

La aplicación del concepto de especie biológica en Ammonites y su interés en Sistemática y Bioestratigrafía: la subfamilia Perisphinctinae Steinmann 1891 en el Oxfordiense Medio de la Provincia Submediterránea

The biospecies concept in ammonites and its bearing on the Systematics and biostratigraphy: The subfamily Perisphinctinae Steinmann 1891 from the Middle Oxfordian of Submediterranean Province

J. Bello, G. Meléndez, I. Pérez Urresti, B. Buil y S. García Sanz

Dpto. Geología (Paleontología). Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza

ABSTRACT

Despite the importance of Perisphinctidae ammonite family as a tool for biogeographic correlation and biostratigraphy during the Oxfordian, these studies are frequently hampered by the intraspecific morphological and geographical variability, and the traditionally used typologist species concept. A modern systematics, based on a biological species concept (biospecies) taking into account all types of intraspecific variability is likely to provide a more reliable phylogenetic-biostratigraphic frame, leading as well to a better comprehension of the biogeographic dynamics of the group. The studied recorded successions in the Middle Oxfordian of Ricla (NE Iberian Chain, Spain) known by their abundance and by the completeness of the ammonite record, supply a good evidence for the analysis of intraspecific variability and biospecies concept.

Key words: Perisphinctidae, Ammonoidea, Systematics, Biostratigraphy, Oxfordian, Iberian Chain, Species concept.

Geogaceta, 20 (1) (1996), 242-245
ISSN: 0213683X

Introducción

La Subfamilia Perisphinctinae STEINMANN (Perisphinctidae, Ammonoidea) agrupa a un conjunto de formas de ammonoideos de concha discoidal evoluta, de tipo serpenticono a platícono (planulados o 'planulates') y costulación generalmente bifurcada en el margen ventral. Desde su origen este grupo muestra un acusado dimorfismo sexual, pudiendo distinguirse en su interior dos grandes grupos: Las formas microconchas, de talla pequeña a media en el estadio adulto (60-220 mm), isocostadas, y las formas macroconchas, de talla grande a gigante (280-500 mm), variocostadas. Este grupo, de carácter cosmopolita, a excepción de las regiones típicamente boreales, se encuentra ampliamente expandido por los Dominios Tethysiano y Pacífico, y se desarrollan ampliamente durante el Oxfordiense Inferior y Medio (Figura 1).

Origen e interés bioestratigráfico

Su origen se encuentra relativamente

bien documentado en la región del Tethys occidental a partir de los representantes 'tardíos' de los Pseudoperisphinctinae del Calloviense Superior, por un proceso proterogenético. Los Perisphinctinae constituyen el conjunto dominante en la Provincia Submediterránea (plataforma meridional europea) siendo menos abundantes en las regiones propiamente mediterráneas (Sequeiros, 1974). Su escasa representación en las áreas propiamente mesogeas está poco explicada y podría deberse tanto a causas biogeográficas como a falta de registro, puesto que existen citas por diversos autores de estas formas en distintos puntos del Norte de África (Atrops y Benest, 1994). En la Provincia Indo-Africana oriental, los Perisphinctinae se encuentran bien representados (Fig. 1), tanto en Madagascar como en la región del Kutch, India (Krishtna *et al.*, 1995).

Durante el Oxfordiense Inferior y Medio los Perisphinctinae experimentan una rápida evolución que, unida a su abundancia y su amplia distribución biogeográfica, confiere a este grupo una es-

pecial importancia como fósiles de zona. Los esquemas zonales establecidos para este intervalo estratigráfico en la Provincia Submediterránea (Cariou y Meléndez, 1990) han servido de base para la correlación con áreas de otras provincias, como la Pacífica Oriental, Mediterránea e Indo-Africana oriental. Los estudios bioestratigráficos han permitido reconocer numerosas unidades bioestratigráficas (subbiozonas y biohorizontes) por medio de perisphinctidos para el Oxfordiense Inferior y Medio dentro del esquema zonal clásico para Europa occidental (Meléndez y Fontana, 1993a).

Sistemática y concepto de especie

La Sistemática clásica de este grupo ha seguido unos parámetros básicamente tipologistas, tanto a nivel genérico o subgenérico, separando las formas macro y microconchas como taxones independientes, como específico, asignando nombres específicos a los distintos grupos morfológicos homogéneos. Esto ha hecho que la sistemática de este grupo se haya carac-

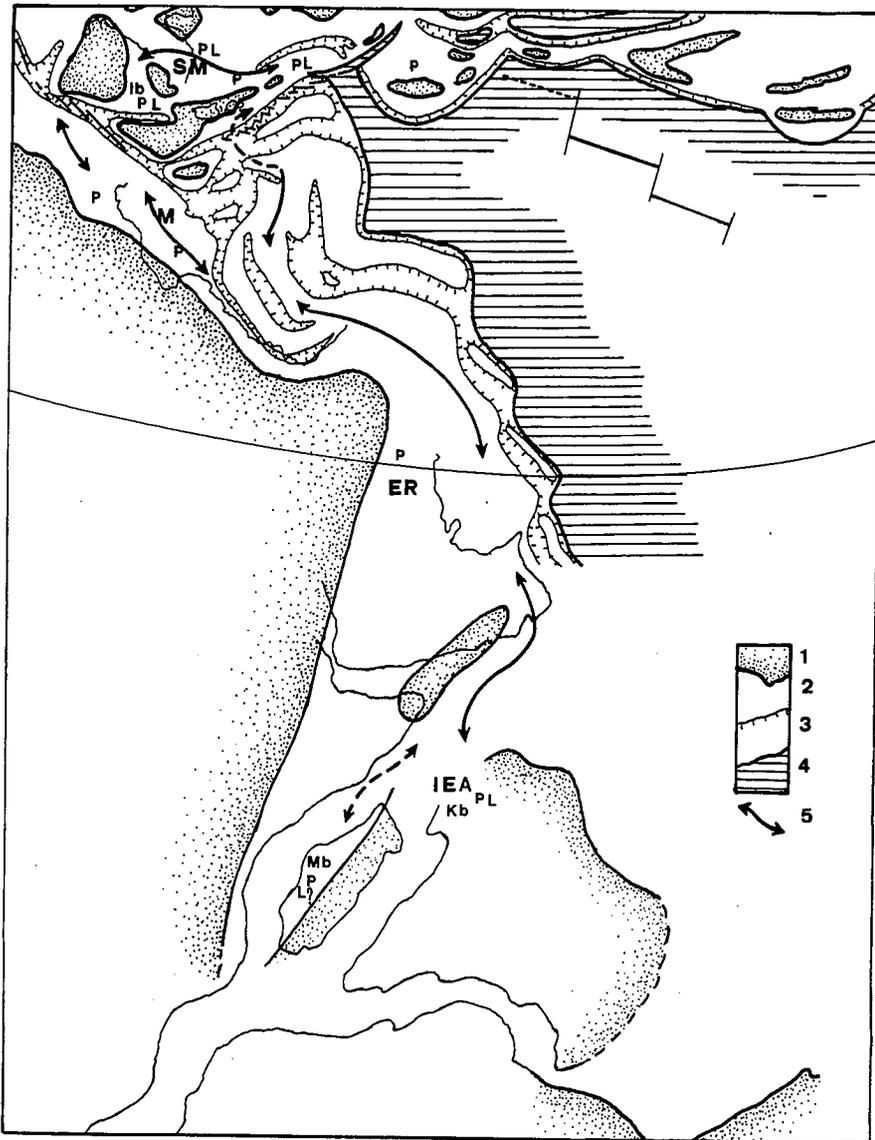


Fig. 1.- Distribución biogeográfica de los Perisphinctinae en el ámbito del Tethys durante el Oxfordiense.

1: terreno supuestamente emergido; 2: plataforma continental; 3: talud continental; 4: surco oceánico; 5: probables vías de migración; SM: Provincia Submediterránea; M: Provincia Mediterránea; ER: Provincia Eritreana; IEA: Provincia Indo-Africana oriental; Mb: Cuenca Malgache; Kb: Cuenca del Kachchh (India); Ib: Cuenca Ibérica; P: *Perisphinctes*; L: *Larcheria*.

Fig. 1.- Biogeographic distribution of Perisphinctinae across the Tethys during the Oxfordian. 1: supposedly emerged areas; 2: continental shelf; 3: continental slope; 4: oceanic trough; 5: inferred migration ways; SM: Submediterranean Province; M: Mediterranean Province; ER: Eritrean Province; IEA: Indo - East-African Province; Mb: Madagascan Basin; Kb: Kachchh Basin (India); Ib: Iberian Basin; P: *Pewrisphinctes*; L: *Larcheria*.

terizado por su enorme complejidad y por la sobrecarga taxonómica, con un elevado número de morfo-especies, reflejo más bien de las numerosas variantes y tipos morfológicos que de las verdaderas especies biológicas.

Tras la formulación de la teoría del dimorfismo sexual en ammonoideos, esta noción tipologista ha ido dejando paso en los últimos años a una nueva visión de la

especie capaz de integrar las diferentes modalidades de variabilidad intraespecífica y compatible con los datos procedentes del registro fósil y del registro estratigráfico. Los primeros pasos en esta dirección (Callomon, 1988) fueron la agrupación de los pares dimórficos, macro y microconcha dentro del mismo taxón. Posteriores intentos de establecer las sucesivas bioespecies dentro de la

subfamilia Perisphinctinae siguiendo estos criterios consisten básicamente en mantener un único taxón con rango genérico, *Perisphinctes*, suprimiendo los taxones subgenéricos, y en integrar dentro del mismo grupo específico todas las morfologías y variantes existentes siempre que procedan de la misma asociación, y se puedan reconocer morfologías intermedias entre formas inicialmente muy diferentes. Para este autor, la única discontinuidad efectiva existente, y que afectaría a todo el conjunto, sería la que separa a un conjunto del estratigráficamente siguiente y anterior. Cada bioespecie entonces constituye un conjunto horizontal en el que toda la variabilidad es contemplada como intraespecífica. Por su parte, una variación general aunque insensible en un conjunto sucesivo; o simplemente un cambio en el «centro de gravedad» de la variabilidad sería indicio de un cambio genético en el interior de las poblaciones, e indicaría una nueva bioespecie. La distribución vertical de cada conjunto se correspondería con un intervalo estratigráfico equivalente a una subbiozona.

En los años recientes se han realizado nuevos intentos por delimitar las sucesivas bioespecies (Atrops y Meléndez, 1993; Meléndez y Fontana, 1993; Bello, 1995). Un primer problema planteado sería la posible existencia de otras formas de polimorfismo intraespecífico, aparte del dimorfismo sexual evidenciado por los distintos pares dimórficos macro-microconcha. Este sería el caso de *Kranaosphinctes* (M) - *Otosphinctes* (m), que se separaría del tronco principal *Perisphinctes* por la presencia de nudos parabólicos en la costulación así como por la menor talla del adulto. Similarmente el caso del taxón *Larcheria*, caracterizado por la costulación fasciculada o 'lithococeratoide', en clara discontinuidad morfológica con el modelo de ornamentación de *Perisphinctes*. Los autores han mantenido la posibilidad de que estas variaciones representen una modalidad de polimorfismo intraespecífico que, de forma intermitente, se habría mantenido presente en toda la gran rama de los perisphinctidos (Superfamilia Perisphinctacea) a lo largo de todo el Jurásico Superior. El conjunto de la subfamilia Perisphinctinae quedaría constituido por una serie de taxones genéricos que representarían sucesivos estadios evolutivos entre el Calloviense Superior y el Oxfordiense Medio (Figura 2A).

El reconocimiento de las sucesivas bioespecies de *Perisphinctes* en este intervalo estratigráfico ha llevado al establecimiento de numerosas nuevas unida-

des bioestratigráficas (subbiozonas y biohorizontes) para el Oxfordiense Medio (Figura 2B) La Biozona Transversarium se subdivide en cuatro subbiozonas y seis biohorizontes, que se corresponden con sucesivas bioespecies de *Perisphinctes*. La bioespecie *P. parandieri* DE LORIOI ocupa el intervalo inferior caracterizando esta subbiozona. La Subbiozona Luciaeformis (Cariou y Meléndez, 1990, = Subbiozona Wartae auctt.) se corresponde con el intervalo caracterizado por la bioespecie *P. martelli* (OPPEL), una especie que muestra una enorme variabilidad y en la que se han descrito una gran cantidad de morfo-especies macro y microconcha. La Subbiozona Schilli se encuentra caracterizada por el amplio desarrollo de la morfología *Larcheria*, cuya sucesión de especies permite distinguir tres biohorizontes. Esta forma se encuentra ampliamente extendida en distintas zonas de Europa occidental pero virtualmente ausente en Europa oriental y en otras áreas del Tethys así como del Dominio Pacífico. Esto hace que en las regiones donde *Larcheria* no está presente este intervalo (y esta bioespecie) sea difícil de distinguir del anterior.

La Subbiozona Rotoides (Cariou y Meléndez, 1990) constituye un intervalo bien definido aunque solamente reconocido como tal en los tiempos recientes, debido a la interpretación errónea por numerosos autores de las especies *P. rotoides* RONCHADZÉ y *P. wartae* BUKOWSKI. Respecto a este punto, las sucesiones estudiadas recientemente en la localidad de Ricla, en la Cordillera Ibérica nororiental (Meléndez y Fontana, 1991; Bello, 1995) han permitido caracterizar los sucesivos conjuntos dentro de este intervalo. En la parte inferior un primer conjunto próximo a las formas figuradas como *P. jelskii* SIEMIRADZKI, y *P. bouranensis* DE LORIOI, que presenta también una curva de costulación próxima a *P. wartae* BUKOWSKI, permite reconocer un biohorizonte basal (Biohorizonte Jelskii, Meléndez y Fontana, 1993a). La acepción del nombre de la especie de Siemiradzki es objeto de discusión puesto que el tipo de esta especie no se corresponde con el material figurado por su autor sino con *Perisphinctes martelli*, Waagen (non Ooppel), por lo que es preciso asignar un nuevo nombre a dicho conjunto (*P. bouranensis* DE LORIOI podría quizás ser un nombre utilizable). La identificación correcta de la especie *P. wartae* Bukowski y de *P. rotoides* RONCHADZÉ en la parte superior de esta subbiozona permite caracterizar ambas formas como integrantes, aunque extremos opuestos de la variabilidad, de la

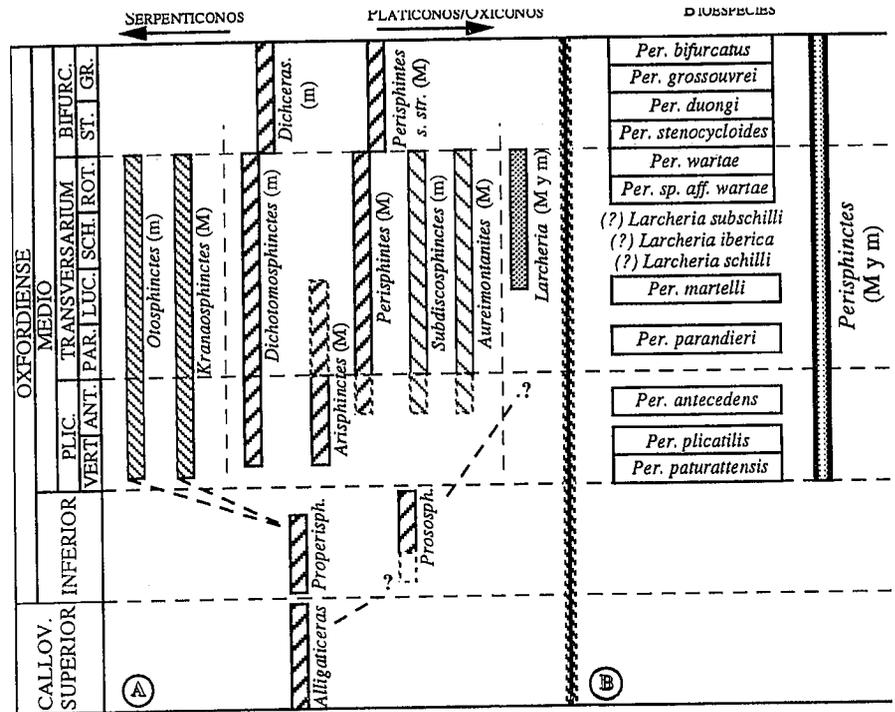


Fig. 2.- (A) Distribución taxonómica de los Perisphinctinae entre el Calloviense Superior y el Oxfordiense Medio de acuerdo con la sistemática clásica. La integración de la variabilidad horizontal permitiría reducirlos a un género único (*Perisphinctes*) para el Oxfordiense Medio. Los casos de *Larcheria* y *Kranaosphinctes* / *Otosphinctes*, que muestran variabilidad discontinua pueden constituir taxones diferentes o casos de polimorfismo intraespecífico. (B): Las sucesivas bioespecies de *Perisphinctes* establecidas para el Oxfordiense Medio.

Fig. 2.- (A) Systematic distribution of Perisphinctinae between the Upper Callovian and Middle Oxfordian, according to the classical Systematics. Integration of the horizontal variability allows reducing the numerous taxa to a single genus (*Perisphinctes*) for the Middle Oxfordian. The cases of *Larcheria* and *ranaosphinctes*/*Otosphinctes*, for some extent showing discontinuous variability in relation to *Perisphinctes* might be regarded either as independent, generic or subgeneric taxa, or else, cases of intraspecific polymorphism. (B): The successive *Perisphinctes* biospecies recognized for the Middle Oxfordian.

'bioespecie *wartae*', en la parte terminal de la Biozona Transversarium. Los componentes de este conjunto presentan caracteres intermedios entre las formas del grupo de *P. martelli* y las del grupo de *P. stenocycloides-bifurcatus* (= *Dichotomoceras* y el grupo de *Perisphinctes vario-costatus*), con la parte inicial de la curva de costulación horizontal, intermedia entre ascendente (típica de *Otosphinctes*/*Dichotomosphinctes*) y descendente o en U, típica de *Dichotomoceras* (Fig. 3).

A lo largo de la Biozona Bifurcatus las sucesivas bioespecies de *Dichotomoceras* permiten caracterizar distintas subbiozonas y biohorizontes. La bioespecie *P. stenocycloides* SIEMIRADZKI forma un conjunto basal que probablemente engloba como polos extremos de la variabilidad las formas *P. stenocycloides* SIEMIRADZKI y *P. bifurcatoides* ENAY. A continuación, *P. duongi* MELENDEZ forma un conjunto relativamente homogéneo en el

que podría quizás integrarse *P. stenocycloides*, RONCHADZÉ, non Siemiradzki). A continuación, las especies *P. grossouvrei* SIEMIRADZKI y *P. bifurcatus* QUENSTEDT forman conjuntos sucesivos claramente definidos que se corresponden con sucesivos biohorizontes (Figura 2B).

Conclusiones

La Sistemática de los Perisphinctinae integrando las modalidades de variabilidad típicas de la especie biológica ofrece sin duda una visión más realista de la estructura biológica de este grupo, formada por una sucesión de especies con una amplia variabilidad horizontal y un mínimo rango de extensión en la vertical (concepción 'horizontal' de especie). Dicha concepción, aunque entraría en constante contradicción con los criterios taxonómicos tradicionalmente utilizados en este

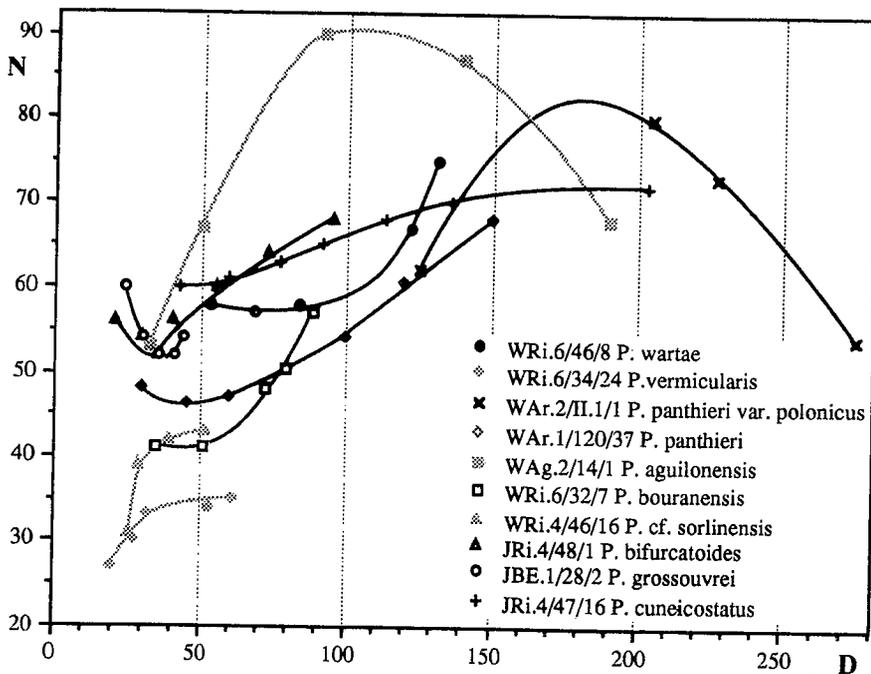


Fig 3.- Curvas de costulación de distintas formas de *Perisphinctes* (M y m) en el Oxfordiense Medio, (Biozonas *Transversarium* y *Bifurcatus*) de Riela y otras localidades de la Cordillera Ibérica nororiental. Los supuestos pares dimórficos muestran una tendencia semejante en los primeros estadios. Los ejemplares de los grupos *P. wartae* y *P. bouranensis* muestran una tendencia intermedia entre las formas de la Biozona *Transversarium* y *Bifurcatus*.

Fig. 3.- Rib-curves of some different forms of *Perisphinctes* (M & m) from the Middle Oxfordian (*Transversarium* and *Bifurcatus* Biozones) from Riela and some other localities of the NE Iberian Range. Supposed dimorphic pairs show similar trends in the first ontogenetic stages. Specimens of the groups *P. wartae* and *P. bouranensis* show an intermediate trend between typical forms of the *Transversarium* and *Bifurcatus* Biozones.

grupo, aportaría sin embargo una simplificación sistemática. Esta labor de agrupación y simplificación sistemática requiere sin embargo aún un largo trabajo de localización de las especies clásicas en su posición estratigráfica precisa.

Agradecimientos

Prof. J.H. Callomon por las numerosas discusiones y sugerencias sobre el concepto de especie. Este trabajo ha sido financiado por la CEE, Proyecto CII* CT93-0220; el CONAI (Gobierno de Aragón), Proyecto PCB/14-93 y por el Instituto de Estudios Turoleses (CSIC).

Referencias

- Atrops, F., Benest, M. (1994). *Geobios*, M. S. 17: 79-91.
- Atrops, F.; Melendez, G. (1993). 3^o *International Cephalopods Symposium*, Lyon. (1990) in *Geobios*; M.S. 15: 19-31.
- Bello, J. (1995). *Tesis de Licenciatura*, 138.
- Callomon, J. H. (1988). 2nd. *International Symposium on Jurassic Stratigraphy*, vol. I, in: R.B. ROCHA & A.F. SOARES (eds.) *Int. Subc. Jur.Str. ; Inst. Nacional de Investigaciones Científicas*.
- Krishna, J.; Melendez, G.; Pandey, B. Pathak, D.B. (1995). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 321 (II a): 1187-1193.
- Melendez, G.; Fontana, B. (1991). *Geogaceta*, 10, SGE: 38-42
- Melendez, G.; Fontana, B. (1993). In: M.R. House (ed.): «The ammonoidea: Environment, ecology and evolutionary change». *Systematics association Special Volume N° 47*, pp. 166-186.
- Melendez, G.; Fontana, B. (1993a). *Acta Geológica Polónica*, 43 (3-4): 193-211.
- Sequeiros, L. (1974). *Tesis Doctoral Univ. Granada*. n° 65.