

## RELACIONES ENTRE LOS CAMBIOS SECUENCIALES Y LA EVOLUCIÓN BIOLÓGICA EN LOS *NUMMULITES* DEL EOCENO Y LAS CARÓFITAS DEL CRETÁCICO

J. Serra-Kiel(\*) y C. Martín-Closas(\*)

(\*) Departament de Geologia Dinàmica, Geofísica i Paleontologia. Facultat de Geologia. Universitat, 08028. BARCELONA.

### RESUMEN

Las Secuencias Depositionales y la evolución de los ecosistemas presentan un desarrollo semejante. Los episodios iniciales se caracterizan por una entrada brusca de energía externa; posteriormente, la energía acumulada se degrada en un proceso lento. Las modificaciones de los ecosistemas quedan reflejados en diferentes comportamientos evolutivos de los organismos.

El estudio de las relaciones entre el desarrollo de una Secuencia Depositional, los cambios de los ecosistemas y el comportamiento evolutivo de dos taxa diferentes (*Nummulites* del Eoceno y carófitas del Cretácico) ha permitido establecer en que momento del desarrollo de una Secuencia Depositional se sitúan los procesos de especiación, extinción, transformación anagenética y *stasis*.

Los intervalos transgresivos que implicaron una ampliación del hábitat, favorecieron en ambos casos los procesos de especiación. Los procesos de extinción en *Nummulites* estuvieron relacionados con cambios en la circulación de aguas marinas durante el desarrollo de prismas progradantes. En las carófitas estos procesos tuvieron lugar por inundación de los ambientes lacustres-palustres carbonatados y cuando estos ambientes fueron sustituidos por marismas siliciclásticas con las primeras angiospermas acuáticas. Las transformaciones anagenéticas y las etapas de *stasis* reflejan momentos de estabilidad ambiental (estabilización de altos o bajos niveles del mar en el caso de las carófitas).

**Palabras claves:** Secuencias Depositionales, Evolución Biológica, *Nummulites*, Eoceno, Carófitas, Cretácico.

### ABSTRACT

Speciation, extinction, anagenetic transformation and stasis of both Eocene *Nummulites* of the South-Pyrenean Basin and Cretaceous Charophyta from the Mesogea occurred at particular moments during the development of a Depositional Sequence, as it has been observed in a comparison between the evolution of this taxa, the changes in their respective ecosystems and the development of the related Depositional Sequences.

Larger foraminifera and charophyte speciation took place during sea level rises that widened and diversified the habitats of these organisms.

Species extinctions occurred in different paleoenvironmental settings. Nevertheless, all these situations result from physical or ecological changes, that made the development of large foraminifera or charophytes difficult. Thus, the extinction of *Nummulites* is often associated with reductions in the surface of the carbonatic platforms. At the end of Bartonian, the extinction of large *Nummulites* can be correlated with a change in the form of the basin margin, that passed from being homoclinal to present an accentuated slope. This slope was created by a progradating highstand system tract that probably produced important changes in the submarine currents. The new basin margin form favoured the development of submarine convective currents and the eutrofisation of waters, which determined the substitution of *Nummulites* by other, more competitive organisms like corals. In an other example we conclude that *Assilina* became prematurely extinct in the Upper Lutetian of the South-Pyrenean Basin as a result of the substitution of the carbonatic sedimentation in the platform by a siliciclastic, muddy, prodeltaic sedimentation. In that case, the last cause of the extinction was a tectonic reactivation of the detritic supplies.

In the Mesogean Charophyta, the extinction of species is related to the flooding of the oligotrophic, stable and wide carbonatic swamps ("Purbeck-Weald" facies) in the Aptian. These environments were substituted by paralic siliciclastic swamps, inadequate for the development of charophytes. At the same time, subaquatic angiosperms became dominant in the marshy environments and displaced charophytes.

The anagenetic transformation of species has only been studied in the Clavatoraceae, a charophyte family with a large number of gradually changing species.

The acceleration of anagenetic processes was always related to the stabilisation of regional wide carbonatic swamps. This setting was extremely favourable to the development of charophytes. It took place during the Berriassian and the Lower Barremian and coincided with a stabilisation of a high sea level.

*Stasis* occurred in Clavatoraceae during the Valanginian and the Hauterivian. It coincided with a progressive reduction in the extension of the carbonatic swamps, which was produced in part by a stable low sea level and in part by slow subsidence velocity.

**Key words:** Depositional Sequence, Biological Evolution, *Nummulites*, Eocene, Charophyta, Cretaceous.

Serra-Kiel, J. y Martín-Closas, C. (1989): Relaciones entre los cambios secuenciales y la evolución biológica en los *Nummulites* del Eoceno y las carófitas del Cretácico. *Rev. Soc. Geol. España*, 2: 251-267.

Serra-Kiel, J. y Martín-Closas, C. (1989): Relations between sequential changes and biological evolution in Eocene *Nummulites* and Cretaceous Charophyta. *Rev. Soc. Geol. España*, 2: 251-267.

## 1. INTRODUCCIÓN

La evolución biológica está influida por la evolución de los ecosistemas. En este sentido, Margalef (1986) ha considerado los ecosistemas como máquinas que impulsan la evolución de los organismos. Los cambios en los ecosistemas presentan, según el mismo autor, una marcada asimetría. Los cambios rápidos se asocian a entradas de energía externa, imprevisibles por el ecosistema (impactos energéticos), que determinan una simplificación del mismo o el inicio de unas nuevas condiciones ambientales. Los cambios lentos reflejan una degradación progresiva de la energía inicial y corresponden a procesos de autoorganización del ecosistema. Los diferentes impactos energéticos delimitan, de hecho, discontinuidades en la evolución de los ecosistemas.

Las Secuencias Depositionales, en el sentido de Haq *et al.* (1987), presentan un desarrollo energético discontinuo similar al de los ecosistemas. En ellas, las entradas de energía externa se originan como consecuencia de los cambios relativos del nivel del mar. Desde el punto de vista hidrodinámico, una subida o un descenso del nivel del mar representa una variación en la energía potencial de la masa de agua. Esta variación de energía potencial se traduce en una variación de energía cinética, que el mar invierte sobre el sistema sedimentario en parte en forma de trabajo. El trabajo aportado por la subida del nivel del mar permite la construcción del prisma agradante (intervalo transgresivo) mientras que su descenso determina la erosión correspondiente a la superficie de límite de secuencia y la sedimentación del cono submarino. En los momentos de inflexión de la curva de oscilación del nivel del mar la variación de energía es mínima y en consecuencia el trabajo realizado por el mar sobre el sistema sedimentario también es reducido. En estos momentos el sistema sedimentario puede desarrollar su propio potencial energético en la construcción de prismas progradantes (HST, LST, SMW.).

En consecuencia con lo expuesto anteriormente, el desarrollo de los ecosistemas y de una Secuencia Depositional son análogos desde el punto de vista de los cambios energéticos. Ambos presentan una entrada rá-

vida de energía externa y un desarrollo lento de la energía acumulada.

En este trabajo estudiamos la respuesta de los organismos a los cambios energéticos de su marco físico, durante el desarrollo de una Secuencia Depositional. El estudio se ha realizado a partir de dos ejemplos muy distintos tanto desde el punto de vista biológico (macroforaminíferos y carófitas), como paleogeográfico (plataforma marina en un marco tectónico compresivo, marismas carbonatadas en un marco tectónico distensivo), como cronostratigráfico (Eoceno y Cretácico). Sin embargo, ambos ejemplos se sitúan en ambientes sedimentarios donde los intercambios energéticos entre el mar y el continente son muy manifiestos. Por ello, constituyen una buena base para el análisis propuesto.

Desde el punto de vista paleontológico queremos destacar que el concepto de especie utilizado en el trabajo es el de *especie evolutiva*, definido por Wiley (1981). Las líneas filéticas con sucesión de *especies gradualistas* de la sistemática tradicional se han considerado *especies evolutivas* que modifican gradualmente sus características iniciales sin experimentar procesos de especiación. Estos cambios graduales se han denominado *transformación anagenética* de una *especie evolutiva*. Los procesos de especiación corresponden a los procesos de escisión definidos por Wiley (1981) y Ax (1984).

En el caso de los *Nummulites* aunque se ha utilizado el concepto de *especie evolutiva*, se mantienen las denominaciones tradicionales para cada intervalo cronostratigráfico, mientras que las especies de carófitas se han designado de acuerdo con la revisión sistemática propuesta por Martín-Closas (tesis doctoral, en elaboración).

## 2. *Nummulites* DEL EOCENO PIRENAICO Y SU RELACION CON LAS SECUENCIAS DEPOSITIONALES.

### 2.1. Generalidades sobre los *Nummulites*

La evolución de los *Nummulites* estuvo fuertemente condicionada por su distribución ambiental. Esta dis-

tribución está determinada sobretodo por la existencia de una relación simbiótica con algas.

La actividad simbiótica entre foraminíferos y algas (cianofíceas, rodofíceas, diatomeas, clorofíceas o dinoflagelados) es fundamental para el desarrollo de los macroforaminíferos (Hallock, 1978; Leutenegger, 1977a, b; Lipps, 1983). En dicha relación el alga simbiote facilita la eliminación de CO<sub>2</sub> (Hansen y Dalberg, 1979), incrementa la tasa de calcificación del esqueleto del foraminífero (Cowen, 1983; Erez, 1978; Hallock y Hansen, 1978; Lee, 1980), y aporta energía suplementaria (nutrientes elaborados en la fotosíntesis) utilizable por el foraminífero (Leutenegger, 1984; Wefer *et al.*, 1981). En condiciones de laboratorio extremadamente oligotróficas el foraminífero favorece el desarrollo de los simbioses "cultivándolos" como partículas alimenticias para su sustento (Hallock, 1982; Lipps, 1983). Así, por un lado, la presencia de simbioses contribuye al éxito de la colonización del medio por parte de los macroforaminíferos (Bé y Hutson, 1977; Cowen, 1983), pero por otro lado ejerce un control sobre la distribución batimétrica de los mismos al condicionar la intensidad de la luz necesaria (Hallock, 1979, 1981; Hallock y Hansen, 1978).

Desde un punto de vista paleoecológico los macroforaminíferos se desarrollan preferentemente en los siguientes medios: a) Plataformas que no sobrepasen el límite eufótico. Los simbioses con clorofíceas se sitúan en aguas someras, los que poseen cianofíceas se desarrollan entre 0-70 m y los que tienen diatomeas entre 0-130 m. (Hottinger, 1982; Leutenegger, 1984). b) Aguas sin turbulencias (Cowen, 1983) c) Medios de carácter oligotrófico, pobres en fitoplancton (Hallock, 1982, 1985).

En consecuencia, los medios adecuados para el desarrollo de los macroforaminíferos con simbioses, son los que presentan condiciones oligotróficas y eufóticas, correspondientes a plataformas someras y mares epicontinentales, con un mínimo "upwelling" y mínimo aporte fluvial (convección oceánica reducida y creación de fondos oceánicos euxínicos) y uniformidad climática sin cambios fuertes estacionales de luz y temperatura (zonas tropicales y subtropicales).

Estos medios se desarrollaron ampliamente en momentos transgresivos a lo largo de la historia geológica. Estuvieron asociados a grandes secuencias deposicionales carbonáticas y coincidieron con momentos de radiación de macroforaminíferos. En concreto podemos mencionar la radiación de los fusulínidos durante el Pensilvaniense-Pérmico, de los orbitolínidos y orbitofididos durante el Cretácico, de los alveolínidos, numulítidos, discociclínidos, etc... durante el Eoceno y de los miogipsínidos y lepidociclínidos durante el Oligoceno superior-Mioceno inferior (Hallock, 1982, 1985; Tappan y Loeblich, 1988).

Un descenso del nivel del mar produce una desestabilización del medio, y puede ir acompañada de un aumento del aporte detrítico, la creación de un sistema de corrientes oceánicas importantes, y de gradientes de temperatura verticales y latitudinales fuertes. En estas

condiciones las especies oportunistas con estrategia de vida r (elevada tasa de reproducción y crecimiento rápido) tienen su máxima expansión, mientras que los macroforaminíferos con estrategia de vida K (reproducción anual y crecimiento lento), son menos competentes (Cowen, 1983; Hallock, 1985). Localmente la eutrofización que se produce en los arrecifes coralinos y el enriquecimiento de nutrientes por corrientes de *upwelling* en la plataforma, son factores limitantes para el desarrollo de foraminíferos con simbioses (Cowen, 1983).

## 2.2. Evolución y ciclos eustáticos

La relación entre evolución y ciclos eustáticos se ha sintetizado en la figura 1. El número de especies por biozona se ha obtenido a partir de los datos de Schaub (1981), Serra-Kiel (1984) y Tosquella (1988). Las primeras especies se encuentran en la base del Ilerdiense inferior y su aparición es una de las características que definen el límite inferior de este piso.

Observemos que desde el Ilerdiense inferior al Cuiense inferior se produce un incremento progresivo del número de especies, a la vez que la envolvente de los diferentes ciclos eustáticos va aumentando su carácter transgresivo. Durante el Cuiense medio y superior se reduce el número de especies, al mismo tiempo que la envolvente de los ciclos eustáticos indica un descenso del nivel del mar. Este descenso es muy marcado en el Cuiense superior.

En la base del Luteciense inferior (Biozona *N. gallensis*) se inició otro incremento del número de especies hasta el Luteciense medio. Destaquemos que el Luteciense inferior y medio coinciden con máximos transgresivos. Al contrario, el descenso del nivel del mar durante el Luteciense superior quedó marcado por una brusca disminución del número de especies. La transgresión Bartonense se señala con otro incremento del número de especies. Por último el carácter regresivo del Priabonense y base del Oligoceno determinó una disminución progresiva del número de especies.

En resumen, los incrementos progresivos o rápidos del número de especies coinciden con envolventes que indican un incremento progresivo de la intensidad de los intervalos transgresivos o máximos transgresivos muy desarrollados. La reducción del número de especies se puede relacionar con descensos progresivos o bruscos del nivel del mar.

De estas observaciones y de los datos biológicos que se han expuesto anteriormente, se concluye que los intervalos transgresivos, acompañados del desarrollo de extensas plataformas y una mayor diversificación de los medios, son momentos con un número mayor de especies y por tanto con una mayor tasa de especiación. Al contrario, durante las bajadas del nivel del mar se produce una reducción del número de especies; es decir, un aumento de la tasa de extinción.

En la Cuenca Eocena del Pirineo, los máximos en la distribución temporal del número de especies coinciden con el desarrollo de plataformas carbonatadas.

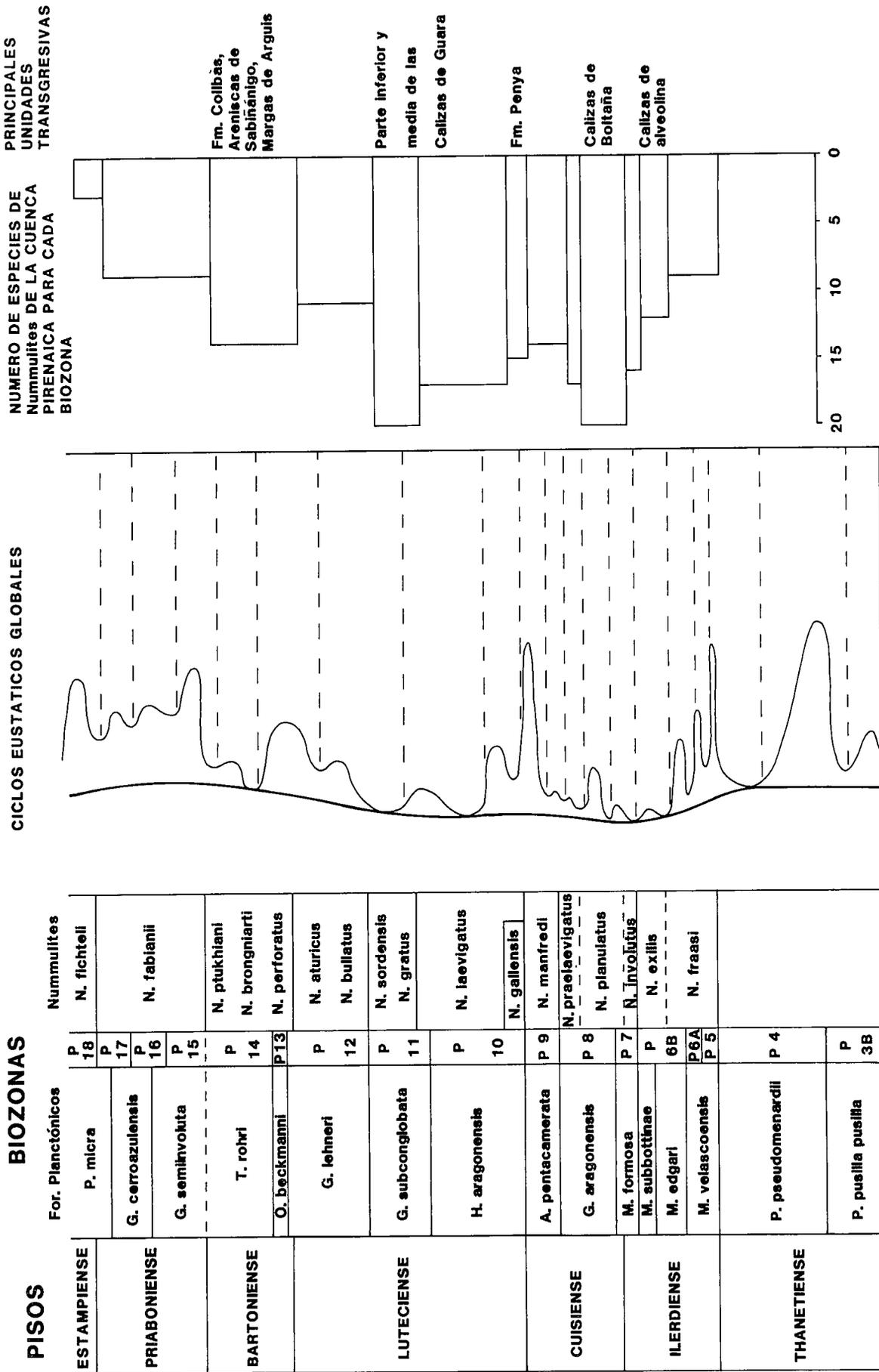


Fig. 1.- Relación entre los cambios eustáticos globales y las variaciones del número de especies de *Nummulites* de cada biozona. En el margen izquierdo de la figura se comparan las biozonaciones de *Nummulites* y de foraminíferos planctónicos. A la derecha se indican las principales unidades litostratigráficas de carácter transgresivo de la Cuenca Eocena del Pirineo.

Fig. 1.- Global eustatic changes related to changes in the number of *Nummulites* species in each biozone. At the left margin *Nummulites* and planktonic foraminifera biozonations are compared. At the right margin we indicate the main transgressive units of the Eocene Pyrenean Basin.

Este es el caso del incremento de especies en el Ilerdiense-Cuisiense inferior relacionado con las Formaciones Calizas de Alveolinas y Calizas de Boltaña, en el Luteciense basal con la Formación Peña, el Luteciense inferior y medio con las Formaciones Calizas de Tavertet y Calizas de Guara, y en el Bartoniense con las Formaciones de Collbàs, Areniscas de Sabiñánigo, Margas de Arguís, etc...

El desfase entre los límites de los ciclos eustáticos globales y los límites de las columnas correspondientes a la variación del número de especies en la figura 1 se debe al hecho que el desarrollo de una biozona (utilizada como unidad de tiempo para el diagrama de variación de especies) puede integrar varios ciclos eustáticos. Un conocimiento estratigráfico y paleontológico más detallado permitirá en el futuro precisar la relación entre las diferentes especiaciones y sus correspondientes intervalos transgresivos.

### 2.3. La influencia de los factores tectónicos.

Los datos disponibles actualmente, indican que los intervalos transgresivos que regulan las pautas evolutivas de los *Nummulites*, se deben a ciclos eustáticos globales. Sin embargo, las modificaciones sedimentarias que se producen en una cuenca tectónicamente activa, también pueden influir en los cambios biológicos. Así, en la Cuenca Eocena del Pirineo, la formación de bioprovincias y las extinciones locales responden a modificaciones de los ecosistemas, provocadas por la evolución tectosedimentaria de la cuenca.

Vía (1959), en su estudio de la fauna carcínica del Eoceno pirenaico, observó que las especies del Luteciense del sector oriental de la cuenca, entre el río Segre y el Mediterráneo, comprendían numerosos endemismos. Por el contrario, las especies del sector occidental eran las más cosmopolitas. Por este motivo, el autor citado definió dos bioprovincias separadas por un umbral, que actuaría como frontera biológica. Posteriormente Serra-Kiel (1984) reconoció igualmente las dos bioprovincias lutecienses a partir de la distribución paleogeográfica de las especies de *Nummulites*. Según este autor la diferenciación faunística de la provincia oriental estaría determinada por una modificación de las condiciones ecológicas de este sector de la Cuenca Eocena del Pirineo (zona comprendida entre Mediano-Boltaña y el Mediterráneo). Los cambios ecológicos se podrían atribuir al desplazamiento progresivo del Manto del Cotiella-Montsec, desde el Ilerdiense superior al Luteciense inferior (Soler-Sampere y Garrido, 1970).

En lo que se refiere a los *Nummulites* las dos bioprovincias lutecienses presentan las siguientes características:

a) *N. crusafonti*, *N. tavertetensis*, *N. puigsecensis* (todas del gr. *N. perforatus*) del Luteciense medio y superior son exclusivos del sector oriental de la cuenca, donde se desarrollaron con extraordinaria abundancia. En el sector occidental (comprendido entre Mediano-Boltaña y el Atlántico) el gr. *N. perforatus* está representado por otras especies (*N. crassus*, *N. deshayesi*, *N.*

*aturicus*...) más cosmopolitas.

b) Ausencia en el sector oriental de la especie evolutiva que incluye *N. millecaput*, muy abundante en el sector occidental.

c) Ausencia en el sector oriental de otros géneros de macroforaminíferos como *Operculina*, *Discocyclina* y presencia limitada de *Assilina*, en contraste con el resto de la cuenca.

Pensamos que la diferenciación de las dos bioprovincias se puede atribuir a la existencia de una ecoclina (cambio brusco en las condiciones ecológicas). El aislamiento paleogeográfico completo entre los dos sectores de la cuenca nos parece muy improbable, como se deduce de los datos actuales sobre su geometría.

A continuación exponemos los argumentos que nos llevan a relacionar esta ecoclina con la formación de una zona de aguas estratificadas con fondos anóxicos en el margen oeste del sector oriental.

Los argumentos paleontológicos se refieren a la distribución paleoambiental de los macroforaminíferos. La figura 2 elaborada a partir de Molina *et al.*, (1981) y Teixell y Serra-Kiel (1988), indica la distribución horizontal de estos organismos durante el Eoceno medio (Luteciense y Bartoniense). Todos estos macroforaminíferos requieren aguas euxínicas para su desarrollo. En la plataforma luteciense oriental sólo se encuentran las formas de *Nummulites* y macroforaminíferos más proximales a la línea de costa (*Alveolina*, *Orbitolites*...), en la zona de tránsito del *near-shore* con la plataforma, y faltan las formas características de la plataforma, especialmente *Operculina*, *Discocyclina* y *Nummulites* de facies más profundas (gr. *N. millecaput*), también es destacable la práctica ausencia de *Assilina*.

Desde el punto de vista sedimentológico, la comparación entre las facies de cuenca de ambos sectores de la Cuenca Eocena del Pirineo, aporta más argumentos en favor de esta hipótesis. Concretamente, en el sector occidental, las facies de cuenca están representadas por secuencias turbidíticas con ichnoespecies y bioclastos que indican fondos euxínicos y plataformas ricas en organismos. En el sector oriental, las facies más distales son margas con sulfatos, pobres en fauna, de fondos anóxicos. Estas margas están relacionadas con la progradación de un aparato deltaico situado en el borde nororiental de la cuenca. La paleogeografía que hemos descrito, con la diferenciación de las dos bioprovincias pirenaicas durante el Luteciense, se ha representado en la fig. 3.

El conjunto de estos argumentos, indicaría que durante el Luteciense, se desarrolló en el sector oriental de la cuenca una plataforma de aguas estratificadas con fondos anóxicos; la columna de agua anóxica debió comprender una gran parte de la columna total ya que la zona euxínica solo permitió la vida a las especies de aguas menos profundas.

El proceso de formación de una zona anóxica, está relacionado con el desplazamiento del Manto del Cotiella-Montsec, que progresivamente habría creado unas condiciones más restringidas en el sector oriental. A partir del Luteciense basal las corrientes de con-

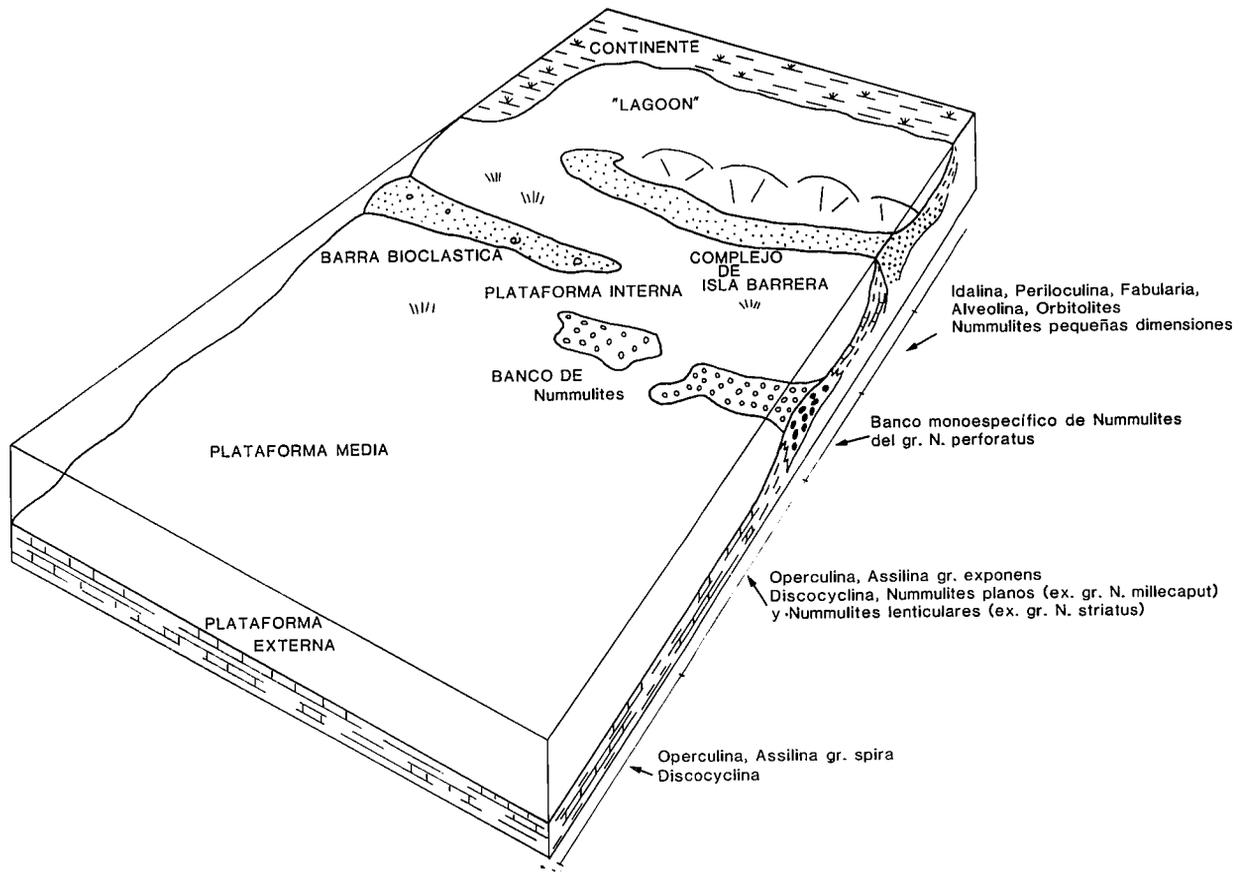


Fig. 2.- Esquema de la distribución de los macroforaminíferos durante el Eoceno Medio (Luteciense-Bartoniense), en un contexto transgresivo.  
 Fig. 2.- Environmental distribution of larger foraminifera during the Middle Eocene (Lutetian-Bartonian) in a transgressive context.

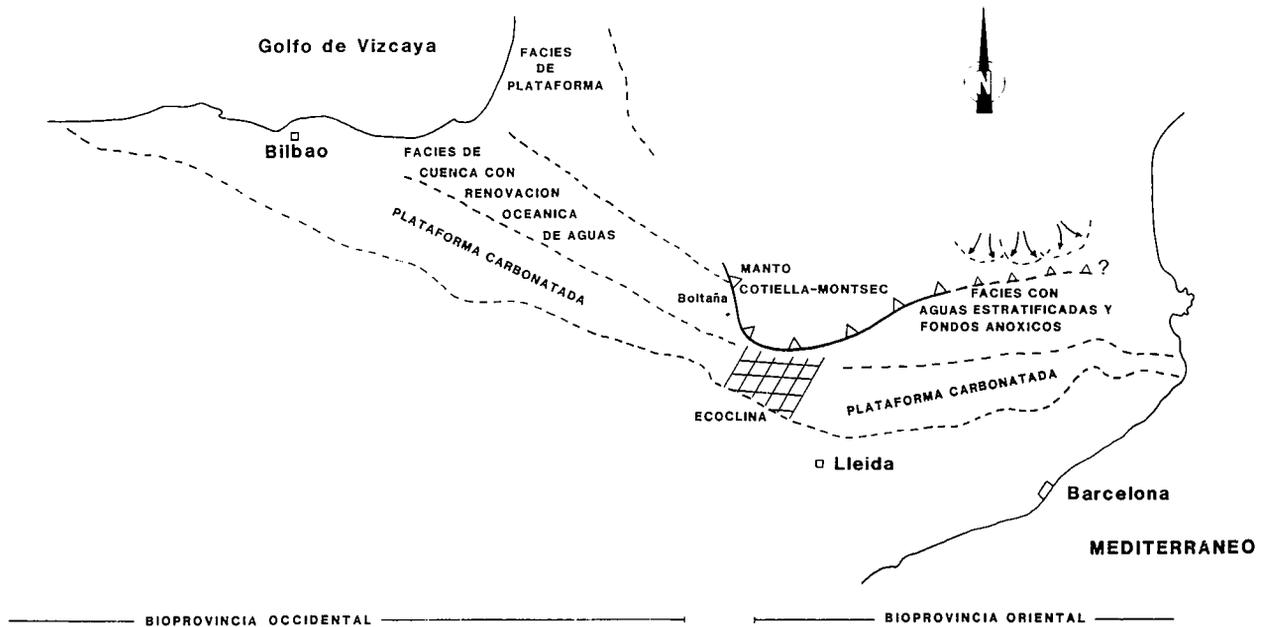


Fig. 3.- Esquema paleogeográfico de las bioprovicias del Luteciense en la Cuenca Eocena del Pirineo.  
 Fig. 3.- Paleogeographic distribution of both lutetian bioprovinces in the Eocene Pyrenean Basin.

vección quedaron anuladas y se generó un sistema de aguas estratificadas en aquel sector. Por otro lado, la reducción extrema de la zona euxínica en la columna de agua determinó que no pudieran prosperar las esporas de los macroforaminíferos y las larvas de otros organismos que llegaban al sector oriental desde el sector occidental. Por tanto, los procesos de especiación que se produjeron durante los intervalos transgresivos del Luteciense, se tradujeron en el sector oriental en la formación de endemismos. Posteriormente la transgresión bartoniense, relacionada con un máximo eustático, homogeneizó la fauna de la cuenca.

Otro ejemplo sobre la influencia de los cambios tectosedimentarios sobre la fauna, es la extinción local del género *Assilina* en el Luteciense superior en la Cuenca Eocena del Pirineo. Este género presenta un rango cronoestratigráfico que abarca desde el Thanetiense superior al Bartonense en facies de plataforma carbonatada. En la cuenca pirenaica, la gran progradación provocada por la fase tectónica de cabalgamientos fuera de secuencia imposibilitó la formación de una plataforma carbonatada y determinó la extinción local prematura de *Assilina*. En la figura 4, elaborada a partir de Puigdefábregas *et al.* (1986) se resume la relación entre los acontecimientos tectónicos, los ciclos sedimentarios y las pautas evolutivas de los nummulítidos para el sector oriental de la cuenca. En una primera fase de calma tectónica relativa y desplazamiento submarino de los mantos se observa una fauna homogénea para toda la cuenca. La formación del apilamiento antiformal coincidiría con el fin del desplazamiento del Manto del Cotiella-Montsec en la zona central y sería la causa del origen de los endemismos y de las bioprovincias, como ya se ha expuesto anteriormente. Por último el cabalgamiento fuera de secuencia impediría el desarrollo de plataformas carbonatadas y determinaría la extinción de *Assilina*.

#### 2.4. La extinción de los grandes *Nummulites*.

Durante el Luteciense superior y Bartonense, se desarrollaron en la Mesogea especies de *Nummulites* de grandes dimensiones, que alcanzaron hasta 11 cm. de diámetro (*N. maximus*). Estas especies se caracterizan por formar niveles monoespecíficos de gran continuidad lateral (escala kilométrica) y se encuentran asociados a intervalos transgresivos.

En la Cuenca Eocena del Pirineo, los niveles de estas características están formados por especies del grupo del *N. perforatus* tales como *N. taverdetensis*, *N. perforatus* y *N. biedai*, y son especialmente abundantes en las plataformas del Eoceno medio.

Arni (1963), Arni y Lanterno (1972, 1976), Serra-Kiel y Reguant (1984), han utilizado el término de "bancos" al definir estos niveles. Estos autores reconocen una zonación faunística entre las facies posteriores y frontales al nivel, así como cambios de potencia en sentido longitudinal, que indican un relieve positivo laxo. Teixell y Serra-Kiel (1988) al estudiar la plataforma siliciclástica transgresiva con pendiente homoclinal del

Bartonense en la región de Igualada (sector oriental de la Cuenca del Ebro), describen un nivel monoespecífico de *N. perforatus* con potencias que oscilan entre 5 y 8 metros, en el tránsito *nearshore* a plataforma. Este nivel se sitúa longitudinalmente respecto a la línea de costa y paralelamente a las facies de complejo de isla barrera y finaliza cuando las facies transicionales están representadas por marismas con carbones parálidos. Esta situación permite concluir que el desarrollo del banco de grandes *Nummulites* está relacionado con un contexto en el cual predominaron las corrientes de deriva litoral.

Por otra parte Serra-Kiel y Malagrida (1982), demostraron que existe una seriación en la morfología de los especímenes que forman los niveles monoespecíficos. Según Hallock (1981) y Hallock y Hansen (1978), en los macroforaminíferos, esta seriación es característica de una intensa actividad simbiótica con algas, así como de cierta energía del fondo marino.

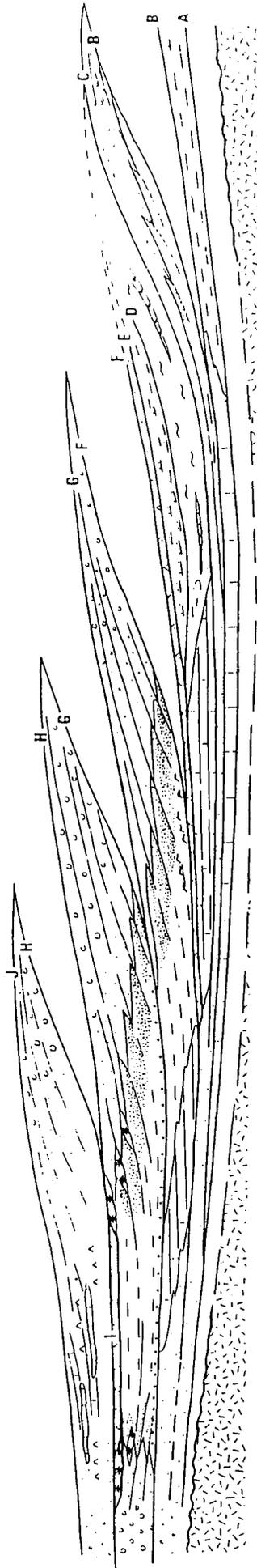
En consecuencia con los datos expuestos y los que proceden de las generalidades, los "bancos" de *Nummulites* se desarrollaron preferentemente en los siguientes medios:

- a) Zonas de tránsito *near-shore* a plataforma asociados a intervalos transgresivos.
- b) Zonas con predominio de corrientes de deriva litoral.
- c) Aguas oligotróficas pobres en nutrientes.
- d) Plataformas con pendiente homoclinal y mínima acción de corrientes de fondo.

Durante el Bartonense (Biozona de *T. rohri*), en la Cuenca Eocena del Pirineo, se pasa bruscamente de medios correspondientes a un intervalo transgresivo a un sistema progradacional de nivel del mar alto (Barnolas *et al.*, 1988), en el sentido de Haq *et al.* (1987). El sistema progradacional está formado por la sucesión alternante de depósitos progradacionales siliciclásticos (deltas) y depósitos retrogradacionales (transgresivos). Tanto en las zonas de frente deltaico externo, como en los lóbulos deltaicos inactivos se desarrollaron cinturones arrecifales coralinos (Barnolas *et al.*, 1981; Taberner, 1983). En los depósitos retrogradacionales, los arrecifes coralinos sustituyen a los "bancos" de grandes *Nummulites*, y estos solo se encuentran en los niveles iniciales o en zonas de plataforma protegida, hasta su total extinción.

El sistema progradacional generalizado tanto en el borde norte como en el sur de la cuenca, conllevó un cambio del contexto transgresivo basal del Bartonense a uno regresivo. Ello provocó importantes modificaciones de las corrientes marinas y de la geometría de la superficie deposicional. En conjunto se pasó de un predominio de las corrientes de deriva litoral con un mínimo de corrientes de fondo y pendiente homoclinal (aguas oligotróficas), a un predominio de corrientes de fondo ricas en nutrientes (aguas eutróficas). Este cambio fue debido al incremento progresivo de la ruptura de pendiente que provocaron los sucesivos depósitos deltaicos, y determinó el relevo de los bancos de grandes *Nummulites* por las construcciones arrecifales

S - N



LEYENDA

- Cono aluvial, llanura aluvial, frente deltaico
- Arrecifes coralinos
- Plataforma externa y Margas de Prodelta
- Plataforma carbonatada
- Evaporitas
- Turbiditas terrigenas
- Margas de talud y brechas
- Paleoceno y Cretácico Superior continental
- Zócalo, principalmente Paleozoico

Acontecimientos tectónicos	Líneas tiempo	Pautas evolutivas de los Nummulítidos	PERÍODO
cabalgamiento emergente	J	Fauna de Nummulites homogénea en toda la cuenca	OLIGOCENO
cabalgamiento fuera de secuencia	H		PRIBONIENSE
apilamiento antiformal	G	Extinción de Assilina Provincialismo de Nummulites	BARTONIENSE
emplazamiento submarino de mantos de corrimiento	F		LUTECIENSE
estabilidad relativa	E	Poca presencia de Assilina Fauna de Nummulites homogénea en toda la cuenca	CUISIENSE
	D		ILERDIENSE
	C	Evolución gradual de Nummulites y Assilina	
	B		
	A		

Fig. 4.- Relación entre acontecimientos tectónicos, ciclos sedimentarios y acontecimientos biológicos en el sector oriental de la cuenca sur-pirenaica, modificada de Puigdefábregas *et al.* (1986).  
Fig. 4.- Correlation between tectonic events, sedimentary cycles and biological events in the oriental sector of the South Pyrenean Basin, modified from Puigdefábregas *et al.* (1986).

de corales. La figura 5 sintetiza la relación entre los cambios sedimentarios y faunísticos.

### 3. LA EVOLUCIÓN DE LAS CARÓFITAS MEZOZOICAS Y SU RELACIÓN CON LOS CAMBIOS DEL NIVEL DEL MAR.

#### 3.1. Generalidades sobre las carófitas.

Las carófitas constituyen un grupo de macrófitos subacuáticos de aguas continentales. Su estructura vegetativa simple, organizada en nudos y entrenudos, las relaciona con el resto de las algas; sin embargo su reproducción sexual, con un cigoto protegido en una oospora o girogonito, las separa como un grupo con características propias.

Actualmente las carófitas viven completamente submergidas en todo tipo de medios acuáticos continentales y incluso algunas especies están adaptadas a las aguas salobres del Mar Báltico y de deltas o estuarios en otros mares. No obstante, los ambientes ideales para su desarrollo son los lagos de alcalinidad elevada (*Chara-lakes*) con elevada concentración de  $\text{HCO}_3^-$ , donde pueden competir con el fitoplancton y con las angiospermas acuáticas. Se trata de ambientes muy carbonatados y oligotróficos, con baja concentración de materia orgánica disuelta (Hutchinson, 1975; Wetzel, 1981).

Las carófitas suelen actuar como organismos oportunistas en la colonización de los medios acuáticos continentales recién inundados. En los lagos perennes, con un cinturón de angiospermas acuáticas bien desarrollado, las carófitas han sido desplazadas a las zonas más profundas, mal oxigenadas y mal iluminadas; o bien han adaptado su ciclo biológico a las estaciones de menor actividad biológica de las angiospermas (Corillion, 1972).

El fruto de las carófitas constituye un eficaz vehículo de dispersión de las especies gracias a su elevada resistencia físico-química. Actualmente existen numerosas especies cosmopolitas y otras se extienden en amplias regiones de escala continental (Proctor, 1980). Este

cosmopolitismo se reconoce también en el registro fósil y es especialmente marcado durante el Cretácico. Los frutos, gracias a la calcificación que sufren después de la fecundación, son prácticamente la única parte de la planta que se conserva en el registro fósil. El fruto o girogonito ancestral para todas las especies postpaleozoicas estaba constituido por cinco células espirales que se desarrollan helicoidalmente alrededor de la célula huevo (Grambast, 1974).

La región apical del fruto ha jugado un papel fundamental en la evolución de las carófitas. En el fruto ancestral esta región presentaba una abertura o poro apical, pero numerosos taxa han tendido a cerrar esta abertura a lo largo de la historia evolutiva del grupo. La importancia de la región apical radica en su funcionalidad, que se manifiesta en el periodo que media entre la fecundación de la célula sexual femenina y la germinación del cigoto. En concreto, a través de la región apical se efectúa la entrada de gámetas masculinos durante el proceso de fecundación y por la misma región del fruto surge la yema germinal. La presencia de un poro apical facilita la fecundación y la germinación, pero constituye al mismo tiempo una abertura letal para el cigoto en caso de desecación del medio o de exposición subaérea del fruto. Por el contrario, una región apical cerrada refuerza el aislamiento del cigoto y facilita su dispersión subaérea. Como consecuencia del cierre del fruto, estas carófitas han desarrollado una serie de adaptaciones para permitir la entrada de los gámetas y para facilitar a la plántula la eclosión del fruto. Por todo lo expuesto, pensamos que las carófitas con poro apical estaban adaptadas a medios estables y geográficamente continuos mientras que las carófitas con fruto cerrado podían colonizar ambientes más efímeros y aislados.

#### 3.2. La evolución de las carófitas, su relación con los cambios del nivel del mar y el marco tectónico.

La evolución de las carófitas durante el Malm y el Cretácico estuvo condicionada por numerosos factores mutuamente relacionados. Entre ellos podemos destacar las variaciones en la extensión y en las caracterís-

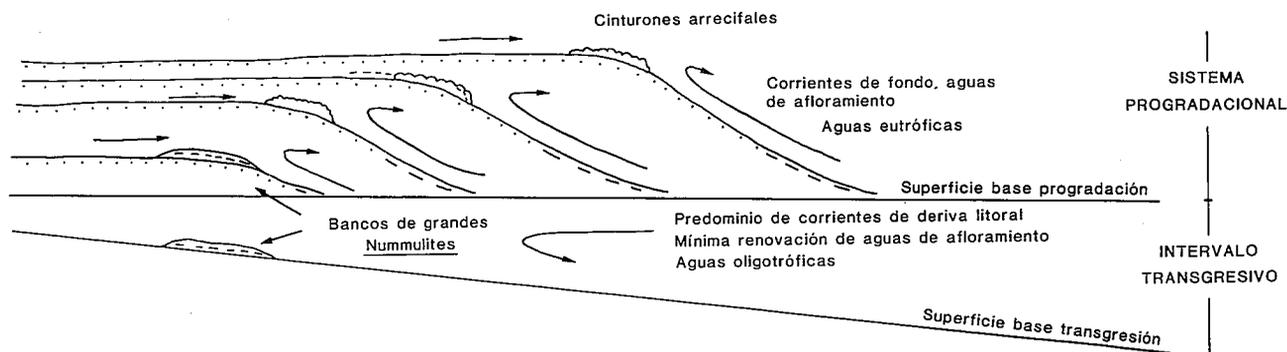


Fig. 5.- Esquema de la relación cambios sedimentarios y la sustitución de *Nummulites* de grandes dimensiones por arrecifes coralinos en el Bartoniano.

Fig. 5.- The extinction of larger *Nummulites* and the subsequent development of coralline reefs related to the Bartonian sedimentary changes.

ticas ecológicas de su hábitat, principalmente controladas por los cambios eustáticos y por la tectónica, las limitaciones adaptativas de la propia estructura de la planta y finalmente la competencia ejercida por las angiospermas acuáticas. La relación entre evolución, sedimentología de los ambientes lacustres-palustres, cambios eustáticos, tectónica y factores biológicos se ha estudiado en dos ejemplos de escala diferente:

a) La evolución de la familia Clavatoraceae durante el intervalo Oxfordiense-Albiense en la Mesogea, principalmente condicionada por las variaciones eustáticas a largo plazo (en el sentido de Haq *et al.* 1987) y la subsidencia de las cuencas mesogeas.

b) La evolución del conjunto de las carófitas durante el intervalo Tithónico-Maastrichtiense en el hemisferio norte, principalmente controlada por el máximo eustático del Turoniense inferior.

### 3.2.1. Cambios eustáticos a largo plazo y subsidencia como factores determinantes en la evolución de Clavatoraceae durante el Malm y el Cretácico inferior.

En el marco de la Mesogea, durante el Malm y el Cretácico inferior, las carófitas habitaron en extensos cinturones de marismas carbonatadas que bordeaban la cuenca y que se adentraban en cubetas interiores adyacentes. La paleogeografía de estas zonas estuvo controlada por las variaciones del nivel del mar y por la compartimentación de los márgenes de la Mesogea en cubetas de subsidencia diferencial dentro de un marco tectónico distensivo generalizado. Un ejemplo de esta compartimentación se ha descrito en el margen oriental de la Placa Ibérica (Salas, 1987). En esta región se localiza una cubeta muy subsidente (cubeta del Maestrat) rodeada por cubetas menos subsidentes (Cadenas costero-catalanas, cubeta de Oliete, cubeta de Aliaga Penyagolosa). La comunicación entre cubetas se efectuó a través de umbrales que actuaron como altos paleogeográficos en momentos de nivel del mar bajo. Estos umbrales resultaron de la delimitación de las cubetas por fallas de tipo lístrico y actuaron como tales durante todo el Malm y gran parte del Cretácico inferior.

Estas condiciones paleogeográficas y un clima cálido y húmedo (Hallam, 1984) favorecieron la existencia de un nivel freático muy alto y el consiguiente desarrollo de las facies palustres y lacustres carbonatadas. Por otra parte, la ausencia de relieves importantes y de discontinuidades estructurales diferentes de las que delimitaban las cubetas, determinó que las fluctuaciones del nivel freático continental correspondieran a las fluctuaciones del nivel del mar. La única condición para que esta correspondencia tuviera lugar era que la cuña de agua marina no sobrepasara los umbrales de separación entre las cubetas; en cuyo caso se producía la inundación de las marismas carbonatadas interiores.

En la fig. 6 se han resumido gráficamente los acontecimientos evolutivos (especiación, extinción y transformación anagenética) de las especies de Clavatoraceae, en comparación con las variaciones en el desarrollo horizontal de las facies lacustres y palustres car-

bonatadas, las variaciones del nivel del mar y las variaciones de la subsidencia durante el intervalo considerado. En el análisis de estos datos podemos diferenciar cuatro etapas:

a) *Oxfordiense-Valanginiense inferior*. Entre el Oxfordiense y el Tithónico se observa un incremento constante en la especiación. En el Berriasiense finalizó esta tendencia y hasta el Valanginiense inferior se produjo un aumento de la transformación anagenética de las especies ya existentes. En todo el intervalo únicamente se ha localizado la extinción de una especie.

La máxima especiación de esta etapa coincide con un gran desarrollo de los ambientes palustres y lacustres carbonatados. Estos ambientes, que corresponden a la 'facies Purbeck', ocuparon gran parte de los márgenes de la Mesogea durante el Tithónico-Berriasiense, y el Valanginiense inferior, especialmente en la Placa Ibérica (ver Rey y Ramalho, 1973 para el Algarve (Portugal), García-Hernández, *et al.*, (1982) y Granier y Fourcade (1984) para la zona Prebética, Salas (1987) para las cuencas Ibéricas orientales y Peybernes (1976) para la cuenca pirenaica), en los márgenes meridionales de la Placa Europea (ver Donze, 1958 y Cherchi y Schroeder, 1985, para los márgenes provenzal y sardo respectivamente y Blondel *et al.*, 1986; para el margen vocontense). Las facies palustres carbonatadas también adquirieron un notable desarrollo en el margen septentrional de la Placa Africana, especialmente en el Atlas de Algeria (Pomerol, 1975).

En la fig. 6 se observa que el desarrollo de las facies lacustres y palustres carbonatadas corresponde con un nivel del mar relativamente alto durante el Tithónico y el Berriasiense; pero como ya se ha expuesto, este factor por si solo no podría explicar la extensión de dichas facies, si no se tiene en cuenta al mismo tiempo la compartimentación en cubetas de los márgenes de la Mesogea. En este sentido, varios autores (Brunet 1986; Arnaud, 1987; Salas, 1987) han destacado un aumento significativo de la subsidencia en el Oxfordiense-Kimmeridgiense inferior en varias cubetas mesogeas (fig. 6). En el contexto geodinámico de la Mesogea, este aumento de la velocidad de subsidencia podría evolucionar hacia un incremento en la compartimentación de las cubetas marginales de la Mesogea, tal como se ha observado en el Maestrat durante el Tithónico-Berriasiense (Salas, 1987). Esta compartimentación coincidiría con el inicio de la sedimentación lacustre-palustre carbonatada.

b) *Valanginiense-Hauteriviense superior*. A partir del Valanginiense inferior y hasta el Hauteriviense superior las Clavatoraceas presentan un comportamiento evolutivo que se suele designar con el nombre de *stasis* o estabilidad evolutiva. La estabilidad evolutiva se traduce en bajas tasas de especiación, extinción y transformación anagenética (fig. 6) y tiene consecuencias importantes en la biozonación de las carófitas, concretamente en la dificultad para caracterizar y distinguir biostratigráficamente el Valanginiense y el Hauteriviense, como ha sido expuesto recientemente por Martín-Closas y Salas (1988).

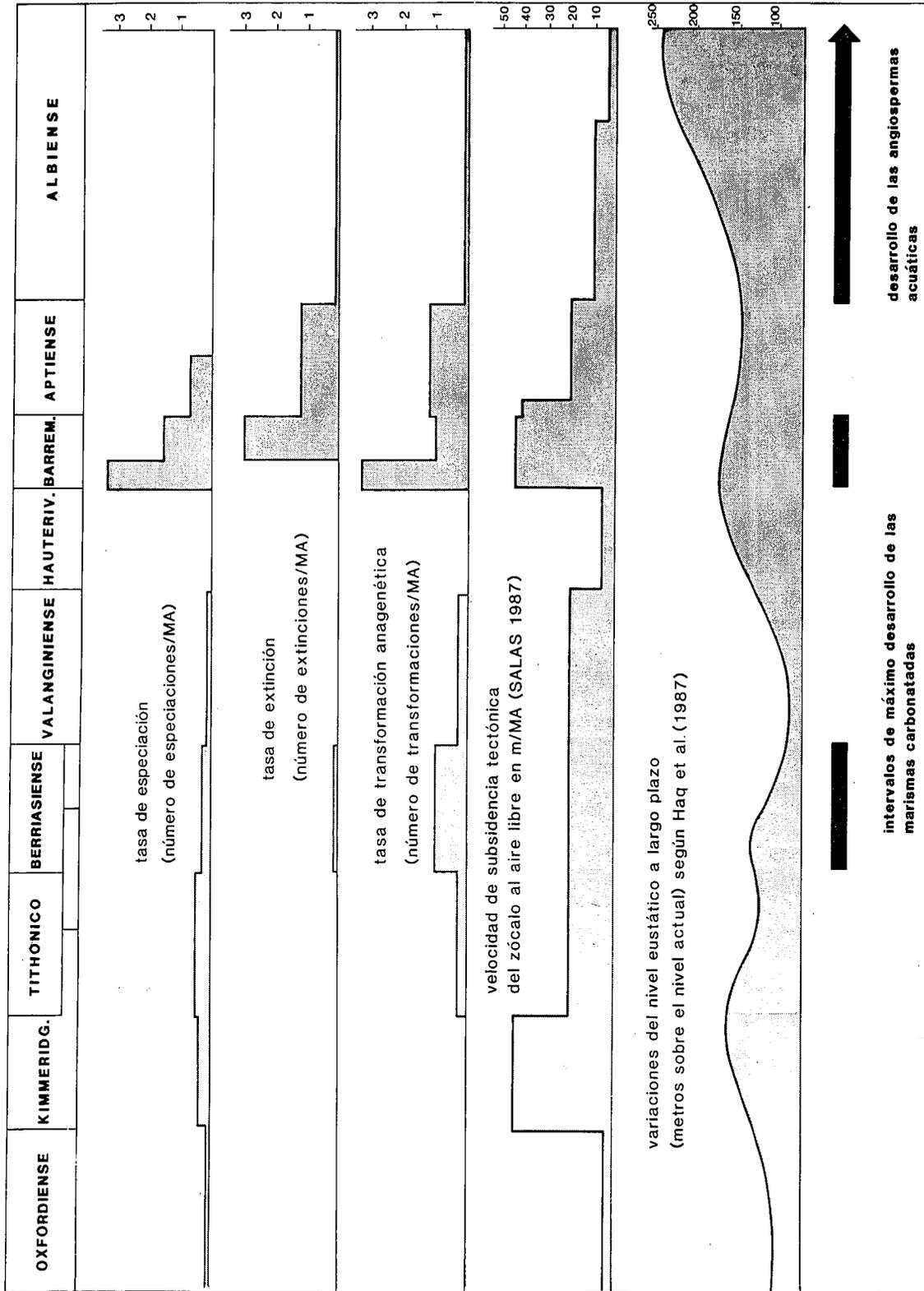


Fig. 6.- Comportamiento evolutivo de Clavatoraceae en relación con la subsidencia y los cambios eustáticos. La velocidad de subsidencia tectónica se refiere al zócalo del depocentro de la cubeta del Maestrat. Los dos máximos observados son comunes a gran parte de las cubetas mesogéas.

Fig. 6.- Malm and Lower Cretaceous evolution of Clavatoraceae related to the subsidence and eustacy. The subsidence velocity curve is referred to the basement of the Maestrat Basin depocenter. The two, subsidence crises have been observed in the majority of the Mesogéas basins.

Durante esta etapa se produjo una cierta reducción de la extensión de facies palustres y lacustres carbonatadas del Tithónico, Berriasiense y base del Valanginiense en toda la Mesogea. Así por ejemplo, en las cubetas del margen oriental de Iberia que mantenían contacto con la cuenca marina, el cinturón palustre fue inundado y en las zonas marginales más extremas estuvo sometido a procesos de karstificación y erosión. Sin embargo, la sedimentación en los ambientes favorables al desarrollo de carófitas continuó en cuencas lacustres interiores (por ejemplo en la Cuenca de Cameros y en la cubeta de Aliaga Penyágolosa, dentro de la Placa Ibérica) y en un estrecho cinturón palustre en los sectores más subsidentes de determinadas cubetas con conexión marina (por ejemplo en el sector septentrional de la Cuenca del Maestrat, en el margen oriental ibérico).

c) *Hauteriviense terminal - Aptiense inferior*. En el Hauteriviense terminal - Barremiense inferior se observa una reactivación en el número de especiaciones y en la transformación anagenética de las especies preexistentes. También en este caso los cambios evolutivos de Clavatoraceae tuvieron lugar paralelamente a una nueva extensión de las facies palustres y lacustres carbonatadas. Esta segunda etapa expansiva quedó limitada a la zona occidental de la Mesogea, concretamente a los márgenes de la Placa Ibérica (en el Algarve según Rey y Ramalho, 1973; en todo el área ocupada por las cubetas ibéricas (Salas, 1987; Schudack, 1987; Villas *et al.*, 1982; en el sector oriental del margen pirenaico) y al margen septentrional de la Placa Africana (Andreu *et al.*, 1988). En estas zonas, sin embargo, la sedimentación palustre-lacustre carbonatada alcanzó una extensión mayor que la que había conseguido durante el Tithónico-Berriasiense. Así, por ejemplo, en numerosos puntos de las cubetas internas de la Cordillera Ibérica, el Barremiense continental se sedimentó sobre un sustrato que había quedado expuesto desde el Dogger o el Malm.

En el Barremiense superior la tasa de evolución de las Clavatoraceae se aceleró y se observa un elevado número de especiaciones al lado de un brusco incremento de los procesos de extinción, que se habían mantenido muy bajos desde el origen de la familia. La transformación anagenética disminuyó también de manera brusca. Estos cambios evolutivos coinciden con un rápido retroceso de la línea de costa. Los ambientes palustres fueron progresivamente inundados por el mar desde las franjas palustres litorales hasta las cubetas más internas, donde el mar cubrió las últimas marismas carbonatadas en el Aptiense inferior. En aquel momento una gran parte de los márgenes de la Mesogea presentaba una sedimentación de plataforma marina muy somera ("facies Urgon").

Durante el intervalo Hauteriviense terminal-Aptiense inferior, los ambientes carbonatados de aguas continentales sufrieron pues cambios importantes y muy rápidos. Estos cambios se iniciaron con una subida en el nivel del mar y continuaron con un nivel del mar relativamente alto, hasta la base del Aptiense. Por lo que se refiere a la subsidencia, debemos destacar una im-

portante reactivación de la misma en la base del Barremiense, que se mantiene prácticamente hasta el Aptiense basal en la cubeta del Maestrat (Salas, 1987), fenómeno que de forma parecida también se registra en otras cuencas de la Mesogea (Brunet, 1986; Arnaud, 1987). En el contexto geodinámico de la Mesogea, el incremento en la velocidad de la subsidencia sugiere que se produjo una compartimentación de las cubetas mesogeas ya en el techo del Hauteriviense. Esta compartimentación coincidió con un nivel eustático elevado que determinó una subida del nivel freático de las aguas continentales respecto al nivel del Hauteriviense. En consecuencia, en el inicio del Barremiense tuvo lugar una expansión del área ocupada por las marismas carbonatadas y una reactivación subsiguiente de los procesos de especiación de las Clavatoraceae.

En el Barremiense superior, los ambientes lacustres-palustres carbonatados continuaron desarrollándose en las cubetas más internas gracias a la elevada subsidencia del zócalo, pero la franja palustre litoral comenzó a inundarse con celeridad. Esta dualidad podría explicar la coexistencia en el mismo intervalo de procesos de especiación y de extinción y también el progresivo incremento de la extinción en el Aptiense.

d) *Aptiense-Albiense*. Durante el Aptiense inferior, las Clavatoraceae presentan de manera amortiguada un comportamiento evolutivo similar al del Barremiense superior. No obstante, a partir del Aptiense superior ya no desarrollan ningún proceso de especiación y durante el Albiense las tasas de extinción y transformación anagenética se mantienen bajas. Esta etapa comenzó con una bajada relativa del nivel eustático pero a partir del Albiense se observa una subida generalizada del nivel del mar, que culminó con el máximo eustático del Turoniense. Al mismo tiempo tuvo lugar un cambio importante en el marco estructural de la Mesogea, que pasó de ser fundamentalmente distensivo a manifestar una serie de impulsos compresivos, englobados tradicionalmente en la denominación de "fases austríacas". Este marco tectónico determinó un cambio importante en la sedimentología de los medios palustres, que pasaron a desarrollarse en llanuras deltaicas y presentaron en consecuencia un carácter mucho más siliciclástico. Este contexto dificultó el desarrollo de las Clavatoraceae.

En este intervalo también se debe tener en cuenta otro factor que contribuyó al aumento de los procesos de extinción en las carófitas. Se trata del desarrollo y diversificación de las angiospermas acuáticas, que en el Albiense ya presentaban numerosas adaptaciones a los medios de aguas continentales; por ejemplo grandes hojas flotantes (Mai, 1985). Este hecho modificaría extraordinariamente las condiciones ecológicas de las carófitas.

### 3.2.2. El máximo eustático del Turoniense inferior y sus efectos sobre la evolución de las carófitas.

La evolución de las carófitas mesozoicas presenta

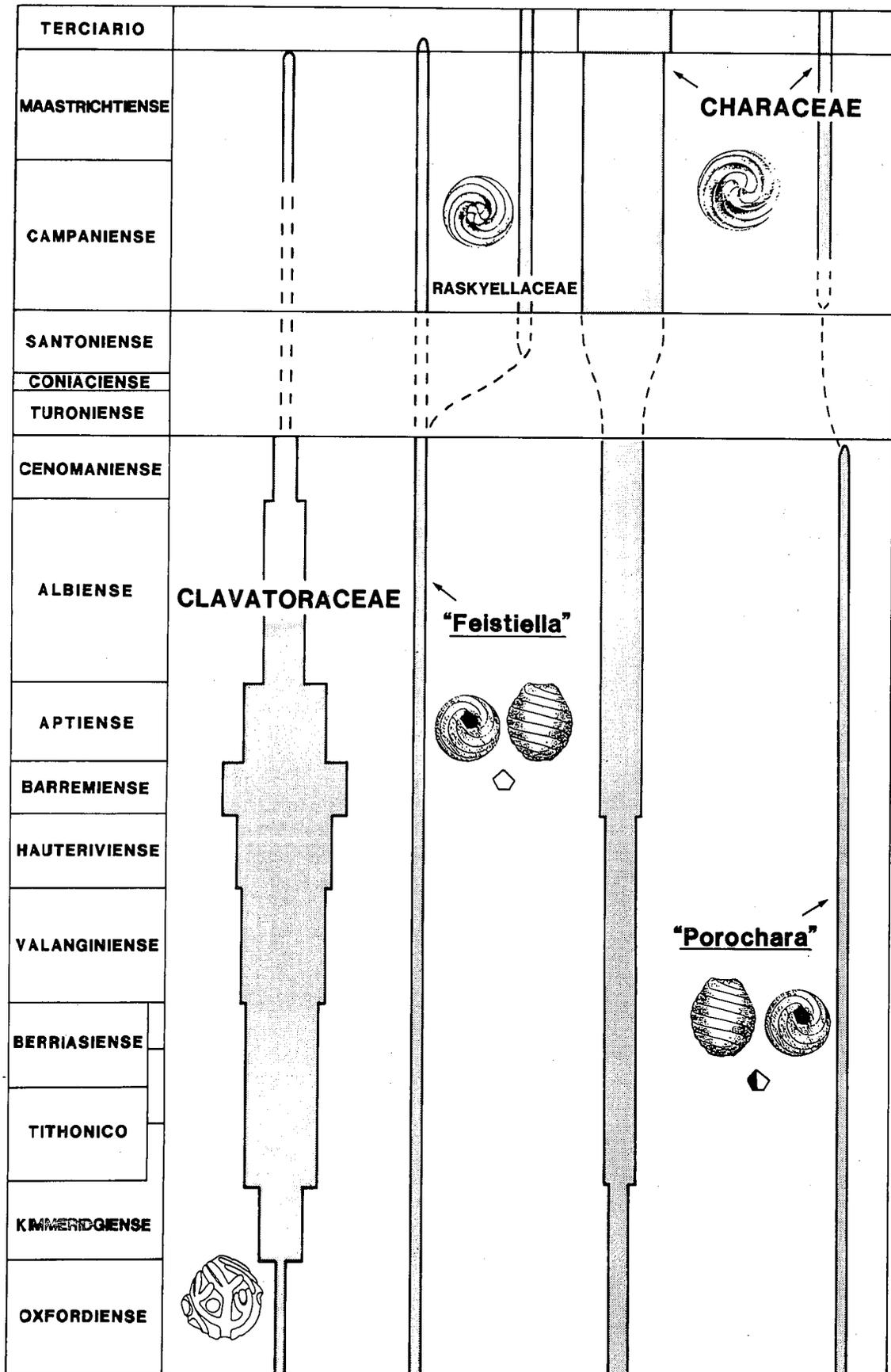


Fig. 7.- Acontecimientos evolutivos de Charophyta durante el Malm y el Cretácico. La amplitud de las epíboles es proporcional al número de especies evolutivas en Clavatoraceae, y al número de géneros de la sistemática tradicional en los demás taxa considerados.

Fig. 7.- Main events in the evolution of Charophyta during the Malm and the Cretaceous. The width of dendrograms is related to the number of evolutive species from Clavatoraceae and to the number of genera for the other taxa.

un marcado punto de inflexión entre el Cenomaniense y el Campaniense, coincidiendo con el máximo eustático de la historia geológica postpaleozoica. La crisis se reconoce en todas las cuencas del hemisferio norte (los datos del hemisferio sur son por ahora demasiado puntuales para evaluar la crisis), tanto en las cuencas marginales de la Tethys y del Atlántico como en las cuencas intracratónicas de Asia central (Mongolia y China).

Las asociaciones de carófitas de los sedimentos lacustres y palustres anteriores a la crisis están constituidas principalmente por especies que presentan un poro apical; es decir, un fruto abierto. Los dos grandes grupos de carófitas (diploides y haploides según la hipótesis planteada por Soulié-Marsche, 1979) poseen en este periodo representantes con fruto abierto, pero es la familia Clavatoraceae, dentro del grupo de carófitas haploides, la que presentó el mayor desarrollo en las asociaciones de las facies palustres carbonatadas. Las características evolutivas de este grupo han sido detalladas en el capítulo anterior, pero destaquemos aquí la existencia de largos periodos con *stasis* y con un predominio de la transformación anagenética, un comportamiento que refleja una gran estabilidad ambiental.

En el Aptiense superior-Albiense, los medios palustres del Malm y del Neocomiense entraron en crisis. En el Cenomaniense se ha reconocido la última de las asociaciones de carófitas (Feist, 1981) antes de un prolongado período sin registro fósil de estos vegetales en todo el hemisferio norte. La falta de registro coincide con el máximo eustático global del Turoniense inferior, cuyos efectos se prolongaron hasta el final del Santoniense, al menos en lo que se refiere al desarrollo de los ambientes palustres y lacustres. Esta ausencia de registro sugiere que en el máximo transgresivo, los ambientes palustres y lacustres quedaron relegados a pequeños lagos aislados en las zonas más internas de los continentes del hemisferio norte.

Las asociaciones que se han descrito en el Santoniense tienen pocos puntos en común con las conocidas antes de la crisis Turoniense. Los taxa con poro abierto habían experimentado un brusco retroceso, (Fig. 7). Las especies ancestrales del grupo de carófitas diploides ("*Porochara*") parecen haberse extinguido durante la crisis. Clavatoraceae, únicamente presenta dos especies, *Clavator (Septorella) brachycera*, confinada al continente europeo y *Atopochara trivovis* var. *ulanensis*, confinada en las cuencas intracratónicas asiáticas. Por el contrario, las carófitas con fruto cerrado dominaron las asociaciones senonienses. Se trata sobretudo de la familia Characeae que en el Senoniense experimentó una diversificación extraordinaria y de una nueva familia, con poro apical obturado por un opérculo (Raskyellaceae), desarrollada a partir de una especie ancestral haploide con poro apical abierto ("*Feistiella*"). En el Maastrichtiense, observamos también una tendencia al cierre del poro apical en la familia Clavatoraceae, con *Clavator (Septorella) ultima*, pero esta especie se extinguiría sin descendencia en el límite Cretácico-Terciario.

El máximo eustático del Turoniense condicionó extraordinariamente la evolución de las carófitas mesozoicas. Únicamente las especies con un fruto cerrado, preadaptado al transporte y a la desecación subaérea (Characeae), se desarrollaron después de la crisis y dominaron las asociaciones senonienses. Los grupos con fruto abierto que subsistieron, cerraron el poro después de la crisis pero no recuperaron el papel que habían tenido en las asociaciones neocomienses. En lo que se refiere a los cambios en la composición de las asociaciones de carófitas, la crisis del Turoniense fue mucho más significativa para el grupo que los cambios del tránsito Cretácico-Terciario y de hecho fue aquella crisis la que condicionó las características de las asociaciones Cenozoicas y actuales.

#### 4. DISCUSIÓN DE LOS RESULTADOS Y CONCLUSIONES.

En los capítulos anteriores se puede constatar que las pautas evolutivas de carófitas y macroforaminíferos presentan numerosos puntos en común, probablemente globalizables para otros grupos biológicos y en otros contextos paleoambientales. En determinadas ocasiones, los casos estudiados también presentan comportamientos evolutivos particulares, pero estos se pueden atribuir a las características biológicas del grupo o a su marco físico concreto.

A) *Especiaciones*. Los procesos de especiación de los macroforaminíferos y de las carófitas coincidieron con intervalos transgresivos que determinaron una ampliación del hábitat de estos organismos. Esta ampliación permitiría la diversificación del hábitat inicial en subhábitats y crearía un marco favorable a la especiación.

En el caso de las carófitas es necesario precisar que los intervalos transgresivos pueden provocar extinciones si son suficientemente acentuados para inundar las marismas continentales y provocar una reducción del hábitat de estas plantas.

En el caso de los *Nummulites* del Luteciense del sector de la Cuenca Eocena del Pirineo se ha observado que un intervalo transgresivo asociado a un aislamiento paleogeográfico y paleoecológico (en este caso, de origen tectónico) determinó la génesis de *especies endémicas*.

B) *Extinciones*. A diferencia de las especiaciones, los procesos de extinción se dieron bajo condiciones paleoambientales muy variadas. Sin embargo, todas ellas responden a cambios externos del marco físico o ecológico contraproducentes para el desarrollo de los organismos considerados.

En el ejemplo de *Nummulites* las extinciones tuvieron lugar por regla general entre dos intervalos transgresivos no necesariamente sucesivos; concretamente, en momentos con una reducción importante de la superficie colonizable de la plataforma. En el caso de los grandes *Nummulites* del Bartonense, la extinción se si-

tuó precisamente durante el desarrollo de un prisma progradante (HST), que por su geometría determinaría el paso de un medio oligotrófico a un medio eutrófico, en el que los *Nummulites* fueron desplazados por organismos más competentes. Finalmente, también se ha descrito la extinción local precoz de *Assilina* en la Cuenca Eocena del Pirineo, relacionada con el enfangamiento de la plataforma carbonatada por las margas de prodelta, durante la génesis de prismas progradantes.

En el ejemplo referido a las carófitas, la extinción se produjo generalmente por reducción de la superficie ocupada por los ambientes lacustres y palustres durante intervalos transgresivos de elevada intensidad. Sin embargo, también hemos descrito extinciones relacionadas con la sustitución de marismas carbonatadas oligotróficas por ambientes parálidos con carbones, inadecuados para el desarrollo de las carófitas. Finalmente, la extinción también pudo estar relacionada con la llegada de organismos más competentes desde el punto de vista ecológico (desarrollo de las angiospermas acuáticas).

C) *Transformación anagenética*. Los procesos de transformación anagenética solo se han estudiado en el caso de las Clavatoraceae (Charophyta). En esta familia los incrementos en el número de las transformaciones anagenéticas estuvieron asociados a momentos de estabilidad de los ambientes palustres-lacustres en condiciones óptimas para el desarrollo de estas plantas. Estas condiciones se produjeron en etapas de estabilización de altos niveles del mar.

En los nummulítidos y también en *Clavator harrisii* en las carófitas, es difícil distinguir los procesos de transformación anagenética de los procesos de especiación en el momento de escisión de la especie evolutiva ancestral. Esta dificultad se debe a la ausencia de caracteres conservados en el registro fósil para identificar la escisión cuando se produce; sin embargo, la especie evolutiva es perfectamente caracterizable posteriormente, durante su desarrollo anagenético. En todo caso, *Nummulites globulus* parece presentar un comportamiento parecido al descrito anteriormente para las Clavatoraceae; es decir, un importante desarrollo de morfotipos anagenéticos, después de su especiación y durante un momento de estabilización de un nivel del mar alto (techo de intervalo transgresivo-base de prisma de alto nivel) en el Ilerdiense medio de la Cuenca Eocena del Pirineo.

D) *Stasis*. Los procesos de estabilidad evolutiva de las especies solo se han podido caracterizar en las Clavatoraceae (Charophyta) durante el Valanginiense-Hauteriviense, en un momento de estabilización de un bajo nivel del mar. En estas condiciones observamos una cierta reducción de la superficie de los ambientes lacustres-palustres carbonatados, pero esta reducción no es suficientemente importante para que se produzcan extinciones.

En los nummulítidos, *N. striatus*, presenta un comportamiento evolutivo similar al descrito como *sta-*

*sis*, con un desarrollo limitado de morfotipos anagenéticos a lo largo de la duración de las especies evolutivas. Durante el Eoceno Medio este grupo habitó en la plataforma media/externa, un ambiente que se puede considerar como marginal para los *Nummulites*. Podemos proponer que *N. striatus* se encontraría desplazado en este medio y que por ello apenas desarrollaría transformación anagenética. De hecho, en el Eoceno superior, cuando otras especies de *Nummulites* se han extinguido en las plataformas internas, *N. striatus* extendió su nicho hasta estas zonas más favorables para su desarrollo. De acuerdo con estas observaciones, la *stasis* tendría lugar en momentos de estabilización ambiental en unas condiciones que permiten el desarrollo de los organismos pero no lo favorecen.

El desarrollo de una Secuencia Depositional, los cambios en los ecosistemas y la evolución de los organismos responden a mecanismos similares desde el punto de vista energético. En una primera etapa, una entrada brusca de energía externa pone en marcha el sistema. En una segunda etapa, el sistema degrada progresivamente la energía acumulada.

Los cambios rápidos en los ecosistemas están asociados a especiaciones o a extinciones. En algunos casos podremos equiparar los cambios bruscos de los ecosistemas con los cambios bruscos de las Secuencias Depositionales. Así, una gran parte de los fenómenos de especiación descritos en los ejemplos de este trabajo corresponden a momentos de diversificación del hábitat, relacionados con intervalos transgresivos. Por el contrario, las extinciones, que siempre corresponden a cambios bruscos de los ecosistemas, se producen en diferentes etapas del desarrollo de una Secuencia Depositional.

Los cambios lentos en los ecosistemas se reflejan en procesos de transformación anagenética de las especies o en fenómenos de *stasis*. Estos comportamientos evolutivos se manifiestan con más intensidad en los intervalos de estabilización del nivel del mar (al final de intervalos transgresivos, durante el desarrollo de prismas progradantes o al final de un descenso del nivel del mar); sin embargo, las especies pueden presentar transformaciones anagenéticas o *stasis* en cualquier momento del desarrollo de una Secuencia Depositional, siempre que su medio mantenga una cierta estabilidad.

Por último, a partir de las observaciones realizadas sobre el comportamiento evolutivo de los organismos en relación con el desarrollo de una secuencia, podemos extraer conclusiones de orden bioestratigráfico. En lo que se refiere a la biozonación de *Nummulites* es interesante señalar que los límites de biozona corresponden a intervalos transgresivos, pero que dos biozonas sucesivas no datan necesariamente dos intervalos transgresivos sucesivos. Respecto a la biozonación de carófitas destaquemos que la indefinición bioestratigráfica del Valanginiense-Hauteriviense está determinada, en parte, por la *stasis* de las carófitas durante este intervalo de tiempo.

## BIBLIOGRAFÍA

- Andreu, B., Canerot, J., Charrière, A. y Feist, M. (1988): Mise en évidence du Wealdien (Barremien) dans le Moyen Atlas (région de Boulmane, Maroc). *C. R. Acad. Sc.*, 307, ser. II: 2069-2075.
- Arnaud, H. (1987): Subsidence on the Jura and subalpine Platform. In: *The Lower Cretaceous from the Jura Platform to the Vocontian Basin (Swiss Jura, France)*. (A. Arnaud-Vanneau et al., Eds.), 3rd International Cretaceous Symposium, libro guía excursión D: 6-13.
- Arni, P. (1963): L'évolution des Nummulitinae en tant que facteur de modification des dépôts littoraux. *Col. Int. Micropal.*, Dakar: 7-20
- Arni, P. y Lanterno, E. (1972): Considérations paléocéologiques et interprétation des calcaires de l'Eocène du Véronais. *Arch. Sc. Genève*, 25 (2): 251-283
- Arni, P. y Lanterno, E. (1976): Observations paléocéologiques dans l'Eocène de Gargano (Italie Méridionale). *Arch. Sc. Genève*, 29 (3): 287-317
- Ax, P. (1984): *Das Phylogenetische System*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 349 p.
- Barnolas, A., Busquets, P. y Serra-Kiel, J. (1981): Características sedimentológicas de la terminación del ciclo marino del Eoceno Superior en el Sector Oriental de la Depresión del Ebro (Cataluña, NE de España). *Acta Geol. Hisp.*, 16 : 215-221
- Barnolas, A., Samsó, J.M., Serra-Kiel, J. y Tosquella, J. (1988): Estructura interna del Sistema Depositional de St. Martí Xic. *Geogaceta*, 5 : 69-71
- Bé, A.W.H. y Hutson, W.H. (1977): Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. *Micropaleontology* 23: 369-414.
- Blondel, T., Charollais, J., Clavel, B., Schroeder, R., Mojon, P.O. y Monteil, E. (1986): Jura méridional et chaînes subalpines. *Congrès Benthos '86*, Genève, libro guía excursión 1, 107 p.
- Brunet, M.F. (1986): La subsidence dans les trois bassins sédimentaires français (Paris, Aquitaine, Sud-Est). *Bull. Centres Rech. Explor. Prod. Elf Aquitaine*, 10 (1): 23-32
- Cherchi, A. y Schroeder, R. (1985): "Purbeckian"-Lower Aptian of Cala d'Inferno-Torre del Buló. *19 th. European Micropaleontological Colloquium* Calgari, libro guía excursión C :156-168.
- Corillion, R. (1972): *Les charophycées de France et de l'Europe occidentale*. Trav. Lab. Bot. Fac. Sci. Angers, 11-12, 499 p.
- Cowen, R. (1983): Algal symbiosis and its recognition in the fossil record. In: *Topics in Geobiology*. (F.G.Stehli Ed), v.3, cap. 10: 431-456
- Donze, P. (1958): *Les couches de passage du Jurassique au Crétacé dans le Jura français et sur les pourtours de la "Fosse vocontienne" (Massifs subalpins septentrionaux, Ardèche, Grandes Causses, Provence, Alpes-Maritimes)*. Tesis Univ. Lyon, 221 p.
- Erez, J. (1978): Vital effect on stable-isotope composition seen in foraminifera and coral skeletons. *Nature*, 273 : 199-202
- Feist, M. (1981): Charophytes du Crétacé Moyen et données nouvelles sur l'évolution des Clavatoracées. *Cretaceous Research*, 2: 319-330.
- García-Hernández, M., López-Garrido, A.C. y Vera, J.A. (1982): El Cretácico de la zona Prebética. In: *El Cretácico de España*. Universidad Complutense de Madrid (ed.): 526-570.
- Granier, B. y Fourcade, E. (1984): Nouvelles données sur le Crétacé inférieur du Prébétique Oriental (Espagne). *C. R. Acad. Sc.*, 299 (16), ser II: 1147-1152.
- Grambast, L. (1974): Phylogeny of the Charophyta. *Taxon*, 23 (4): 463-481
- Hallam, A. (1984): Continental humid and arid zones during the Jurassic and Cretaceous. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 47: 195-223.
- Hallock, P. (1978): 14 Carbon fixation and loss in a foraminiferal-algal symbiont system. *Jour. Foram. Res.*, 8/1: 35-41
- Hallock, P. (1979): Trends in test shape with depth in large symbiont-bearing Foraminifera. *Jour. Foram. Res.*, 9: 61-69
- Hallock, P. (1981): Ligth dependance in *Amphistegina*. *Jour. Foram. Res.* 11: 40-46
- Hallock, P. (1982): Evolution and extinction in larger foraminifera. *Amer. Paleont. Conv. Proc.*, 1: 221-225
- Hallock, P. (1985): Why are larger Foraminifera large?. *Paleobiology*, 11: 195-208.
- Hallock, P. y Hansen, H.J. (1978): Depth adaptation in *Amphistegina*: change in lamellar thickness. *Geol. Soc. Denmark Bull.*, 27: 99-104
- Hansen, H.J. y Dalberg, P. (1979): Symbiotic algae in milioline foraminifera : CO<sub>2</sub> uptake and shell adaptations. *Geol. Soc. Denmark Bull.*, 28: 47-55
- Haq, B.V., Handerbol, J. y Vail, P.R. (1987): Chronology of Fluctuating Sea Levels Since the Triassic. *Science*, 235: 1156-1167
- Hottinger, L. (1982): Larger Foraminifera, giant cells with a historical background. *Naturwissenschaften*, 69/8: 361-371
- Hutchinson, G.E. (1975): Limnological Botany. In: *A Treatise of Limnology* (vol. III), John Wiley & Sons, New York, 660 p.
- Lee, J.J. (1980): Nutrition and Physiology of the Foraminifera. In: *Biochemistry and Physiology of Protozoa*. (M. Levandowsky y S.H.Hutner, Eds), Acad. Press, cap.2: 43-66
- Leutenegger, S. (1977a): Symbiosis between larger foraminifera and unicellular algae in the Gulf of Elat, Red Sea. *Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 15: 241-244
- Leutenegger, S. (1977b): Ultrastructure de foraminifères perforés et imperforés ainsi que de leurs symbiontes. *Cahiers de Micropaléontol.*, C.N.R.S. 3: 1-52
- Leutenegger, S. (1984): Symbiosis in benthic foraminifera: specificity and host adaptations. *Jour. Foram. Res.*, 14: 16-35
- Lips, J. (1983): Biotic interactions in Benthic Foraminifera. In: *Topics in Geobiology* (F.G.Stehli ed.), cap. 8: 347-352
- Mai, D.H. (1985): Entwicklung der Wasser-und Sumpfpflanzen -Gesellschaften Europas von der Kreide bis ins Quartär. *Flora*, 176: 449-511
- Margalef, R. (1986): Sucesión y evolución: su proyección biogeográfica. *Paleontología i Evolución*, 20: 7-26.
- Martín-Closas, C. y Salas, R. (1988): Corrélation de la biozonation des Charophytes avec celle des foraminifères (orbitolinidés) dans le Valanginien inférieur du Bassin du Maestrat (Castelló, Espagne). *Geobios*, 21: 645-650
- Molina, E., Ortiz, N. y Serra-Kiel, J. (1988): Implicaciones paleoecológicas de los foraminíferos en el Eoceno del Prepireneo oscense (sector de Arguís). *Revista Española de Paleont.*, 3: 45-57
- Peybernés, B. (1976): *Le Jurassique et le Crétacé inférieur des Pyrénées franco-espagnoles, entre la Garonne et la Méditerranée*. Tesis Univ. Toulouse, Imp. C. R. D. P., Toulouse, 453 p.
- Pomerol, C. (1975): *Stratigraphie et Paléogéographie. Ere Mésozoïque*. Doin ed., Paris, 383 p.
- Proctor, V.W. (1980): Historical biogeography of *Chara* (Charophyta) an appraisal of the Braun-Wood classification

- plus a falsificable alternative for future consideration. *Journal of Phycol.*, 16: 218-233.
- Puigdefàbregas, C., Muñoz, J.A. y Marzo, M. (1986): Thrust belt development in the Eastern Pyrenees and related depositional sequences in the southern foreland basin. *Spec. Publ. Inter. Ass. Sedim.*, 8: 229-246
- Rey, J. y Ramalho, M.M. (1973): Le Crétacé inférieur de l'Algarve occidentale (Portugal). *Com. Ser. Geol. Portugal*, 57: 155-181
- Salas, R. (1987): *El Malm i el Cretaci inferior entre el Massís de Garraf i la Serra d'Espadà, anàlisi de conca*. Tesis Univ. Barcelona, 345 p.
- Schaub, H. (1981): Nummulites et Assilines de la Téthys Paléogène. Taxinomie, phylogénèse et biostratigraphie. *Mém. Suiss. Paléont.*, 104, 105, 106, 236 p.
- Schudack, M. (1987): Charophytenflora und fazielle Entwicklung der Grenzsichten mariner Jura/Wealden in den Nordwestlichen Iberischen Ketten (mit Vergleichen zu Asturien und Kantabrien). *Palaeontographica*, B, 204, 180 p.
- Serra-Kiel, J. (1984): Estudi dels Nummulites del grup de *N. perforatus* (MONTFORT). *Treb. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 11, 244 p.
- Serra-Kiel, J. y Malagrida, L. (1982): Aportación al estudio de la variabilidad morfológica de los Nummulites. *Rev. Española Micropal.*, 14: 429-438.
- Serra-Kiel, J. y Reguant, S. (1984): Paleoecological conditions and morphological variation in monospecific banks of Nummulites: an example. *Benthos'83 2nd. Int. Symp. Benthic Foraminifera*, Pau, : 557-663
- Soler-Sampere, M. y Garrido, A. (1970): La terminación occidental del Manto del Cotiella. *Pirineos*, 98: 5-12
- Soulié-Marsche, I. (1979): *Edute comparée de gyrogonites de Charophytes actuelles et fossiles et phylogenie des genres actuels*. Tesis Univ. Ciencias y Técnicas Lenguadoc, 341 p.
- Taberner, C. (1983): *Evolución ambiental y diagenética de los depósitos del Terciario Inferior (Paleoceno y Eoceno) de la Cuenca de Vic*. Tesis Univ. Barcelona, 1400 p.
- Tappan, H. y Loeblich, A.R. Jr. (1988): Foraminiferal evolution, diversification and extinction. *Jour. Paleont.*, 62: 695-714.
- Teixell, A. y Serra-Kiel, J. (1988): Sedimentología y distribución de foraminíferos en medios litorales y de plataforma mixta (Eoceno Medio y Superior, Cuenca del Ebro Oriental). *Bol. Geol. Min.* 94: 871-885
- Tosquella, J. (1988): *Estudi sedimentològic i biostratigràfic de la Fm. Gresos de Roda (Eocé, Conca Tremp-Graus)*. Tesis de Licenciatura Univ. Barcelona (inédita)
- Via, L. (1959): El Eoceno marino surpirenaico. *Actes Quatrième Congr. Int. d'Etudes Pyrénéennes*, : 121-128
- Vilas, L., Mas, R., García, A., Arias, C., Alonso, A., Meléndez, N. y Rincón, R. (1982): Ibérica Suroccidental. In : *El Cretácico de España*. Universidad Complutense de Madrid (ed.) :457-513
- Wefer, G., Killingley, J.S. y Lutze, G.F. (1981): Stable Isotopes in Recent larger Foraminifera. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 33:253-270
- Wetzel, R.G. (1981): *Limnología*. Ed. Omega, Barcelona, 679 p.
- Wiley, E.O. (1981): *Phylogenetics*. John Wiley & Sons ed., New York, 439 p.

Recibido el 28 de mayo de 1989  
Aceptado el 25 de octubre de 1989