGURA 6.3. Estadios ontogenéticos de la especie actual *Globigerinoides sacculifer*, 1: juvenil, 2: neánico, 3: adulto y 4: terminal. Modificado de Hemleben *et al.* (1989).

El conocimiento de los diferentes estadios ontogenéticos y de los procesos de autólisis y encostramiento que experimentan los foraminíferos planctónicos, desde su nacimiento hasta su muerte, es importante porque puede solucionar problemas de tipo taxonómico, ocasionados por una duplicidad de nombres para la misma especie (Molina, 1990). Los cambios ontogenéticos suelen reproducir morfologías que generalmente se asemejan a las de distintas especies o géneros y pueden ser determinados erróneamente como pertenecientes a otras especies. Así, por ejemplo, en la ontogenia de *Orbulina universa* se pueden reconocer cuatro o cinco «estadios genéricos»: *Turborotalia* en el juvenil, *Globigerina* en el neánico, *Globigerinoides* en el adulto, *Orbulina* en el terminal y a veces «*Biorbulina*» como ecofenotipo terminal. Otro ejemplo lo constituye la especie *Catapsydrax dissimilis* (fig. 6.1) del Mioceno Inferior, la cual presenta bulla terminal como carácter más diagnóstico; sin embargo, ciertos ejemplares que no llegaron a desarrollar bulla han sido con frecuencia determinados erróneamente como especies del género *Globigerina*.

La autólisis se ha observado en la especie viviente *Hastigerina pelagica*, la cual sufre una serie de cambios durante la gametogénesis tales como la disolución inducida por reabsorción de parte de la concha (septos, región apertural y espinas) y la producción de hoyos en la superficie externa de la concha (fig. 3.1). La autólisis también se puede constatar en el registro fósil tanto en *Hastigerina* como en *Orbulina*. En este sentido, un buen ejemplo lo constituye la especie *Orbulina universa*; basta con romper la última cámara, que envuelve a todo los estadios anteriores, para observar que en los estadios terminales los estadios ontogenéticos anteriores se han disuelto, ya que esta última cámara está vacía. Esto, unido a la mala conservación, ha llevado a veces a confundirlos con radiolarios.

En algunas especies como *G. sacculifer*, los huecos dejados por el desprendimiento de las espinas suelen estar cubiertos por calcificación durante los últimos momentos de la gametogénesis y, en general, durante la maduración de la concha se produce un aumento del grosor de la parte externa. A veces este aumento es muy patente, como por ejemplo en *Sphaeroidinella dehiscens*, en la que se forma una costra calcítica externa muy gruesa y de superficie rugosa. Eventualmente sobre esta costra se segrega otra amorfa. El desarrollo de la costra calcítica está ligado a la mayor densidad del agua ocasionada por las bajas temperaturas. Se suele producir, por tanto, cuando especies superficiales descienden hacia aguas más profundas y frías para reproducirse. En experimentos en acuario con *G. hirsuta*, *G. truncatulinoides* y *N. dutertrei*, se ha observado que al ser sometidas a bajas temperaturas desarrollan costras calcíticas idénticas a las de los fósiles.

6.2.3. Estructura y organización de la concha

La concha de los foraminíferos planctónicos tiene un tamaño intermedio dentro de los microfósiles, variando generalmente entre 50 μm y 600 μm aunque, considerando las espinas, su tamaño real puede duplicarse o triplicarse. La pared está compuesta por láminas de calcita hialina, pero en las formas primitivas del Jurásico parece ser de aragonito. La formación de las cámaras se produce por la secreción de calcita en una membrana orgánica, formándose una pared bilamelar. Cada vez que se produce una nueva cámara se acumula una capa de calcita en el exterior, dando lugar finalmente a una pared multilamelar en las cámaras de las vueltas iniciales. Las pústulas también muestran las sucesivas capas de calcita, mientras que las espinas no tienen capas. Capas adicionales pueden llegar a formar costras cuando desciende la temperatura. Encostramientos o engrosamientos se han desarrollado en el Paleógeno, como es el caso de la múrica, y en el Cretácico, disponiéndose en forma de costillas o de retículo, pero su origen y significado no es aún bien conocido. La reabsorción de calcita y materia orgánica por autólisis puede ocurrir no sólo durante la gametogénesis, sino también bajo condiciones desfavorables.

La pared de la concha tiene perforaciones murales, que en las especies del Cenozoico son troncocónicas, abiertas hacia el exterior y suelen estar rodeados por crestas donde se sitúan las espinas. *Hastigerina* tiene espinas muy grandes y trirradiales, pero son distintas de las que se insertan en las crestas entre las perforaciones murales en las demás especies. Cuando presentan costra calcítica, las perforaciones se reducen hacia el exterior. En las especies del Cretácico y muchas del Cenozoico las perforaciones son más pequeñas y la superficie de la concha suele ser más lisa. Las carenas, las tubuloespinas y las costillas suelen ser imperforadas. Algunos géneros, tales como *Praeorbulina*, *Orbulina* y *Globigerinatella*, además de las perforaciones presentan poros de mayor tamaño, que son el resultado evolutivo de la transformación de una abertura principal simple a una múltiple.

La disposición más frecuente de las cámaras es la trocoespiralada, pero además hay bastantes especies que son planiespiraladas y algunas tienden a ser estreptoespiraladas. Se pueden combinar los distintos tipos de enrollamiento dando formas mixtas, siendo el trocoespiralado el estadio básico. Además, hay otras que son seriadas, sobre todo en el Cretácico Superior. Dentro de este grupo predominan las biseriadas, si bien también hay triseriadas y mixtas, pudiendo disponerse las cámaras según un plano o proliferar en todas las direcciones. Por tanto, todos los foraminíferos planctónicos son multiloculares. Las cámaras suelen ser globosas, pero en las formas carenadas están comprimidas, pudiendo presentar una o dos carenas.

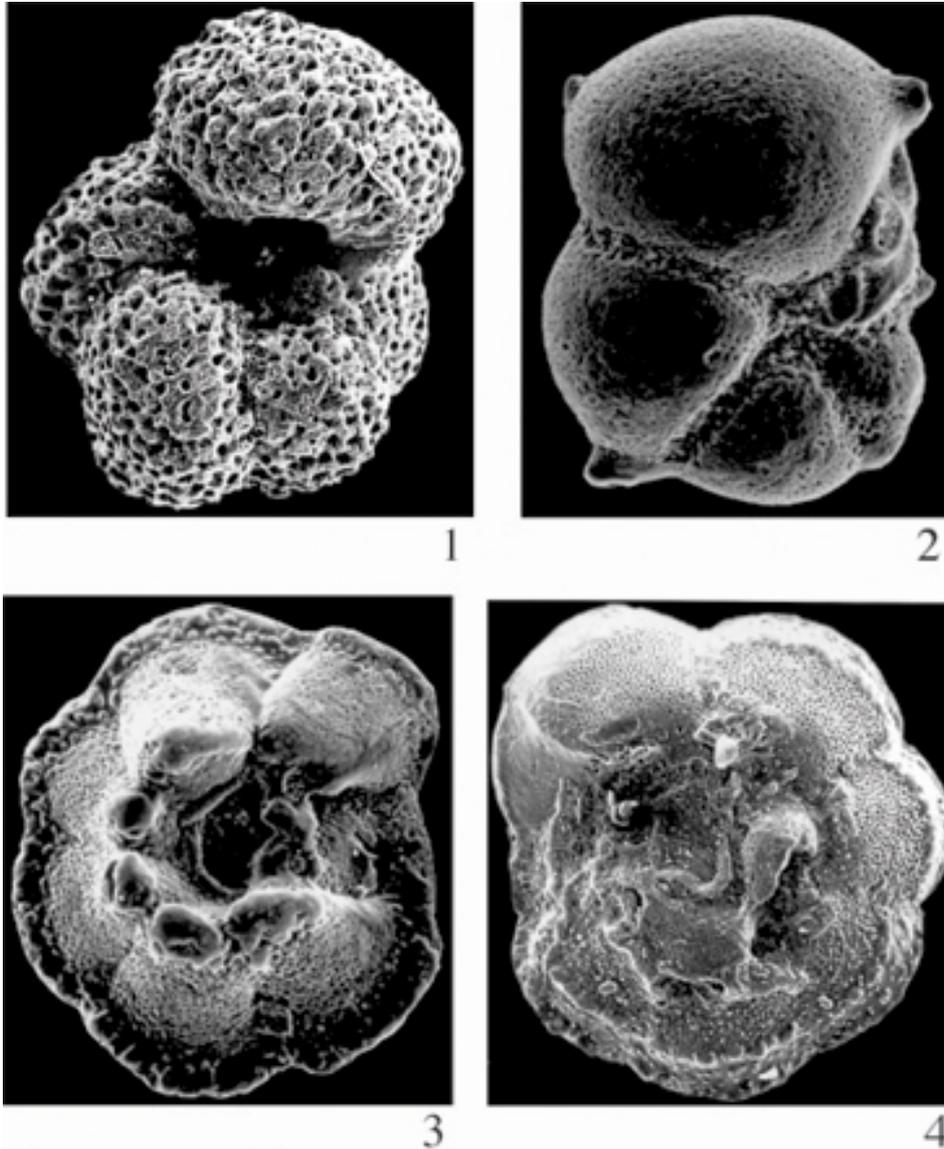


FIGURA 6.4. Ejemplos de foraminíferos planctónicos para mostrar distintos caracteres de la concha. 1: *Muricoglobigerina soldadoensis* del Eoceno Inferior de Caravaca, con superficie muricada y abertura intraumbilical, 2: *Cribohantkenina inflata* del Eoceno Superior de Torre Cardela, con pequeñas tubuloespinas radiales y abertura múltiple areal, 3: *Morozovella velascoensis* del Paleoceno Superior de Caravaca, con muricocarena y contorno umbilical muricado, 4: *Globotruncana arca* del Maastrichtiense de Aïn Settara, con tejilla y dos carenas cordadas. Fotos tomadas de las tesis doctorales de Canudo (1990), Gonzalvo (1994), Arenillas (1996) y Arz (1996).

La abertura principal suele ser interiomarginal y está presente, al menos, en los primeros estadios ontogenéticos. En el adulto puede estar modificada en múltiples pequeñas aberturas areales o suturales; la abertura primaria no tiene estructuras internas, pero externamente puede tener labios, dientes y pórticos, o estar tapada por estructuras tipo tejilla (fig. 6.4) en el Cretácico y bulla (fig. 6.1) en el Cenozoico.

6.3. Sistemática

Actualmente viven medio centenar de especies de foraminíferos planctónicos distribuidas por todos los océanos. Sin embargo, sus características biológicas han sido poco utilizadas en sistemática, ya que el número de especies fósiles es muy superior y la mayor parte de los estudios han sido realizados por los micropaleontólogos. Las descripciones de las especies y la sistemática se han basado, por tanto, en los caracteres y morfología de la concha.

Las clasificaciones supraespecíficas tienen un alto grado de subjetividad, pues aún teniendo en cuenta la filogenia no dejan de ser meras hipótesis. Las de Haynes (1981) y Banner (1982) son interesantes, pero la más seguida en el momento actual es la de Loeblich y Tappan (1987). Ésta agrupa a los foraminíferos planctónicos en el Suborden Globigerinina, que se caracterizan principalmente por tener pared calcítica, hialina, radial, perforada, bilamelar y, especialmente, por su modo de vida planctónico. Loeblich y Tappan (1987) consideran 7 superfamilias:

6.3.1. Superfamilia Heterohelicoidea

Concha biseriada o triseriada, al menos en el estadio inicial, que puede reducirse a uniseriada o más frecuentemente presentar una proliferación de cámaras en un plano o en todas direcciones. La abertura es arqueada y suele situarse en la sutura entre la última y la penúltima cámara. Se encuentran desde el Aptiense a la actualidad. Los géneros más interesantes son:

- *Guembelitria* (Albiense-Daniense): concha triseriada, subcónica, cámaras globulosas y pared con finas perforaciones en túmulos cónicos.
- *Woodringina* (Daniense): concha biseriada con estadio juvenil triseriado, cámaras globulosas, pared lisa y finamente perforada.
- *Heterohelix* (Albiense-Daniense basal): concha biseriada que puede ser espiralada en el estadio juvenil y pared finamente perforada generalmente con estrías longitudinales.
- *Planoglobulina* (Maastrichtiense): concha con proliferación de cámaras en un plano y estadio juvenil biseriado y estrías longitudinales.

- *Pseudotextularia* (Coniaciense-Maastrichtiense): concha biseriada, cámaras comprimidas y estrías longitudinales.
- *Racemiguembelina* (Maastrichtiense superior): concha con proliferación de cámaras en racimo y estadio juvenil biseriado y estrías longitudinales.
- *Gublerina* (Maastrichtiense): concha biseriada, cámaras que divergen dejando un área central sin cámaras y ornamentación vermicular.
- *Pseudoguembelina* (Turoniense-Maastrichtiense): concha biseriada y aberturas secundarias suturales cubiertas por solapas.
- *Chiloguembelina* (Daniense-Oligoceno): concha biseriada con ligera torsión helicoidal, pared finamente perforada y a veces con superficie granulosa.

6.3.2 Superfamilia Planomalinoidea

Concha planiespiralada que puede llegar a ser trocoespiralada, abertura ecuatorial e interiomarginal con labio, aberturas suplementarias relictas. Se encuentran desde el Barremiense al Maastrichtiense. Los géneros más interesantes son:

- *Globigerinelloides* (Aptiense-Maastrichtiense): concha planiespiralada, cámaras globosas y aberturas suplementarias relictas.
- *Eohastigerinella* (Coniaciense-Santonense): concha planiespiralada involuta y cámaras que llegan a ser alargadas.
- *Planomalina* (Albiense-Cenomaniense): concha planiespiralada, suturas en relieve, carena y aberturas relictas.
- *Schackoia* (Albiense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada a casi planiespiralada, cámaras que llegan a ser alargadas y con tubuloespinas.

6.3.3. Superfamilia Rotaliporoidea

Concha trocoespiralada, abertura umbilical-extraumbilical bordeada por un labio, taxones más evolucionados con aberturas secundarias suturales en el ombligo. Se encuentran desde el Hauteriviense al Maastrichtiense. Los géneros más interesantes son:

- *Hedbergella* (Hauteriviense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada baja, cámaras globosas y pared finamente perforada.

FIGURA 6.5. Géneros de Heterohelicoidea y Planomalinoidea; 1: *Guembelitra*, 2: *Woodringina*, 3: *Heterohelix*, 4: *Planoglobulina*, 5: *Pseudotextularia*, 6: *Racemiguembelina*, 7: *Gublerina*, 8: *Pseudoguembelina*, 9: *Chiloguembelina*, 10: *Globigerinelloides*, 11: *Eohastigerinella*, 12: *Planomalina*, 13: *Schackoia*. Escala=0,1 mm.

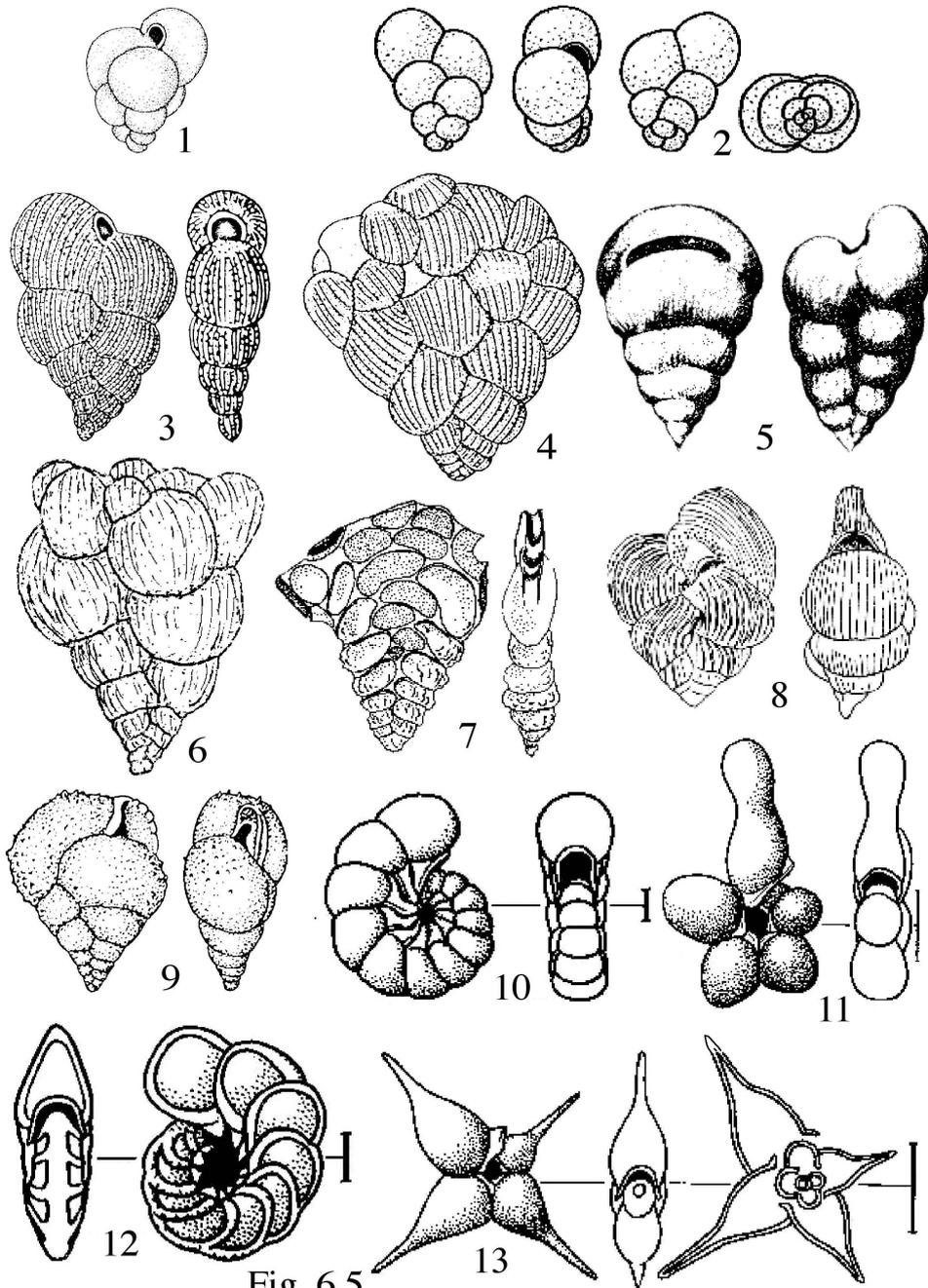


Fig. 6.5

- *Whiteinella* (Cenomaniense-Turoniense): concha trocoespiralada baja, superficie pustulosa y abertura con labio muy desarrollado que se extiende al ombligo.
- *Praeglobotruncana* (Albiense-Turoniense): concha trocoespiralada y periferia subangular con banda carenal imperforada.
- *Conoglobigerina* (Bajociense-Valanginiense): concha trocoespiralada alta, cámaras globosas y pared finamente perforada.
- *Globuligerina* (Batoniense-Kimmeridgiense): concha trocoespiralada, cámaras globosas y abertura arqueada.
- *Favusella* (Barremiense-Cenomaniense): concha trocoespiralada, cámaras globosas y superficie con reticulado en cuyo interior hay varias perforaciones.
- *Ticinella* (Albiense-Cenomaniense): concha trocoespiralada baja, cámaras globosas, pared finamente perforada y aberturas relictas umbilicales.
- *Rotalipora* (Albiense-Cenomaniense): concha trocoespiralada, suturas en relieve, carena y aberturas accesorias suturales en lado ventral.

6.3.4. Superfamilia Globotruncanioidea

Concha trocoespiralada, cámaras globulosas a angulares que pueden tener una banda periférica imperforada con dos carenas, abertura primaria de umbilical a umbilical-extraumbilical, tejilla. Se encuentran desde el Turoniense al Maastrichtiense. Los géneros más interesantes son:

- *Gansserina* (Maastrichtiense): concha trocoespiralada, lado dorsal plano, cámaras globosas a romboidales y ombligo amplio con pórticos.
- *Contusotruncana* (Coniaciense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada muy alta, tamaño y ombligo grande con pórticos.
- *Globotruncana* (Coniaciense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada, ombligo amplio con tejilla y dos carenas.
- *Marginotruncana* (Turoniense-Campaniense): concha trocoespiralada, dos carenas, ombligo con pórticos y abertura umbilical-extraumbilical.
- *Globotruncanita* (Santoniense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada, biconvexa, suturas en relieve, una carena y pórticos espirales.
- *Abathomphalus* (Maastrichtiense): concha trocoespiralada baja, ombligo pequeño, pústulas ventrales y dos carenas muy separadas.
- *Globotruncanella* (Maastrichtiense): concha trocoespiralada baja, cámaras comprimidas, periferia angulosa con banda imperforada y pústulas.
- *Rugoglobigerina* (Santoniense-Maastrichtiense): concha trocoespiralada, cámaras globosas y superficie con pústulas alineadas en costillas.

FIGURA 6.6. Géneros de Rotaliporoidea y Globotruncanioidea; 1: *Hedbergella*, 2: *Whiteinella*, 3: *Praeglobotruncana*, 4: *Conoglobigerina*, 5: *Globuligerina*, 6: *Favusella*, 7: *Ticinella*, 8: *Rotalipora*, 9: *Gansserina*, 10: *Contusotruncana*, 11: *Globotruncana*, 12: *Marginotruncana*, 13: *Globotruncanita*, 14: *Abathomphalus*, 15: *Globotruncanella*, 16: *Rugoglobigerina*. Escala=0,1 mm. Dibujos tomados de Banner (1982).

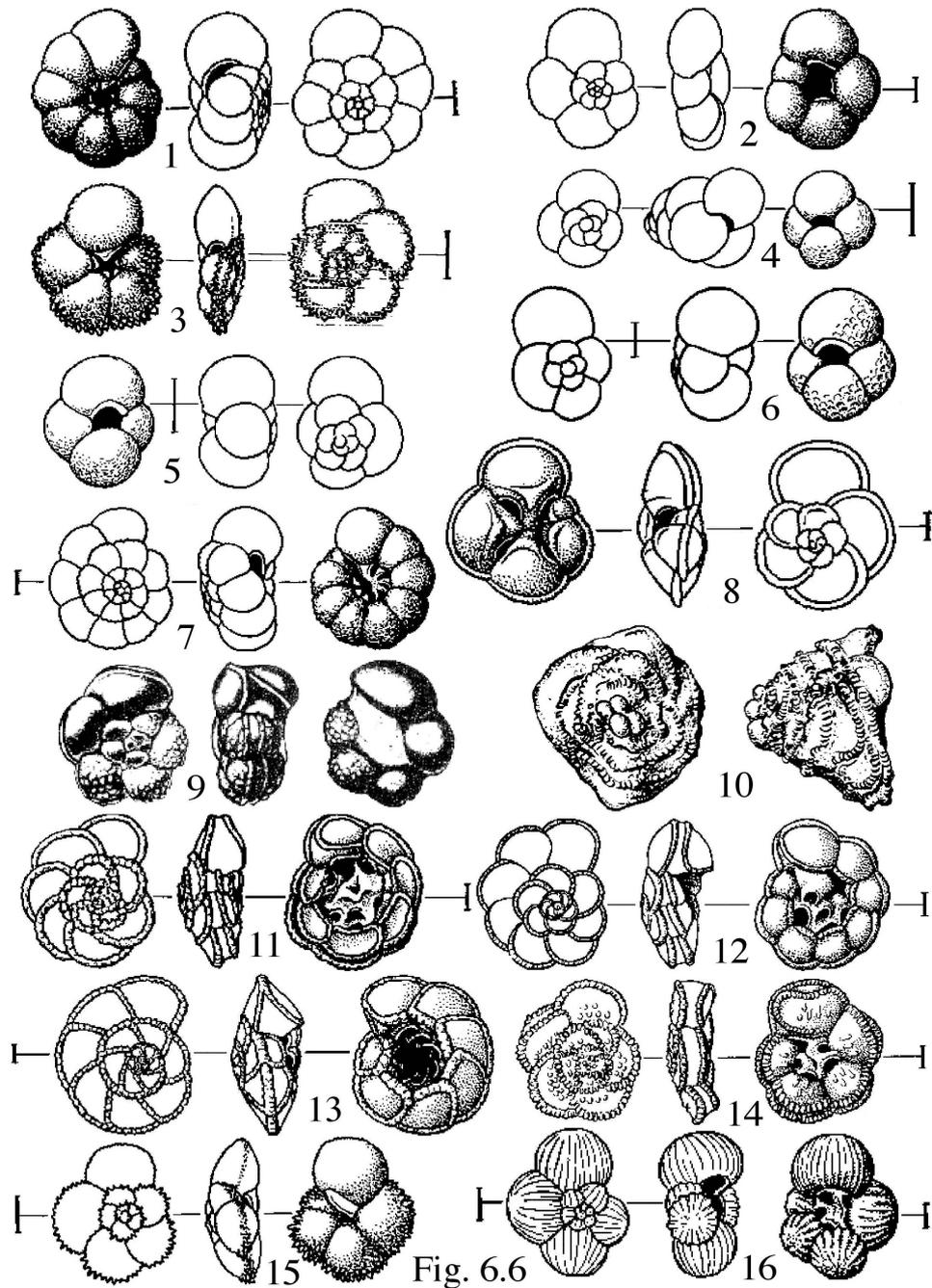


Fig. 6.6

6.3.5. Superfamilia Globorotalioidea

Concha trocoespiralada con periferia redondeada o carenada, superficie lisa no espinosa, pero puede ser pustulosa o reticulada; pueden tener aberturas suplementarias suturales y bulla con aberturas infralaminares. Se encuentran desde el Paleoceno a la actualidad. Los géneros más interesantes son:

- *Globorotalia* (Mioceno Inferior-Holoceno): concha trocoespiralada baja, carena y pared finamente perforada.
- *Clavatorella* (Aquitaniense-Holoceno): concha trocoespiralada baja, fuertemente perforada, cámaras globosas y alargadas en la última vuelta.
- *Planorotalites* (Paleoceno-Eoceno): concha trocoespiralada baja, pared finamente perforada y carena en las últimas cámaras.
- *Neogloboquadrina* (Oligoceno Superior-Holoceno): concha trocoespiralada baja, cámaras globosas y diente subtriangular que puede faltar en adulto.
- *Acarinina* (Paleoceno Superior-Eoceno Medio): concha trocoespiralada baja, superficie muricada y abertura umbilical-extraumbilical.
- *Turborotalia* (Eoceno Medio y Superior): concha trocoespiralada, pared finamente perforada y periferia redondeada o angulosa.
- *Truncorotaloides* (Eoceno Medio): concha trocoespiralada, lado espiral plano o cóncavo, últimas cámaras angulosas y superficie muricada.
- *Morozovella* (Paleoceno Medio-Eoceno Medio): concha trocoespiralada, superficie muricada y periferia angulosa o muricocarenada.
- *Muricoglobigerina* (Paleoceno Superior-Eoceno): concha trocoespiralada, superficie muricada y abertura umbilical.
- *Globigerinita* (Mioceno Inferior y Medio): concha trocoespiralada, pared finamente perforada y última cámara tapando el ombligo.
- *Pulleniatina* (Mioceno Superior-Holoceno): concha estreptoestiralada, cámaras globosas y costra calcítica lisa en el adulto.
- *Candeina* (Mioceno-Holoceno): concha trocoespiralada alta, pared finamente perforada y aberturas secundarias suturales.
- *Catapsydrax* (Eoceno-Mioceno): concha trocoespiralada, pared con grandes perforaciones, cámaras globosas y bulla.
- *Guembeltrioides* (Eoceno Inferior y Medio): concha trocoespiralada alta y aberturas suplementarias en el lado espiral.
- *Globoquadrina* (Eoceno-Mioceno): concha trocoespiralada, periferia redondeada a truncada y abertura con diente.
- *Protentella* (Mioceno Inferior y Medio): concha trocoespiralada a planiespiralada y cámaras alargadas radialmente.

FIGURA 6.7. Géneros de Globorotalioidea; 1: *Globorotalia*, 2: *Clavatorella*, 3: *Planorotalites*, 4: *Neogloboquadrina*, 5: *Acarinina*, 6: *Turborotalia*, 7: *Truncorotaloides*, 8: *Morozovella*, 9: *Globigerinita*, 10: *Pulleniatina*, 11: *Candeina*, 12: *Catapsydrax*, 13: *Guembeltrioides*, 14: *Globoquadrina*, 15: *Protentella*, 16: *Subbotina*. Escala=0,1 mm. Dibujos tomados de Banner (1982).

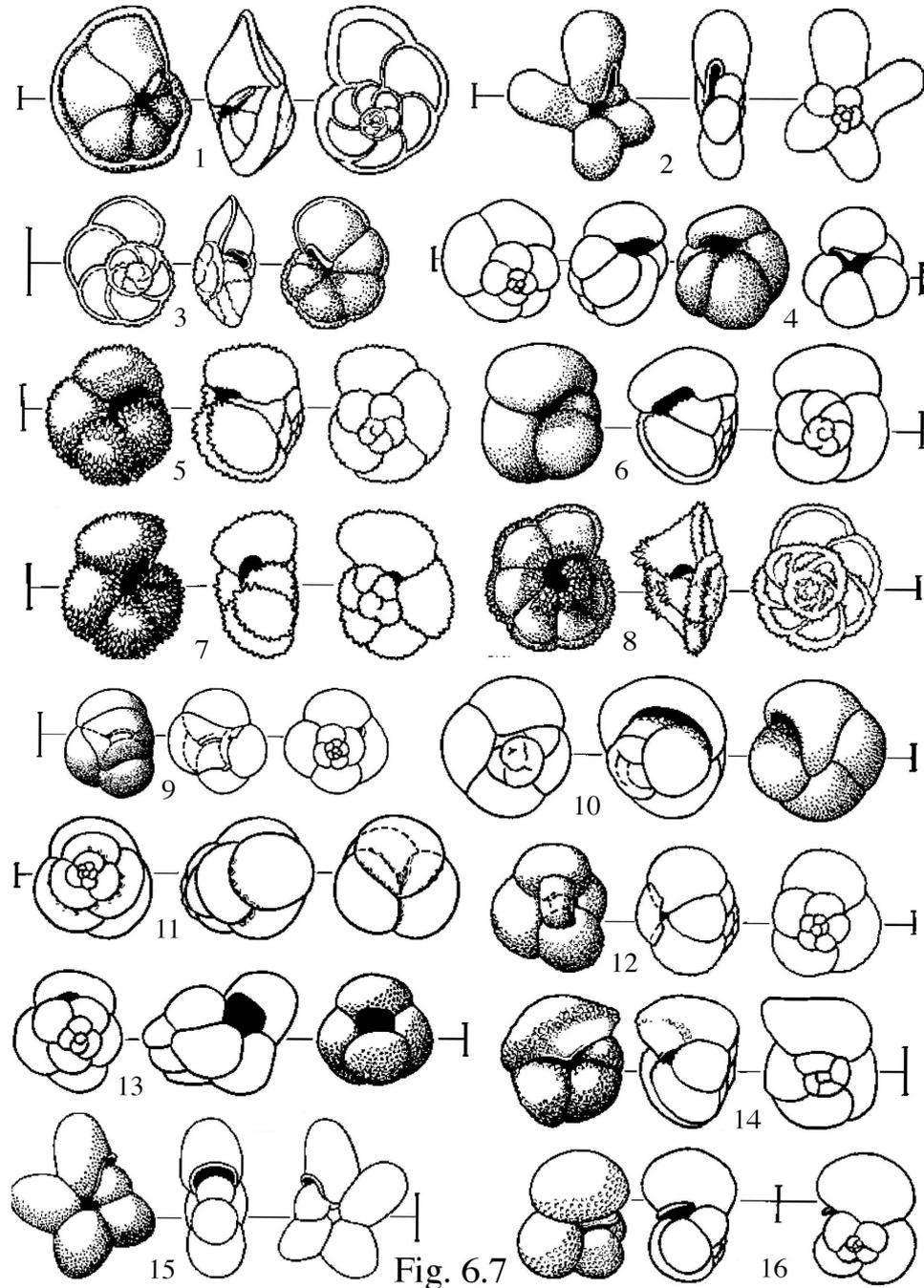


Fig. 6.7

- *Subbotina* (Paleoceno-Oligoceno): concha trocoespiralada, cámaras globosas, pared con grandes perforaciones y abertura con diente.

6.3.6. Superfamilia Hantkeninoidea

Concha planoespiralada o enrollada biseriada, cámaras globosas a alargadas, abertura primaria ecuatorial simple o múltiple y pueden tener aberturas relictas o secundarias areales. Se encuentra desde el Paleoceno al Mioceno. Los géneros más interesantes son:

- *Globanomalina* (Paleoceno-Eoceno): concha trocoespiralada muy baja, pared finamente perforada y abertura umbilical-extraumbilical con diente.
- *Pseudohastigerina* (Eoceno-Oligoceno): concha planiespiralada, pared finamente perforada y abertura ecuatorial.
- *Hastigerinella* (Eoceno Inferior y Medio): concha planiespiralada involuta y últimas cámaras alargadas radialmente.
- *Cribrhantkenina* (Eoceno Superior): concha planiespiralada, cámaras globosas, espinas radiales, abertura ecuatorial y secundarias cribosas.
- *Hantkenina* (Eoceno Medio y Superior): concha planiespiralada, pared finamente perforada, espinas radiales y abertura ecuatorial.

6.3.7. Superfamilia Globigerinoidea

Concha trocoespiralada, las últimas cámaras pueden ser abrazadoras, pared con numerosas perforaciones pequeñas o pocas grandes, la superficie puede estar cubierta con espinas, abertura interiomarginal, intraumbilical, umbilical-extraumbilical, o ecuatorial y grandes aberturas secundarias suturales en algunas especies. Se encuentran desde el Eoceno a la actualidad. Los géneros más interesantes son:

- *Globigerina* (Eoceno-Holoceno): concha trocoespiralada, cámaras globosas, pared densamente perforada y espinosa y abertura arqueada.
- *Globigerinoides* (Oligoceno-Holoceno): concha trocoespiralada, pared fuertemente perforada y espinosa y aberturas secundarias suturales.
- *Sphaeroidinella* (Mioceno-Holoceno): concha trocoespiralada, corteza calcítica en adulto y con bordes marginales proyectándose hacia el exterior.
- *Turborotalita* (Mioceno-Holoceno): concha trocoespiralada baja, pared finamente perforada y espinosa y cámara final que cubre el ombligo.

FIGURA 6.8. Géneros de Hantkeninoidea y Globigerinoidea; 1: *Globanomalina*, 2: *Pseudohastigerina*, 3: *Hastigerinella*, 4: *Cribrhantkenina*, 5: *Hantkenina*, 6: *Globigerina*, 7: *Globigerinoides*, 8: *Sphaeroidinella*, 9: *Turborotalita*, 10: *Globigerinatheka*, 11: *Porticulasphaera*, 12: *Orbulina*, 13: *Globigerinella*, 14: *Hastigerina*. Escala=0,1 mm. Dibujos tomados de Banner (1982).

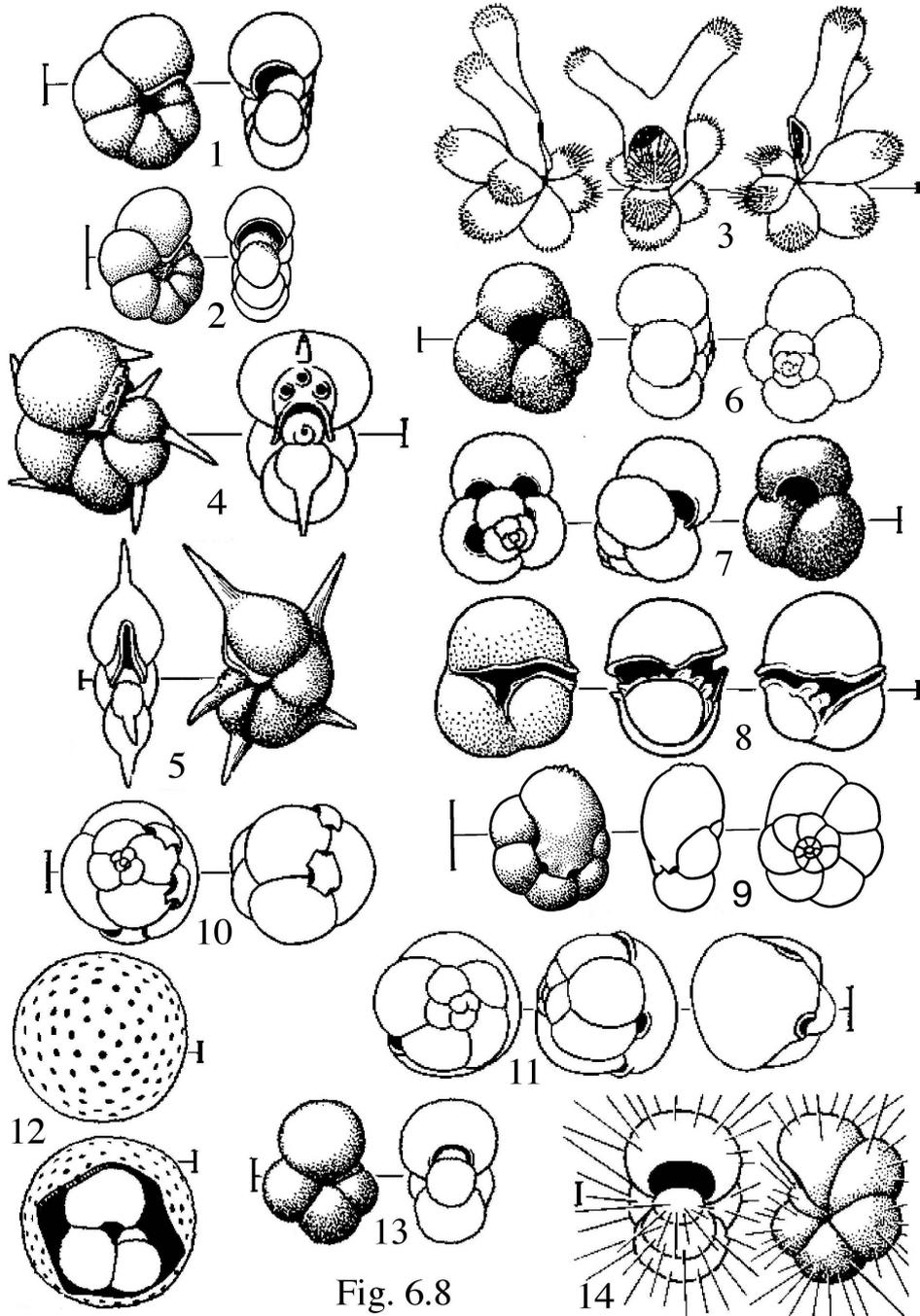


Fig. 6.8

- *Globigerinatheka* (Eoceno Medio y Superior): concha trocoespiralada, última cámara que cubre el ombligo y aberturas cubiertas por bullas.
- *Porticulasphaera* (Eoceno Medio y Superior): concha trocoespiralada, última cámara muy grande y con aberturas suplementarias.
- *Orbulina* (Mioceno Medio-Holoceno): concha trocoespiralada, cámara final esférica y abrazadora y abertura principal constituida por múltiples poros.
- *Globigerinella* (Oligoceno-Holoceno): concha trocoespiralada a planispiralada, pared densamente perforada y abertura ecuatorial.
- *Hastigerina* (Mioceno Superior-Holoceno): concha trocoespiralada a planiespiralada involuta y superficie con grandes espinas trirradiadas.

6.4. Evolución

6.4.1. Origen y diversificación

El origen de los foraminíferos planctónicos es aún incierto. Las supuestas especies de «globigerínidos» citadas en el Triásico no han sido confirmadas y los primeros foraminíferos planctónicos fiables se encuentran en el Jurásico Medio (Bajociense superior) (BouDagher-Fadel *et al.*, 1997). La adaptación al modo de vida pelágico se produjo cuando las cámaras adoptaron una forma globosa, lo que se ha observado en las especies del género *Conoglobigerina* (*C. avariformis*, *C. balakhmatovae* y *C. dagestanica*). Las especies del Jurásico pertenecen a la Superfamilia Favuselloidea (incluidos en los Rotaliporoidacea por Loeblich y Tappan, 1987) y son conocidas informalmente como «protoglobigerinas». Parecen tener una concha de composición aragonítica y poseen un estadio adulto con cámaras globosas. El ancestro de Favuselloidea parece estar en la Familia Oberhauserellidae del Suborden Robertinina, ya que también son aragoníticos e incluye una especie del Toarciense (*Praegubkinella racemosa*) que parece ser morfológicamente transicional a *Conoglobigerina*. El proceso evolutivo pudo ser semejante al desarrollo ontogenético de los Discorbidae y Cymbaloporidae, en cuyo estadio adulto adquieren cámaras globosas que les sirven para flotar. Por tanto, las primeras especies del género *Conoglobigerina* serían meroplanctónicas con un estadio inicial bentónico y un adulto planctónico; este modo de vida meroplanctónico parece ser la causa de su dimorfismo sexual, teniendo las formas microséricas una espira alta con muchas cámaras iniciales de pequeño tamaño y las formas macroséricas una espira más baja. El género *Globuligerina*, que evolucionó en el Bathoniense, tiene cámaras globosas a lo largo de toda su ontogenia y ya parece ser holoplanctónico, pero el género ancestral de los foraminíferos planctónicos cretácicos parece ser *Conoglobigerina*. Todos los géneros jurásicos pertenecen a

Favuselloidea y dieron lugar a Praehedbergellidae y Shackoinidae en el Cretácico Inferior. Estos ya son claramente holoplanctónicos y fueron los primeros en alcanzar una distribución geográfica amplia.

Los Praehedbergellidae y Schackoinidae habitaron cerca de la superficie donde podían vivir con una concha poco perforada, ya que las aguas son más cálidas y oxigenadas, y contienen muchas partículas nutrientes finas en suspensión. Posteriormente, los foraminíferos planctónicos colonizaron aguas más profundas y necesitaron aumentar la porosidad de la concha para desagregar las partículas más grandes y pesadas que caen desde las aguas superficiales. Probablemente, por esta misma razón otras formas profundas desarrollaron modificaciones aperturales, tales como tejilla, bulla y pústulas.

La evolución desde el Jurásico hasta la actualidad se ha realizado de forma iterativa y convergente, ya que se ha producido una repetición de los caracteres morfológicos a lo largo del tiempo en grupos sin relación de parentesco directo. Por ejemplo, la carena apareció en las formas del Cretácico, desapareció en el límite Cretácico/Paleógeno, reapareció en el Paleoceno Inferior, desapareció en el límite Eoceno/Oligoceno y volvió a aparecer en el Mioceno Inferior. Algo similar ocurrió con otros caracteres tales como el enrollamiento planiespiralado, las aberturas accesorias, las cámaras alargadas radialmente o las grandes espinas tubulares. La evolución iterativa y convergente hacia un aspecto externo similar se debe a que existen unas morfologías óptimas en foraminíferos planctónicos, que están controladas por los factores limitantes del medio pelágico. Los aumentos de temperatura globales y sostenidos pueden inducir radiaciones adaptativas de nuevas especies con morfologías muy distintivas. Las tendencias evolutivas se repiten, pero hay algunas que son exclusivas del Mesozoico tales como el desarrollo de dos carenas, o del Cenozoico como el desarrollo de grandes perforaciones troncocónicas y espinas en la superficie de la concha.

A lo largo de la evolución de los foraminíferos planctónicos se alternan periodos donde predominan las especies de estrategia adaptativa de tipo r (oportunistas) con otros donde predominan las de estrategia k (especialistas). El modelo de evolución también conlleva la colonización de medios más profundos donde se desarrollan formas más grandes y carenadas de estrategia k. Así la evolución muestra una tendencia repetitiva hacia formas adaptadas a medios profundos. Este modelo iterativo es consecuencia de las crisis que han sufrido los foraminíferos planctónicos a lo largo de su historia. A grandes rasgos puede afirmarse que durante el Jurásico, comienzos del Cretácico y del Paleógeno predominaron las formas oportunistas y pioneras de estrategia r, y durante el Aptiense, Cenomaniense, Santoniense, Maastrichtiense, Eoceno y desde el Mioceno predominan las formas especializadas de estrategia k. Tras las diversas crisis del Cretácico siempre predominaron los oportunistas, pero

durante el resto del Cretácico predominaron las grandes formas que colonizaron los nichos profundos, alcanzándose la máxima diversidad al final del Maastrichtiense.

Después del impacto meteorítico que desencadenó la extinción en masa catastrófica del límite Cretácico/Paleógeno, sólo se encuentran algunas formas que proliferan en los periodos de crisis. Pronto volvieron a evolucionar especies oportunistas, así como las primeras formas espinosas, que gradualmente dieron lugar a formas más especializadas durante el Paleoceno Superior y Eoceno. El fuerte descenso de temperatura del Eoceno Superior conllevó una extinción en masa gradual que culminó en el límite Eoceno/Oligoceno. Durante el Oligoceno predominaron las formas de estrategia r y durante el Mioceno comenzaron a desarrollarse de nuevo especies de estrategia k, proceso que continúa hasta la actualidad. Así pues, la mayor crisis de extinción es la del límite Cretácico/Paleógeno y hubo otras mucho menores en los tránsitos Eoceno-Oligoceno, Santoniense-Campaniense, Cenomaniense-Turonense y Aptiense-Albiense.

6.4.2. La extinción en masa del límite Cretácico/Paleógeno (K/Pg)

Los especialistas en foraminíferos planctónicos han contribuido en gran medida al desarrollo de la teoría impactista. Esta teoría ha sido la que ha despertado mayor interés en el ámbito de la Geología y Paleontología desde la aceptación de la teoría de la tectónica de placas. Es bien conocido que la teoría del impacto meteorítico fue propuesta en un congreso en 1979 y publicada en 1980 por un equipo americano dirigido por Louis Álvarez, basándose en su hallazgo en Gubbio (Italia) de una anomalía de iridio asociada a la extinción en masa del límite K/Pg. Sin embargo, es menos conocido que en Gubbio no estaba registrada la extinción de los famosos dinosaurios, sino la de los foraminíferos planctónicos. Asimismo, es poco conocido que al micropaleontólogo Jan Smit se le considera coautor de la teoría, ya que en 1980 publicó un artículo sobre el corte de Caravaca (España), documentando la anomalía de iridio en coincidencia con la extinción en masa de los foraminíferos planctónicos y mostrando un patrón de extinción catastrófico más detallado que el de Gubbio. La teoría impactista se ha confirmado con el hallazgo de un cráter de impacto en la península de Yucatán (México), producido por un gran meteorito de más de 10 km de diámetro y datado de hace 65 Ma (ver Arz *et al.*, 2000). El impacto meteorítico debió producir una serie de efectos catastróficos (lluvia ácida, invierno de impacto, efecto invernadero, etc.) que causaron la extinción en masa en los foraminíferos planctónicos y afectaron en mayor o menor medida a otros grupos de organismos.

En la década de 1990, debido fundamentalmente a problemas de tipo tafonómico y metodológico, surgió una fuerte controversia entre especialistas en foraminíferos planctónicos. Esta controversia se desencadenó cuando Gerta Keller cuestionó el patrón catastrófico de Jan Smit y propuso un patrón gradual de extinción debido a múltiples causas. Para Smit casi todas las especies se extinguieron en el nivel con las evidencias de impacto, pero para Keller sólo unas pocas extinciones coinciden con dicho nivel. Se realizó un test ciego para resolver esta controversia, en el que cuatro especialistas (Canudo, Master, Olsson y Orue-Etxebarria) estudiaron las mismas muestras del estratotipo del límite K/Pg de El Kef (Tunisia). Los resultados se publicaron en 1997, el patrón resultó catastrófico, pero la polémica no fue del todo resuelta (ver Arenillas *et al.*, 2000b). La controversia se debe a que la interpretación del patrón de extinción, como catastrófico o gradual, depende fundamentalmente de la continuidad del registro estratigráfico y de la intensidad del muestreo, así como de otros problemas metodológicos relativos al muestreo, tales como la cantidad, el efecto Signor-Lipps, etc.

Los foraminíferos planctónicos, debido a su excelente registro fósil y a su pequeño tamaño, permiten realizar muestreos a escala centimétrica y comprobar si existe coincidencia milimétrica entre el nivel de impacto meteorítico y el patrón de extinción en masa. La reelaboración es el proceso tafonómico que más puede dificultar la interpretación del patrón de extinción. Normalmente los paleontólogos han reconocido los fósiles reelaborados debido a su diferente conservación y al gran desfase cronológico. Sin embargo, la proximidad de las muestras disminuye enormemente la validez de estos criterios en el tránsito K/Pg. Sólo en algunos casos, como en el corte de Zumaya, estos criterios han podido ser utilizados gracias al diferente grado de conservación o de color de la formas reelaboradas. Según Apellaniz *et al.* (1997) la extinción fue repentina y catastrófica, pero sobrevivieron casi el 50% de las especies, que posteriormente, fueron desapareciendo de forma gradual y rápida, siendo las últimas en extinguirse algunas pertenecientes a los géneros *Guembelitria*, *Hedbergella* y *Heterohelix*.

Para establecer cuáles de las especies presentes en la base del Paleógeno son supervivientes o reelaboradas se han utilizado técnicas geoquímicas que analizan isotópicamente las conchas de los microfósiles. Esta técnica fue aplicada sobre algunas especies de foraminíferos planctónicos, lo cual indujo a Keller a concluir que la mayor parte de los ejemplares que se encontraban en la base del Paleógeno eran especies supervivientes. Sin embargo, estudios isotópicos realizados sobre el corte de Caravaca, por Kaiho y Lamolda (1999), así como por otros autores en otros grupos de microfósiles, sugieren que casi todas las especies, que aparentemente sobrevivieron, son reelaboradas.

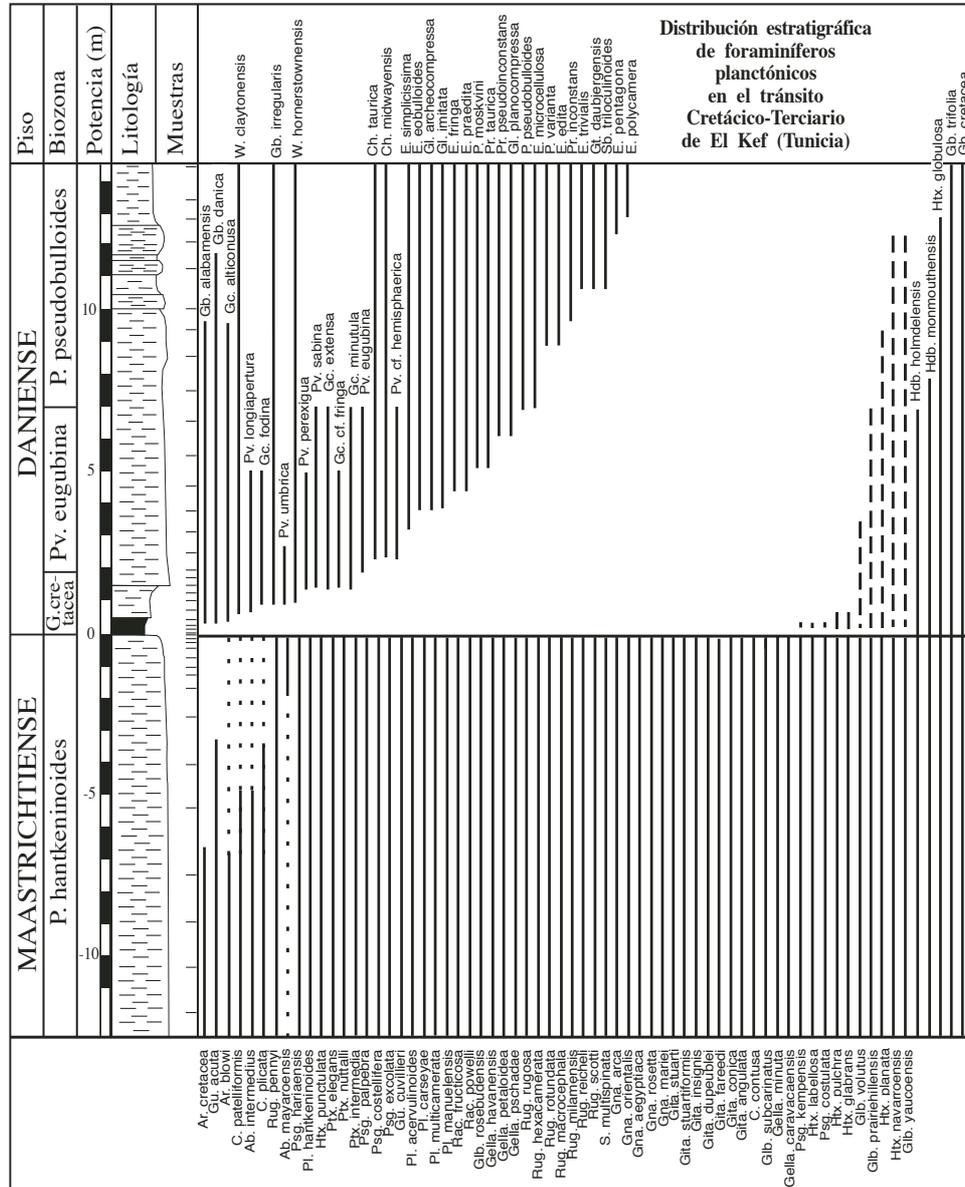


FIGURA 6.9. Distribución de las especies de foraminíferos planctónicos mostrando el patrón de extinción en masa catastrófica en el límite K/Pg (Maastrichtiense/Daniense) del corte de El Kef. La línea de puntos indica ausencia por efecto Signor-Lipps o paleoecología y la discontinua probable reelaboración. Esquema modificado de Arenillas *et al.* (2002) en GFF.

El estudio cuantitativo de las asociaciones registradas también se ha utilizado como criterio para analizar si los ejemplares cretácicos de la base del Paleoceno son acumulados o reelaborados. En la mayoría de los cortes se observa que tan sólo las especies cretácicas *Guembelitra cretacea* y *G. trifolia* incrementan bruscamente sus porcentajes, sugiriendo que son especies claramente supervivientes al evento K/Pg, mientras que la mayoría de las demás son probablemente reelaboradas. Las especies de *Guembelitra*, junto con alguna especie de *Hedbergella*, sobrevivieron y son los ancestros más probables de todos los foraminíferos planctónicos cenozoicos.

Para solucionar el problema que se plantea con la reelaboración hay que considerar todas estas técnicas y, además, observar si las especies que se encuentran en la base del Paleógeno son siempre las mismas en los distintos cortes distribuidos por todo el mundo. Asimismo, hay que tener en cuenta que las especies que parecen supervivientes son las de tamaño más pequeño y por tanto las que más posibilidades tienen de ser reelaboradas. Por otra parte, muchas de las especies que parecen extinguirse antes del evento del límite K/Pg son en realidad desapariciones locales o consecuencia del efecto Signor-Lipps (falta de intensidad de muestreo y estudio).

Actualmente, el patrón catastrófico de extinción en masa de los foraminíferos planctónicos en el límite K/Pg parece bastante claro y la causa de la extinción está bastante bien documentada (ver Molina *et al.*, 1998; Arenillas *et al.*, 2000b; Arz *et al.*, 2000). Se puede concluir que solamente son supervivientes claras las dos especies del género *Guembelitra* y posiblemente algunas otras tales como *Hedbergella holmdelensis*, *H. monmouthensis* y *Heterohelix globulosa*, las cuales pudieron sobrevivir durante algunos miles de años (fig. 6.9). Por tanto, aproximadamente el 90% de las especies de foraminíferos planctónicos maastrichtienses (dentro de Globotruncanoida, Planomalinoidea, Rotaliporoidea y Heterohelicoidea) se extinguieron en el límite K/Pg, y la extinción en masa catastrófica coincide precisamente con las evidencias de impacto meteorítico. Así, los estudios de alta resolución con foraminíferos planctónicos han permitido establecer la relación causa y efecto entre el impacto meteorítico y la extinción en masa del límite K/Pg.

6.5. Bioestratigrafía

La gran utilidad bioestratigráfica de los foraminíferos planctónicos se debe principalmente a su abundancia y amplia distribución paleobiogeográfica en los ambientes marinos, encontrándose ejemplares transportados por corrientes

también en algunos ambientes costeros donde no viven normalmente. Además, su relativamente amplia distribución en el tiempo, desde el Jurásico hasta la actualidad, y su rápida evolución, hacen de los foraminíferos planctónicos unos microfósiles excelentes, tanto para correlaciones a larga distancia como para biozonaciones detalladas. Su pequeño tamaño permite realizar muestreos a escala centimétrica, pero al no ser tan pequeños como los nanofósiles son más difíciles de arrastrar por las corrientes y no suelen presentar tantos problemas de reelaboración alocrónica. Además, su registro fósil suele ser muy continuo y se encuentran en facies margosas, todo lo cual permite realizar muestreos de alta resolución.

A partir del Barremiense se inició una radiación adaptativa de foraminíferos planctónicos que culminó en el Aptiense, acortándose la duración temporal de las especies. Esta aceleración en la evolución permite establecer zonaciones muy detalladas, llegando a sustituir en importancia y precisión a las establecidas con ammonites en el Cretácico. Los primeros y últimos registros de los foraminíferos planctónicos son utilizados para definir principalmente biozonas de intervalo. Los micropaleontólogos que trabajan en la industria petrolera prefieren utilizar más los últimos registros, pues les plantean menos problemas, ya que la contaminación propia del sondeo no afecta a la identificación cuando se llega al nivel litológico con el último registro de una especie.

El sentido de enrollamiento (dextrorso o sinistrorso) ha sido utilizado principalmente por Bolli (1957, 1966, 1985) como criterio adicional para conseguir una mayor precisión dentro de las biozonas. Así, según que los porcentajes sean mayores en un sentido o en otro, se podría determinar la parte superior o inferior de algunas biozonas. Sin embargo, el sentido de enrollamiento está controlado por el factor temperatura, por lo que sólo es fiable en cuencas de la misma latitud; actualmente es una metodología muy poco utilizada.

Ni los momentos de primer registro ni los de último registro son completamente isocrónicos en todas las partes del mundo. Sin embargo, los datos bioestratigráficos con foraminíferos planctónicos proporcionan la escala biocronológica más fiable. Esto es debido por una parte a la rapidez en la dispersión geográfica del plancton en el medio pelágico y por otra a que los problemas de tipo tafonómico no son tan acusados como en otros microfósiles. Como cualquier otro grupo de organismos, las especies están controladas por el factor temperatura y se agrupan en diferentes asociaciones latitudinales. En consecuencia, ninguna zonación es aplicable a todas las latitudes y ninguna puede considerarse estándar. Las menos aplicables son las definidas en altas latitudes, donde las asociaciones están poco diversificadas. Las zonaciones más

útiles para correlación a escala mundial son las establecidas en latitudes subtropicales y templadas.

EPOCA	TIEMPO (Ma)	POLARIDAD	CRON	ESPECIES INDICE	Molina <i>et al.</i> , 1999	Berggren <i>et al.</i> , 1995		Blow 1979		Bolli 1957
EOCENO	53		C24	M. formosa	Morozovella formosa	P6 Morozovella subbotinae	P6b M. formosa- M. lens./M. arag.	P8 M. formosa	Globorotalia formosa	
				M. edgari	Morozovella subbotinae		P6a M. velascoensis- M. formosa/M. lensiformis	P8a G(M)formosa- G(M)lensifor.	Globorotalia tex	
	54			M. velascoensis	Morozovella edgari		P5 Morozovella velascoensis	P7 G(A)wilcoxensis berggreni	P6 G(M) subbotinae subbotinae/ G(M)velascoensis acuta	G(M)velascoensis
			Ps. wilcoxensis	Pseudohastigerina wilcoxensis						
			A. sibaiaensis	Acarinina sibaiaensis						
	55		A. berggreni	Acarinina berggreni						
	PALEOCENO				M. gracilis	Morozovella gracilis	P4 Planorotalites pseudomenardii	P4c A. soldadoensis A. pseudomena.	P5 M. soldadoensis soldadoensis/ G(M)velascoensis pasionensis	G(M)velascoensis
					L. pseudomenardii	Morozovella aequa				
					M. subbotinae	Muricoglobigerina soldadoensis	P4b A. subphaerica A. soldadoensis	P4 Globorotalia (Globorotalia) pseudomenardii	P4 Globorotalia (Globorotalia) pseudomenardii	G(M)velascoensis
		56			M. soldadoensis	Luterbacheria pseudomenardii				
57			C25							

FIGURA 6.10. Biozonación de alta resolución para el límite P/E y biozonaciones para el tránsito Paleoceno-Eoceno. EFB: Extinción de Foraminíferos Bentónicos. Modificado de Molina *et al.* (1999).

Las zonaciones más utilizadas, generales y pretendidamente estándar son las definidas por Bolli (1957, 1966, 1985), Postuma (1971), Blow (1969, 1979) y Berggren (1969, 1988, 1995). Casi todas han sido periódicamente revisadas y actualizadas. Tanto Blow como Berggren utilizan, además de la definición formal de las biozonas, una nomenclatura numérica con combinación de letras (P para el Paleógeno y N para el Neógeno) y números. Esta denominación ha

tenido gran aceptación entre los geólogos, pero plantea problemas para la revisión y subdivisión. Muchas otras biozonaciones han sido definidas para latitudes concretas o para intervalos estratigráficos más cortos, pero tienen bastante interés. Entre ellas destacan la definida por Jenkins (1975, 1985) para altas latitudes del hemisferio sur, Iacarino (1985) para el Mediterráneo y Caron (1985) para el Cretácico (ver Bolli *et al.*, 1985).

Una de las aportaciones bioestratigráficas más relevantes de los foraminíferos planctónicos ha sido el hecho de ser los primeros que han permitido realizar biozonaciones de alta resolución. Esto comenzó en 1964 con la definición en Gubbio de la Biozona de *Globigerina eugubina* por Luterbacher y Premoli Silva, con tan solo una potencia de varios centímetros. Continuó con la definición en Caravaca de la Biozona de *Guembelitra cretacea* por Smit, que ha resultado ser aún más corta. Finalmente, algunos especialistas han modificado o definido nuevas biozonaciones de alta resolución, principalmente para el límite K/Pg (fig. 6.9) y para el límite Paleoceno/Eoceno (fig 6.10).

6.6. Ecología y paleoecología

La aplicación paleoecológica de los foraminíferos planctónicos es más reciente que la bioestratigráfica. Los análisis de isótopos estables sobre las conchas están permitiendo establecer curvas de paleotemperaturas para el Mesozoico y Cenozoico. Además, los estudios cuantitativos, la extrapolación de los datos actuales y otras técnicas están permitiendo realizar reconstrucciones paleoambientales muy detalladas. Por ejemplo, la técnica de los análogos modernos se está aplicando para la estimación de las temperaturas de las aguas superficiales durante el Plioceno y otras épocas recientes, partiendo de un conjunto de calibración formado por tafocenosis recientes de foraminíferos planctónicos y sus correspondientes temperaturas invernales y estivales (González-Donoso *et al.*, 1999).

Los foraminíferos planctónicos son estenohalinos y suelen vivir en medios marinos de salinidad normal; no soportan las aguas hipersalinas o dulces de los medios continentales, ni tampoco aquéllas costeras que tienen una mayor turbidez. Son un componente importante del plancton marino, constituyendo el 10% del zooplancton, aunque pueden llegar al 60% en ciertas áreas. En aguas ecuatoriales, se produce más proliferación de foraminíferos planctónicos en invierno; en latitudes medias, la mayor proliferación ocurre en primavera y otoño, y en latitudes polares en verano.

Los foraminíferos planctónicos viven cerca de la superficie, especialmente los que tienen simbiontes fotosintetizadores, ya que están obligados a vivir en la zona fótica. Las especies de cámaras globulosas y espinosas viven más cerca de la superficie que las de cámaras alargadas, finamente perforadas y carenadas. Durante la noche suelen subir dentro de la columna de agua y durante el día bajar. La distribución en profundidad varía también según las estaciones y el ciclo vital: las juveniles viven más cerca de la superficie que las adultas. Se consideran superficiales las que viven preferentemente entre 0 y 50 m, intermedias entre 50 y 100 m y profundas las que viven a más de 100 m. La mayoría viven en la zona fótica hasta los 120 m, pero los niveles más poblados se encuentran entre los 10 y 50 m. En la actualidad, las especies superficiales más típicas son los pequeños globigerínidos espinosos y las profundas más típicas son los grandes globorotálidos carenados. Se pueden encontrar formas vivas hasta en profundidades mayores de 1000 m. Las mismas especies viven a mayor profundidad en latitudes más bajas, lo que unido a las corrientes marinas permite las migraciones de un hemisferio a otro. Sin embargo, hay algunas especies que se han encontrado en un solo hemisferio, tales como *Globigerina megastoma* y *Globorotalia cavernula* que viven solamente en el hemisferio sur.

Durante el Cretácico Superior, por lo general, las formas más pequeñas, globulosas, biseriadas, planoespiraladas o trocoespiraladas (*Heterohelix*, *Globigerinelloides*, *Hedbergella*) ocuparon los nichos más superficiales, mientras que las formas más grandes, ornamentadas y carenadas (*Globotruncana*, *Globotruncanita*, *Abathomphalus*) ocuparon los más profundos. A principios del Paleógeno aparecen formas muy pequeñas, oportunistas y cosmopolitas (*Parvularugoglobigerina*, *Globoconusa*), pero pronto evolucionan otras de tamaño normal (*Parasubbotina*, *Praemurica*, *Subbotina*, *Globanomalina*) y ambos grupos parecen tener una distribución batimétrica poco acentuada. Sin embargo, a lo largo del Paleoceno evolucionan formas adaptadas a aguas profundas (*Luterbacheria*, *Planorotalites*) y otras evolucionan en aguas superficiales (*Muricoglobigerina*, *Morozovella*, *Acarinina*) (ver Arenillas *et al.*, 2000a).

La distribución biogeográfica no es homogénea. La mayor abundancia de ejemplares se produce en latitudes tropicales y polares, proliferando en aquellas regiones cercanas al talud donde afloran las aguas frías ricas en nutrientes. La diversidad de especies es mayor en los medios más cálidos de latitudes tropicales y subtropicales. El valor absoluto mínimo de ejemplares se da en latitudes medias, si bien la diversidad es menor hacia los polos. Viven a lo largo y ancho de los océanos, habiéndose encontrado incluso bajo el hielo en el Ártico. En general las especies pequeñas de globigerínidos bullados y *Neogloboquadrina* son más abundantes en aguas frías de altas latitudes,

mientras que en aguas cálidas de bajas latitudes proliferan las especies más grandes de *Globorotalia*, *Globigerinoides*, *Globigerinella* y *Orbulina*. En la actualidad se encuentran distribuidos en provincias latitudinales según la temperatura del agua. En general, las asociaciones se diferencian en cinco provincias: polar, subpolar, transición (templada), subtropical y tropical (fig. 6.11).

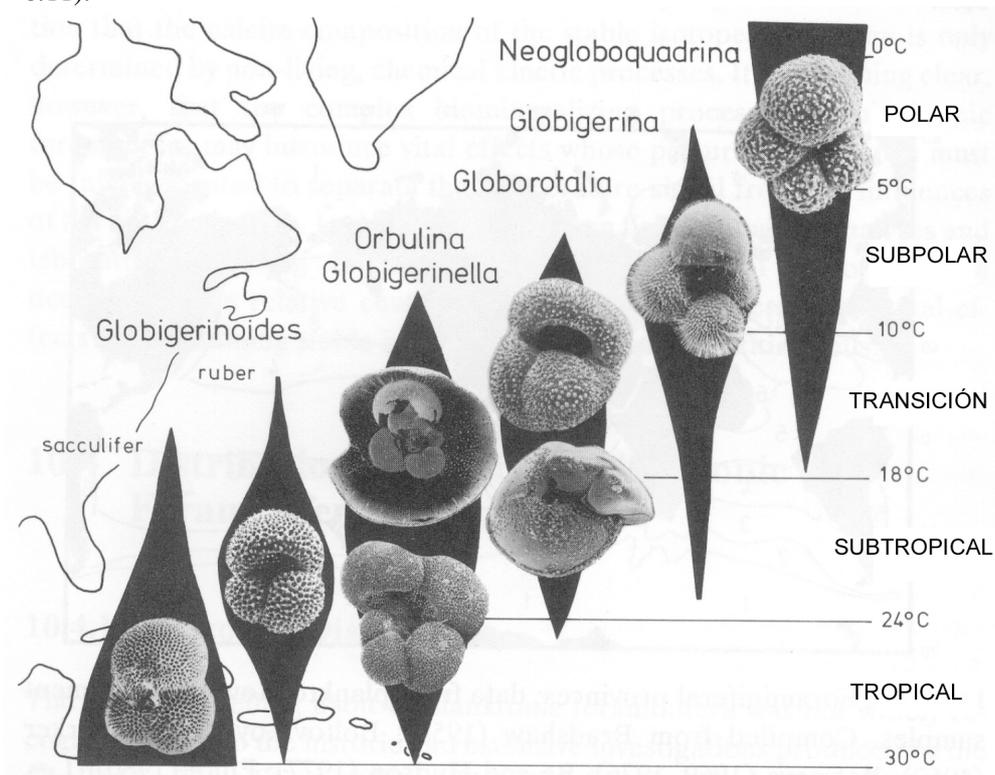


FIGURA 6.11. Distribución latitudinal de géneros actuales en el Atlántico Norte. Modificado de Hemleben *et al.* (1989).

El provincialismo latitudinal también se dio en el pasado, aunque parece que fue menos acusado en el Mesozoico. Las distintas especies de un mismo género pueden encontrarse a distintas latitudes, siendo *Heterohelix* el ejemplo más evidente, ya que sus especies dominaron en todas las latitudes. El mayor provincialismo y diversidad se produjo en el Cretácico Superior, en latitudes tropicales y templadas, especialmente a final del Cretácico. Así, durante el Maastrichtiense evolucionaron formas grandes y ornamentadas (*Globotruncana*,

Contusotruncana, *Abathomphalus*, *Pseudotextularia*, *Planoglobulina*, *Racemiguembelina*) que predominaron en bajas latitudes, mientras que en latitudes polares y subpolares predominaban formas más pequeñas y simples (*Guembelitra*, *Heterohelix*, *Globigerinelloides* y *Hedbergella*). A principios del Cenozoico el provincialismo estaba poco acentuado. En general puede afirmarse que en latitudes más cálidas fueron más abundantes los géneros *Morozovella*, *Acarinina*, etc., mientras que en latitudes más frías lo fueron *Muricoglobigerina*, *Globanomalina*, *Chiloguembelina*, etc.

Otros factores medioambientales y biológicos que influyen en la distribución son las corrientes oceánicas, la turbidez, los nutrientes, la productividad, la competitividad, etc. Lo más frecuente es que mueran después de la reproducción, pero también pueden morir por entrar en zonas donde se mezclan diferentes corrientes marinas y por depredación de otros organismos.

6.7. Tafonomía y fosilización

Los aspectos tafonómicos en el estudio de los foraminíferos planctónicos son muy interesantes para la correcta interpretación de los datos micropaleontológicos (Molina, 1990). Algunos procesos de producción como la autólisis, que es muy evidente en *Hastigerina pelagica*, hacen la estructura inestable, pudiendo llegar a desintegrar la concha y dificultar la fosilización. Esta es la causa de la abundancia de ejemplares vivientes y la escasez de fósiles de esta especie; por el contrario, ciertos fenómenos de encostramiento, que son frecuentes en otras especies como *Sphaeroidinella dehiscens*, pueden facilitar la fosilización.

Las conchas de los foraminíferos planctónicos pueden sufrir una serie de procesos bioestratinómicos. Debido a su modo de vida planctónico, la necrocinesis produce desplazamientos laterales al ser arrastrados por las corrientes en su descenso a los fondos marinos. Esto en bioestratigrafía es más una ventaja que un inconveniente, pues se distribuyen más ampliamente. Las velocidades de caída se han estimado para las diferentes especies según el tamaño y peso. Así una concha vacía de 5 μg (ej., *Globigerinoides ruber*) cae a una velocidad de aproximadamente 320 m/día, y una concha de 50 μg (ej., *Globorotalia truncatulinoides*) a 1400 m/día. Por tanto, las conchas de la mayoría de las especies tardarían entre 3 y 12 días en llegar a una profundidad oceánica media de 3800 m. Mientras van descendiendo pueden ser arrastradas a otras regiones, ya que se han constatado velocidades de deriva necroplanctónica de 0,5-3,2 km/hora. El transporte lateral puede ser intenso en los primeros 500 m

pero después caen verticalmente. La velocidad media de acumulación es aproximadamente de 1 cm cada 1000 años y se acumulan formando lodos que cubren el 25% del planeta y el 35% de todos los fondos oceánicos.

La disolución afecta más a las conchas juveniles que son las primeras en disolverse. A partir de la lisoclina se puede producir disolución parcial, y a partir del nivel de compensación de la calcita, la disolución es total. En la actualidad estos niveles, en bajas latitudes, se sitúan hacia los 4000 m y 5000 m, pero hacia los polos y hacia la costa, ambos niveles están más cerca de la superficie, y también han variado a lo largo del tiempo.

La disolución en las conchas adultas varía según su estructura, siendo más lenta en las paredes internas de los poros y en las conchas de aquellas especies más grandes y robustas que presentan costras calcíticas. Se han establecido escalas de susceptibilidad a la disolución para las conchas de las especies actuales, siendo de mayor a menor: *Hastigerina pelagica*, *Globigerinella digitata*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinella aequilateralis*, *Candeina nitida*, *Globigerinella calida*, *Orbulina universa*, *Globigerinoides ruber*, *Globorotalia menardii*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globorotalia inflata*, *Globorotalia truncatulinoides*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Globorotalia tumida*, *Globorotalia crasaformis* y *Sphaeroidinella dehiscens*. Asimismo, se han establecido algunas escalas para las especies fósiles, si bien son menos precisas. La disolución es un mecanismo que tiene consecuencias importantes para los estudios de los sedimentos profundos. Con mucha frecuencia, los sondeos en los fondos de los océanos han atravesado formaciones depositadas bajo el nivel de compensación de la calcita, donde los microfósiles calcáreos han sido afectados por la disolución. Cuando ésta es parcial, permanecen las especies que poseen conchas más resistentes y ciertos investigadores, para evitar problemas de este tipo, han llegado a proponer biozonaciones basadas en las especies menos susceptibles a la disolución.

Los restos de foraminíferos planctónicos también pueden ser afectados por una serie de procesos fosildiagenéticos. El mecanismo de reelaboración es importante, pero les afecta menos que a otros grupos más pequeños. Generalmente, los efectos de la presión litosférica y de la temperatura producen cambios que se acrecientan con el paso del tiempo, pudiendo producir mecanismos de compresión, reemplazamiento, recristalización, etc. Finalmente puede llegarse a la disolución fosildiagenética o a la destrucción total por el metamorfismo, si bien este caso es raro ya que se encuentran en sedimentos desde el Jurásico que suelen estar poco o nada afectados por el metamorfismo. El estado de conservación que finalmente presentan las conchas es importante, porque de ello depende que se puedan realizar estudios isotópicos para

reconstruir el paleoambiente del medio en que se desarrollaron. Así los ejemplares procedentes de los sondeos del DSDP-ODP suelen estar muy bien conservados, permitiendo realizar estudios isotópicos ($\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$) para estimar la temperatura y la productividad. Esta técnica está dando lugar a resultados muy interesantes; así, por ejemplo, se ha descubierto que las especies globigeriniformes del Paleoceno vivieron por debajo de las muricocarenadas (morozovéllidos y acarínidos), al contrario de lo que se suponía.

En consecuencia, el excelente registro de los foraminíferos planctónicos, la extrapolación de los datos neontológicos y la consideración de los aspectos tafonómicos han permitido solucionar problemas de gran interés y se les suele considerar el grupo micropaleontológico con mayores aplicaciones.

Bibliografía

- APELLANIZ, E. y otros 8 autores. 1997. Analysis of uppermost Cretaceous-lowermost Tertiary hemipelagic successions in the Basque Country (western Pyrenees): evidence for a sudden extinction of more than half planktic foraminifer species at the K/T boundary. *Bulletin de la Société géologique de France*, 168(6), 783-793.
- ARENILLAS, I., ALEGRET, L., ARZ, J. A. y MOLINA, E. 2000 a. El uso didáctico de los foraminíferos en la enseñanza de Ciencias de la Tierra: su distribución paleoceanográfica en el tránsito Cretácico-Terciario. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 8(2), 108-118.
- ARENILLAS, I., ARZ, J. A., MOLINA, E. y DUPUIS, C. 2000 b. An independent test of planktic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at El Kef, Tunisia: Catastrophic mass extinction and possible survivorship. *Micropaleontology*, 46, 31-49.
- ARZ, J. A., ARENILLAS, I. y MOLINA, E. 2000. El impacto de un asteroide en Yucatán y la gran extinción del límite Cretácico/Terciario. *Ciencia UANL*, 3(2), 154-159.
- BANNER, F. T. 1982. A classification and introduction to the Globigerinacea. En: *Aspects of Micropaleontology* (F. T. Banner y A. R. Lord, ed.), George Allen y Unwin, 143-239.
- BÉ, A. W. H. 1982. Biology of planktonic foraminifera. En: *Foraminifera: notes for a short course* (T. W. Broadhead, ed.). Studies in Geology, 6, 51-89.
- BERGGREN, W. A., KENT, D. V., AUBRY, M. P. y HARDENBOL, J. ed. 1995. *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*. SEPM Special Publication, 54, 1-386.
- BLOW, H. M. 1979. *The Cainozoic Globigerinida*. E. J. Brill, 3 vol., 1-1413.
- BOLLI, H. M., SAUNDERS, J. B. y PERCH-NIELSEN, K. ed. 1985. *Plankton Stratigraphy*. Cambridge University Press, 2 vol. 1-1032.

- BOUDAGHER-FADEL, M. K., BANNER, F. T., WHITTAKER, J. E. 1997. *The Early Evolutionary History of Planktonic Foraminifera*. British Micropaleontological Society Publication Series, Chapman and Hall, 1-269.
- GONZÁLEZ-DONOSO, J. M., SERRANO, F. y LINARES, D. 1999. Sobre la estimación de la temperatura de las aguas marinas superficiales del Plioceno a partir de asociaciones de foraminíferos planctónicos recientes. *Revista Española de paleontología*, n° extr. Homenaje al Prof. J. Truyols, 89-96.
- HAYNES, J. R. 1981. *Foraminifera*. Macmillan Publishers Ltd, 1-433.
- HEMLEBEN, Ch., SPINDLER, M. y ANDERSON, O. R. 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*. Springer-Verlag, 1-363.
- KAIHO, K. y LAMOLDA, M. 1999. Catastrophic extinction of planktonic foraminifera at the Cretaceous-Tertiary boundary evidenced by stable isotopes and foraminiferal abundance at Caravaca, Spain. *Geology*. 27(4), 355-358.
- LOEBLICH, A. R. y TAPPAN, H. 1987. *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company, 2 vol. 1-970.
- MOLINA, E. 1990. Ontogenia y tafonomía de los foraminíferos planctónicos: consecuencias de su aplicación geológica. En: *I Reunión de Tafonomía y Fosilización* (S. Fernández López, ed.), Universidad Complutense-CSIC, 231-236.
- MOLINA, E., ARENILLAS, I. y ARZ, J. A. 1998. Mass extinction in planktic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary in subtropical and temperate latitudes. *Bulletin de la Société géologique de France*, 169(3), 351-363.
- POSTUMA, J. A. 1971. *Manual of planktonic foraminifera*. Elsevier, 1-420.
- STAINFORTH, R. M. y otros 4 autores. 1975. Cenozoic planktonic foraminiferal zonation and characteristics of index forms. *Paleontological Contributions, University of Kansas*, 62, 1-425.