

Paleobiogeografía y correlaciones bioestratigráficas intercontinentales con carofitas cretácicas y macroforaminíferos paleocenos

Palaeobiogeography and intercontinental biostratigraphic correlations with Cretaceous charophytes and Palaeocene larger foraminifera

Carles Martín-Closas ⁽¹⁾, Josep Serra Kiel ⁽¹⁾, Carles Ferràndez Cañadell ⁽¹⁾, Sheila Villalba-Breva ⁽¹⁾, Alejandro Gallardo ⁽¹⁾ y Josep Tosquella ⁽²⁾

⁽¹⁾ Departament d'Estratigrafia, Paleontologia i Geociències marines. Facultat de Geologia. Universitat de Barcelona, 08028 Barcelona. cmartinclosas@ub.edu; josepserra@ub.edu; carlesferrandez@ub.edu; sheilavillalbabreva@ub.edu; alejandrogallardo@ub.edu

⁽²⁾ Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Huelva, Campus Universitario de "El Carmen" Avenida 3 de Marzo s/n, 21071 Huelva. josep@uhu.es

ABSTRACT

Cretaceous charophytes and Palaeocene larger foraminifera are facies-linked microfossils used to perform biostratigraphic correlation between distant basins, in Eurasia (charophytes) or the whole Tethys (larger foraminifera). The capability of these organisms for dispersal and colonization is analysed and appears to be dependent both on palaeoecological and palaeobiological factors. During the Cretaceous of the Northern hemisphere, Clavatoracean charophytes include five cosmopolitan or subcosmopolitan species. They display a generalistic range of habitats (from fluvial siliciclastic to alkaline lacustrine and brackish) and conjoint gametangia (monoecious) allowing them to colonize effectively new sites and disperse. Palaeocene Tethyan larger foraminifera that show a large distribution live in the deeper parts of shallow platforms, a habitat where the taxonomic diversity within the group is low. Significant for the long range geographic expansion of larger foraminifera is the possibility to catch planktonic algae to establish the species-specific endosymbiosis that characterize the group. In spite of being so different, both case-studies suggest that there are common patterns of biogeographic behaviour of this kind of facies-linked microfossils, which could lead to propose a model of biogeographic constraints in long distance biostratigraphic correlation.

Key words: Biogeography, Cretaceous, Palaeogene, larger foraminifera, Charophytes.

Geogaceta, 49 (2010), 19-22
ISSN: 2173-6545

Fecha de recepción: 15 de julio de 2010
Fecha de revisión: 3 de noviembre de 2010
Fecha de aceptación: 26 de noviembre de 2010

Introducción

El establecimiento de correlaciones bioestratigráficas entre cuencas sedimentarias muy alejadas se ha reservado tradicionalmente a microfósiles de distribución oceánica, como son el nanoplancton calcáreo o los foraminíferos planctónicos. No obstante, en la práctica bioestratigráfica estas correlaciones se han llevado igualmente a cabo a partir de fósiles ligados a facies, como es el caso de las carofitas, un filum de plantas limitado a ambientes acuáticos dulceacuólicas y salobres, o los macroforaminíferos, un grupo que se desarrolla en plataformas tropicales y oligotróficas.

Este estudio explora las causas que permitieron a determinadas especies de estos grupos alcanzar una distribución biogeográfica amplia y, por consiguiente, ser útiles en correlaciones

bioestratigráficas a escala intercontinental. Qué duda cabe de que la comprensión del proceso mediante el que una especie alcanza cuotas altas de cosmopolitismo puede ayudar a mejorar la correlación entre escalas bioestratigráficas de cuencas alejadas y evitar también posibles sesgos de correlación debidos a retrasos durante los procesos de migración o a registros parciales, controlados por facies, en biozonaciones locales.

Los resultados presentados se basan en dos casos de estudio, uno para medios continentales y otro para medios marinos. El conjunto de la información utilizada para realizar este estudio se ha acumulado durante la realización de sucesivos proyectos de investigación I+D coordinados desde la Universidad de Barcelona desde 1990 y permiten proponer algunas hipótesis que nos conduzcan finalmente a un modelo biogeográfico histórico más general.

Biogeografía de las clavatoráceas (carofitas cretácicas)

Las clavatoráceas constituyen una familia destacada de las floras de carofitas del Cretácico inferior en las cuencas continentales peritéticas y algunas especies son elementos importantes en cuencas americanas y asiáticas. Desde un punto de vista morfológico y filogenético la familia se caracteriza por presentar fructificaciones que incluyen un oosporangio envuelto por una cubierta vegetativa especializada o utrículo. Los fósiles de clavatoráceas consisten en los restos biocalcificados de partes de sus talos y fructificaciones. La abundancia de estos fósiles en las facies lacustres y palustres de las cuencas cretácicas y su utilidad bioestratigráfica ha permitido registrar un acervo importante de información acerca de su distribución espacio-temporal y pro-

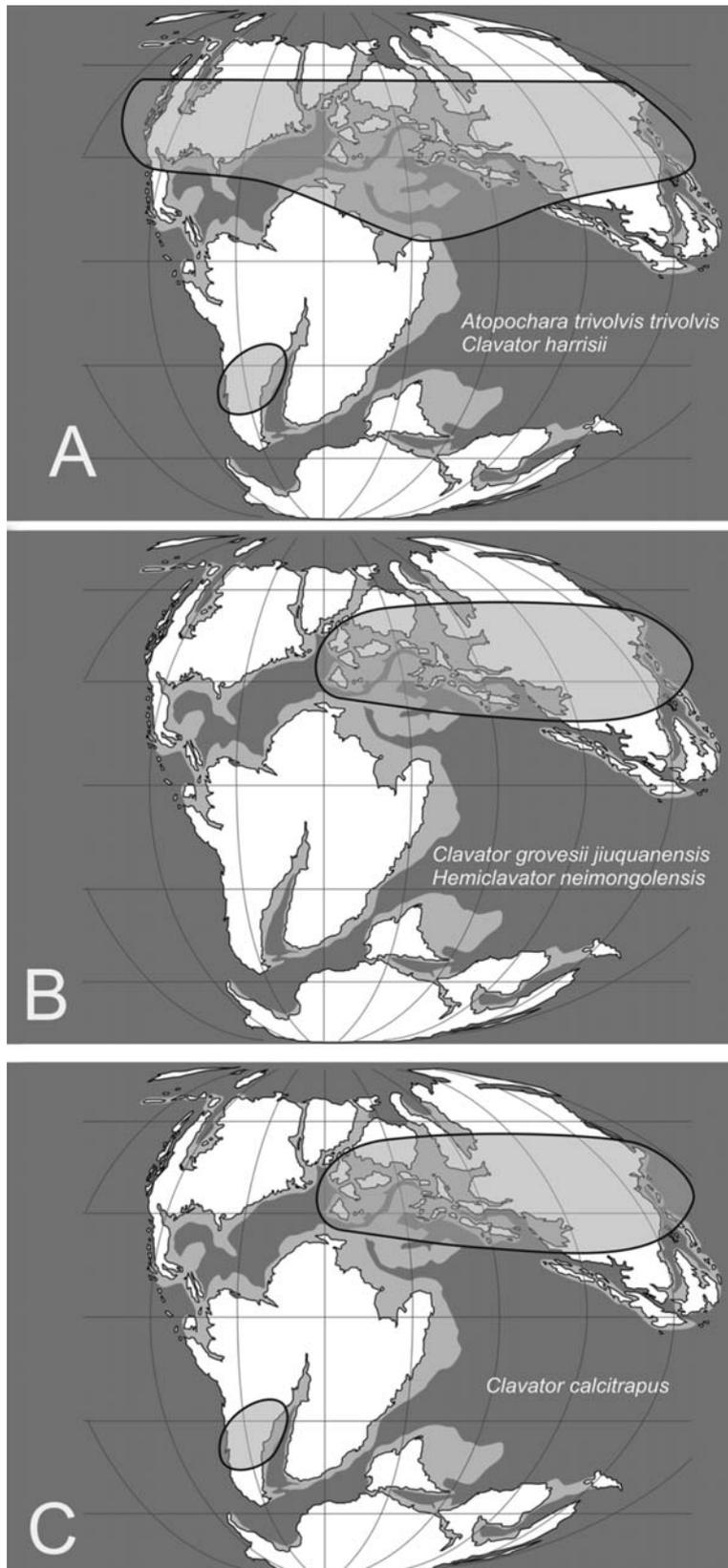


Fig. 1.- Ejemplos de distribución de clavatoráceas cosmopolitas y subcosmopolitas del Barremiense-Aptiense. Paleogeografía del mundo hace 120 Ma modificada de Blakey (2006).

Fig. 1.- Examples of distribution of cosmopolitan and subcosmopolitan clavatoraceans of the Barremian-Aptian. World palaeogeography modified from Blakey (2006).

poner algunas hipótesis contrastables sobre su distribución y su biogeografía histórica (Palamarev, 1971; Schudack *et al.*, 1998; Musacchio, 2000; Martín-Closas y Wang Q., 2008; 2010).

La distribución de las clavatoráceas muestra una región peritética donde no sólo se documentan la mayoría de los primeros registros de la familia sino que también acoge la mayor parte de las especies evolutivas en el sentido de Martín-Closas (1996). Hasta un 80% de estas especies serían endémicas de esta región, mientras que únicamente cinco especies alcanzarían distribuciones cosmopolitas o subcosmopolitas en algún momento de su evolución. Sólo dos de las especies, *Atopochara trivolvis* PECK y *Clavator harrisii* PECK, serían enteramente cosmopolitas en la franja tropical y paratropical del hemisferio norte durante el Barremiense-Aptiense (Fig. 1A). Durante el mismo intervalo, otras tres especies serían subcosmopolitas en el hemisferio norte. Se trata de *Clavator grovesii* HARRIS EMEND. SCHUDACK (variedades *jiuquanensis* y *caperatus*), *Clavator calcitrapus* GRAMBAST y *Hemiclavator neimongolensis* WANG ET LU (Figs. 1B-C). Las dos especies cosmopolitas y al menos una de las subcosmopolitas, *Clavator calcitrapus* GRAMBAST, también se han documentado en cuencas del cono sur americano (Argentina y Brasil), que por el momento constituye la única región bien conocida de este hemisferio por lo que se refiere a las carófitas (Musacchio, 2000).

Las hipótesis actuales indican que las especies de distribución amplia radiarían desde la región peritética, un archipiélago de islas con paleogeografía compleja y cambiante a lo largo del Cretácico inferior. Esta paleogeografía sugiere que la probabilidad de que se realizaran especiaciones alopatricas fue elevada. La expansión de las especies cosmopolitas y subcosmopolitas se realizó a partir del Valanginiense, primero hacia el este, hasta alcanzar el Extremo Oriente durante el Hauteriviense o Barremiense, en función de cada especie. La expansión hacia Norteamérica parece más tardía, posiblemente del Barremiense. Los procesos de migración no siempre fueron regulares. En algunas especies existen pruebas de colonizaciones sucesivas separadas por intervalos de regresión a sus zonas de origen. En el Albiense la mayor parte de las clavatoráceas perdió la capacidad de colonización a gran distancia y se formaron endemismos infraespecíficos a partir de los antiguos representantes cosmopolitas. A partir del final del Albiense y durante el Cretácico superior la familia de las

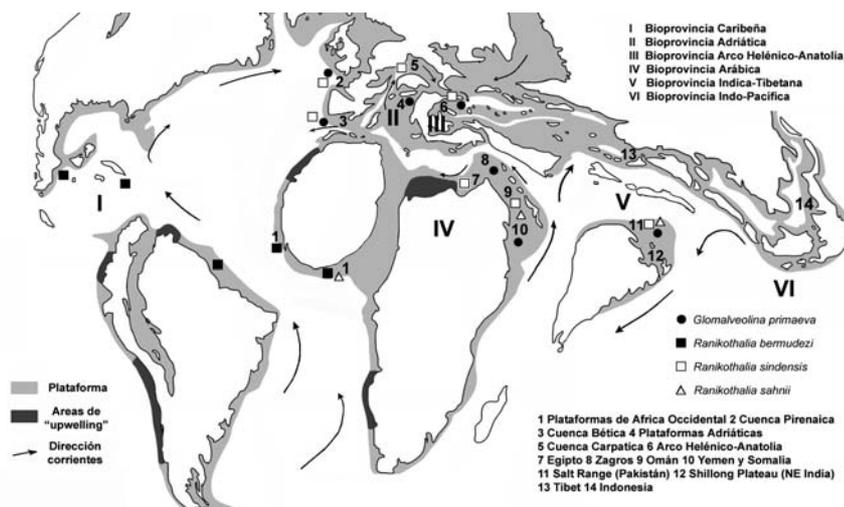


Fig. 2.- Distribución biogeográfica de los macroforaminíferos subcosmopolitas de los géneros *Ranikothalia* y *Glomalveolina* en el Paleoceno Superior (Thanetiense).

Fig. 2.- Biogeographic distribution of the Late Palaeocene (Thanetian) subcosmopolitan larger foraminiferal genera *Ranikothalia* and *Glomalveolina*.

caráceas relevó a las clavatoráceas y desarrolló también ejemplos de cosmopolitismo, como *Sphaerochara verticillata* PECK, recientemente señalado por Martín-Closas y Dilcher (2009).

El análisis de estos patrones biogeográficos históricos y la comparación con los modelos biogeográficos de las carofitas actuales, permiten plantear algunas hipótesis sobre las causas subyacentes al comportamiento cosmopolita en las clavatoráceas. En primer lugar cabe descartar algunas posibles causas, como pueden ser las climáticas o las puramente paleogeográficas. Las clavatoráceas de distribución amplia eran capaces de dispersarse a gran distancia atravesando cinturones climáticos diferentes, incluso entre hemisferios, y salvar barreras paleogeográficas importantes, como las franjas marinas que separaban las islas tetianas de los grandes continentes adyacentes. Como máximo estas barreras pudieron retrasar los eventos de colonización pero no impedirlos. En segundo lugar los análisis sedimentológicos y paleoecológicos señalan claramente que las especies cosmopolitas y subcosmopolitas tenían una gran capacidad de colonización de hábitats diferentes, desde los medios lacustres y palustres dulceacuólicas y alcalinos que constituyeron su cuna tetiana, hasta medios salobres litorales o fluviales siliciclásticos en las cuencas americanas o asiáticas. Este parece ser uno de los factores importantes a tener en cuenta en el estado actual del conocimiento.

Otro factor determinante surge al comparar los datos paleobiogeográficos expuestos con los modelos biogeográficos de las carofitas actuales (familia de las

caráceas). Así, Proctor (1980) señaló que en el género *Chara* sólo las especies cuyos gametangios masculinos y femeninos se disponen conjuntamente sobre la misma planta (especies monoicas), presentan distribuciones cosmopolitas. Esto sería debido a la excepcionalidad de los eventos de dispersión a gran distancia, que dependen enteramente de determinadas especies de aves acuáticas migrantes. Tras uno de estos eventos, únicamente las especies de carofitas monoicas son capaces de crecer en poblaciones sexualmente viables y dispuestas para continuar la migración. Esto explicaría, según Proctor (1980), que sólo las especies monoicas de *Chara* estén presentes en las islas oceánicas.

La conservación de los gametangios masculinos (anteridios) es excepcional en el registro fósil de las carofitas, y dificulta la verificación de este mecanismo en las clavatoráceas. Tenemos pruebas directas de que al menos una de las especies cosmopolitas era monoica, *Atopochara trivolvii* PECK.

Biogeografía de los macroforaminíferos del Paleoceno Superior

Los macroforaminíferos son organismos unicelulares de grandes dimensiones que se desarrollan en medios neríticos pobres en nutrientes (meso-oligotróficos) y en climas subtropicales-tropicales. Se trata de organismos altamente especializados (estrategia K) que presentan un ciclo vital compuesto por generaciones de gamontes y de esquizontes. Uno de los rasgos biológicos más característicos del grupo es la

existencia de endosimbiosis con algas unicelulares generalmente planctónicas que les suministran la materia orgánica para su metabolismo. Cada especie de macroforaminífero requiere un simbionte algal unicelular específico (Leutenegger, 1977; 1984).

Los macroforaminíferos pueden ser bentónicos sésiles, de vida libre sobre el substrato o epifíticos sobre vegetación marina perenne («sea-grass»). La luminosidad es el parámetro determinante en su distribución, ya que todos ellos se ubican en la zona eufótica de la plataforma. A partir de la distribución ambiental de las formas actuales y del registro fósil se ha establecido una zonación de asociaciones de macroforaminíferos desde los medios más someros a los más profundos dentro de la zona eufótica de la plataforma (Hottinger, 1983; Reiss y Hottinger, 1984; Serra-Kiel *et al.*, 1991).

La abundancia y rápida evolución de estos organismos ha sido la razón de que hayan sido utilizados como elementos de datación bioestratigráfica para los intervalos Carbonífero, Cretácico y Paleógeno. Sin embargo la correlación entre cuencas alejadas (transoceánicas) presenta dificultades por la ausencia o poca presencia de formas de amplia distribución.

En este trabajo presentamos los resultados preliminares de la biogeografía de los macroforaminíferos de amplia distribución del Thanetiense (Biozonas SBZ 3 y SBZ 4 de Serra-Kiel *et al.*, 1998). En este intervalo de tiempo se pueden distinguir por lo menos cinco bioprovincias de macroforaminíferos (Fig. 2): (1) Bioprovincia Caribeña, (2) Bioprovincia Adriática (3) Bioprovincia del Arco Helénico-Anatolia, (4) Bioprovincia Árabe, (5) Bioprovincia Indica-Tibetana y (6) Bioprovincia Indo-Pacífica. Otras cuencas que no se incluyen dentro de estas bioprovincias son las Plataformas de África Occidental y las cuencas Pirenaica y Bética, que se consideran periféricas atlánticas.

La máxima diversidad taxonómica de géneros y especies se registró en la Bioprovincia Adriática y en la Bioprovincia del Arco Helénico-Anatolia, especialmente en asociaciones de medios de plataforma somera y protegida. Por el contrario en los ambientes más profundos para la distribución del grupo, como las plataformas medias, la diversidad taxonómica fue baja y estuvo dominada por macroforaminíferos hialinos, como nummulítidos (*Ranikothalia*, *Assilina*, *Nummulites*) y discociclínidos (*Discocyclina*, *Orbitoclypeus*). Estos medios no sólo representan las zonas peor iluminadas de la plataforma eufótica sino que

además fueron las más expuestas a corrientes oceánicas de afloramiento (*upwelling*), que según Hottinger (1990) representaron barreras ecológicas, constituidas por plumas eutróficas en algunos márgenes continentales.

Fueron precisamente algunos de los macroforaminíferos de plataformas medias los que desarrollaron distribuciones biogeográficas más amplias (Fig. 2). Así por ejemplo del género *Ranikothalia* existen especies subcosmopolitas: (1) *Ranikothalia bermudezi*, se ha documentado en la Bioprovincia Caribeña y en la Plataforma Africana Occidental, (2) *Ranikothalia sahnii* se extendió desde la Plataforma Africana Occidental a la Bioprovincia Arábiga y a la Bioprovincia Indica-Tibetana y (3) *Ranikothalia sindensis* se localiza en la Cuenca Pirenaica, Bioprovincia del Arco Helénico-Anatolia, Bioprovincia Arábiga y Bioprovincia Indica-Tibetana. Igualmente, *Assilina yvettae* se encuentra representada en las Cuencas Pirenaica y Bética, en la Bioprovincia del Arco Helénico-Anatolia, y en la Bioprovincia Arábiga. La razón que explicaría la amplia distribución de algunos macroforaminíferos de plataforma media durante el Thanetiense parece radicar en la relativamente amplia extensión paleogeográfica de estos medios, su conexión mutua mediante corrientes transoceánicas que facilitarían la dispersión de las especies y su relativa estabilidad frente a los cambios relativos del nivel del mar.

No obstante, el carácter favorable de las plataformas medias para la dispersión de los macroforaminíferos no puede considerarse como una causa suficiente para comprender la distribución del grupo. En plataformas someras protegidas se registró durante el Paleoceno un caso de amplia distribución, se trata del alveolínido *Glomalveolina primaeva* (Fig. 2) que se localiza en la Cuenca Pirenaica, Cuenca Bética, Bioprovincia Adriática, Bioprovincia del Arco Helénico-Anatolia, Bioprovincia Arábiga y en la Bioprovincia Indica-Tibetana, asociada a endemismos que vivían a una profundidad similar, como el porcelanado «*Taberina*» *daviesi*, una forma exclusiva de la Bioprovincia Arábiga. Esta excepción sugiere que existirían otros parámetros más allá de la paleoecología que permitirían la dispersión eficaz de las especies en regiones alejadas. Uno de los procesos que parecen ser determinantes en macroforaminíferos actuales para el establecimiento de nuevas poblaciones viables es la posibilidad de que la generación esquizonte, que nace carente de simbioses, pueda adquirirlos en la nueva localidad colonizada. Dado que la relación simbiote-

huésped se establece a nivel específico, la dispersión sólo será viable si la región colonizada por el macroforaminífero dispone de su simbiote algal. Está claro que en medios relativamente más abiertos de la plataforma los simbioses planctónicos serán de captación más fácil que en las plataformas internas.

Conclusiones

Las correlaciones bioestratigráficas intercontinentales mediante carofitas cretácicas y macroforaminíferos paleocenos se realizan mediante unas pocas especies cosmopolitas o subcosmopolitas que presentan determinados rasgos biogeográficos y paleoecológicos. Concretamente, en el caso de las carofitas cretácicas se trata de especies monoicas y euritípicas, que pueden colonizar tanto lagos permanentes alcalinos como marismas salobres o ambientes fluviales siliciclásticos. En el caso de los macroforaminíferos paleocenos, se trata de especies de hábitat relativamente profundo en la plataforma eufótica y de aquellos que serían capaces de adquirir sus simbioses algales específicos después de la dispersión. La repartición biogeográfica de los macroforaminíferos estaría por tanto supeditada a la de las algas unicelulares con las que establecen relaciones simbióticas. Por otro lado, la ausencia del simbiote específico puede llevar al desarrollo de la simbiosis con una especie o grupo distinto de algas. En ese caso, se puede producir un cambio en el hábitat o en la morfología y arquitectura de la concha que dé lugar a un endemismo o a una radiación adaptativa (Richardson, 2001).

La existencia de requerimientos biogeográficos similares para el establecimiento de correlaciones bioestratigráficas intercontinentales en dos grupos de microfósiles tan distintos como carofitas y macroforaminíferos, sugiere que existen unos patrones comunes, condicionados por la paleoecología y la paleobiología. Desde el punto de vista paleoecológico las especies de distribución cosmopolita y subcosmopolita presentan la capacidad de ser relativamente inertes a los cambios ambientales. Desde el punto de vista paleobiológico, presentan adaptaciones que facilitan que la dispersión del grupo no quede frenada después de la colonización inicial. Estos patrones apuntan hacia la posibilidad de establecer un modelo biogeográfico que permita delimitar las características de las especies cosmopolitas de microfósiles ligados a facies y con interés para las correlaciones bioestratigráficas a gran distancia.

Agradecimientos

Este artículo es una contribución al proyecto CGL2008-00809/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación. Los autores desean agradecer a J. Pignatti y E. Musacchio la revisión del manuscrito original.

Referencias

- Blakey, R. (2006). <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/globaltext2.html>.
- Hottinger, L. (1983). *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, 30, 239-253.
- Hottinger, L. (1990). En: IV Simposio Ecología Paleoecología Comunità Bentónica. Actas, 35-51.
- Leutenegger, S. (1977). *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, 15, 26-34.
- Leutenegger, S. (1984). *Journal of Foraminiferal Research*, 14 (1), 16-35.
- Martín-Closas, C. (1996). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 94, 259-293.
- Martín-Closas, C. y Dilcher, D. (2009). *Charophytes*, 2, 9-12.
- Martín-Closas, C. y Wang, Q. (2008). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 260, 435-451.
- Martín-Closas, C. y Wang, Q. (2010). En: *Biogeography* (M. Gailis y S. Kalnins, Eds.). Nova Science, 203-217.
- Musacchio, E.A. (2000). *Cretaceous Research*, 21, 211-220.
- Palamarev, E. (1971). *Mitteilungen des Botanischen Instituts Sofia*, 21, 145-159.
- Proctor, V.W. (1980). *Journal of Phycology*, 16, 218-233.
- Reiss, Z. y Hottinger, L. (1984). *The Gulf of Aqaba ecological micropaleontology. Ecological studies*, 50, Springer, 354 p.
- Schudack, M.E., Turner, C.E. y Peterson, F. (1998). *Modern Geology*, 22, 379-414.
- Richardson, S.L. (2001). *Paleobiology*, 27(2), 262-289.
- Serra-Kiel, J., Robador, A., Samsó, J.M. y Tosquella, J. (1991). En: *Introduction to the Early Paleogene of the South Pyrenean Basin*, Field-trip Guidebook, ITGE, 91-96.
- Serra-Kiel, J., Hottinger, J., Caus, E., Drobne, K., Ferrández, C., Jauhri, A.K., Less, G., Pavlovec, R., Pignatti, J., Samsó, J.M., Schaub, H., Sirel, E., Strougo, A., Tambareau, Y., Tosquella, J. y Zakrevskaya, E. (1998). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 169 (2), 281-299.