

DIVERSIDAD Y EVOLUCIÓN DE LA TEXTURA DE LA PARED EN GUEMBELÍTRIDOS (FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS) DEL TRÁNSITO CRETÁCICO-PALEÓGENO

Ignacio ARENILLAS¹, José Antonio ARZ¹ y Carolina NÁÑEZ²

¹ Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología) e Instituto Universitario de investigación en Ciencias Ambientales (IUCA) de Aragón, Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza, España. ias@unizar.es

² Servicio Geológico Minero Argentino y CONICET, Benjamín Lavaisse 1194, C1107BJD Buenos Aires, Argentina.

Arenillas, I., Arz, J. A. & Nández, C. 2010. Diversidad y evolución de la textura de la pared en guembelítridos (foraminíferos planctónicos) del tránsito Cretácico-Paleógeno. [Diversity and evolution of wall textures in guembelítrids (planktic foraminifera) across the Cretaceous-Paleogene transition.] *Revista Española de Paleontología*, **25** (2), 89-105. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

A detailed analysis of the guembelítrids (*Guembelitra*, *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina*, *Chiloguembelitra*?, *Woodringina*, *Postrugoglobigerina*? and *Globoconusa*) across the Cretaceous-Paleogene (K-Pg) transition reveals a high variability and diversity of their wall textures, which may have significant taxonomic and phylogenetic implications. Twelve wall texture types have been recognized, four of them in the uppermost Maastrichtian and ten, at least, in the basal Danian. The pore-mounded wall texture which predominated during the latest Maastrichtian disappeared progressively after the K/Pg boundary, whereas a diversification in the earliest Danian gave origin to the smooth, rugose and finally pustulate wall textures.

Keywords: Planktic foraminifera, guembelítrids, wall texture, phylogeny, Maastrichtian, Danian.

RESUMEN

Un análisis detallado de los guembelítridos (*Guembelitra*, *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina*, *Chiloguembelitra*?, *Woodringina*, *Postrugoglobigerina*? y *Globoconusa*) del tránsito Cretácico-Paleógeno (K-Pg) indica una alta variabilidad y diversidad en sus texturas de pared, lo que puede tener importantes implicaciones taxonómicas y filogenéticas. Se han reconocido doce texturas de pared, cuatro de ellas en el Maastrichtiense terminal y al menos diez en el Daniense basal. La textura de pared con poros en túbulo, que predominó durante el Maastrichtiense terminal, desapareció progresivamente tras el límite K/Pg, mientras que una diversificación en el Daniense basal dio origen a texturas de pared lisas, rugosas y finalmente pustuladas.

Palabras clave: Foraminíferos planctónicos, guembelítridos, textura de pared, filogenia, Maastrichtiense, Daniense.

INTRODUCCIÓN

El género *Guembelitra* Cushman, 1933 tiene un gran significado en la historia evolutiva de los foraminíferos planctónicos, ya que fue uno de los pocos supervivientes del evento de extinción del límite Cretácico-Paleógeno (K-Pg) y podría ser el ancestro de todos los foraminíferos planctónicos del Cenozoico (Smit, 1982; Olsson *et al.*, 1992; Arenillas *et al.*, 2007). Pertenece a la Familia Guembelitriidae

Montanaro-Gallitelli, 1957 que, según Loeblich & Tappan (1987), incluye además a los géneros danienses *Parvularugoglobigerina* Hofker, 1978, *Woodringina* Loeblich & Tappan, 1957, y *Globoconusa* Khalilov, 1956. Habría que añadir en esta familia, los géneros danienses *Palaeoglobigerina* Arenillas, Arz & Nández, 2007, *Chiloguembelitra* Hofker, 1978 y *Postrugoglobigerina* Salaj, 1986, aunque la validez taxonómica de estos dos últimos está todavía por determinar (Arenillas *et al.*, 2007; Arz *et al.*, 2010).

En la revisión sistemática de los guembelítridos del tránsito K-Pg (Arenillas *et al.*, 2007; Arz *et al.*, 2010) llamó la atención la alta variabilidad y diversidad de la textura de la pared, particularmente en el Daniense. El objetivo de este trabajo es mostrar la variabilidad textural de los guembelítridos en el tránsito K-Pg, con la finalidad de reconocer formas y texturas intermedias entre el género *Guembelitra* (Maastrichtiense-Daniense) y los otros guembelítridos danienses, y de ayudar a identificar especies crípticas y/o pseudocrípticas. Esta variabilidad textural podría tener importantes implicaciones en el análisis taxonómico y filogenético de los foraminíferos planctónicos, ya que los guembelítridos son clave en el origen de los foraminíferos planctónicos del Cenozoico.

MATERIAL Y METODOLOGÍA

Para el estudio de la textura de la pared de los guembelítridos del tránsito K-Pg, se eligieron ejemplares provenientes de secciones donde la conservación de los foraminíferos planctónicos es buena o muy buena. Estas secciones son: El Kef y Aïn Settara (Túnez), Ben Gurion (Israel), Bajada del Jagüel y Opaso (Argentina), Nye Klov (Dinamarca) y DSDP Site 305 (Shatsky Rise, Pacífico Norte). El estudio se complementó con material de secciones de diferentes regiones y latitudes del mundo, tales como Caravaca, Agost y Zumaya (España), Bidart (Francia), Gubbio y Cesselli (Italia), o Bochil, Guayal, El Mulato y El Mimbral (México). Las muestras fueron previamente preparadas con

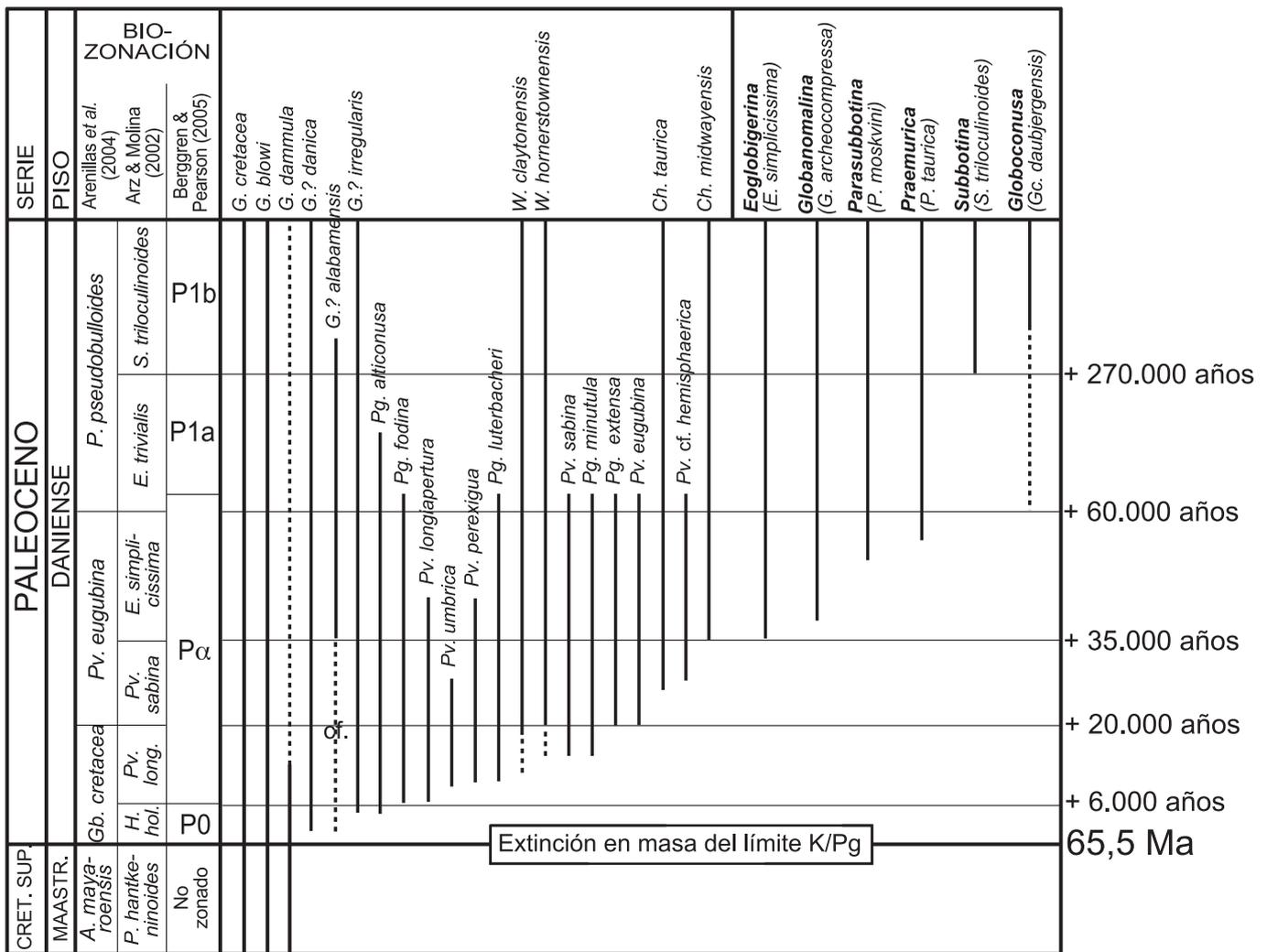


Figura 1. Rangos bioestratigráficos de especies de guembelítridos (y géneros relacionados) en el tránsito K-Pg, y comparación de las zonaciones de Arenillas *et al.* (2004) y Berggren & Pearson (2005); líneas discontinuas indican incertidumbre taxonómica y/o bioestratigráfica.

Biostratigraphical ranges of lowermost Danian guembelitrids species (and related genera) across the K-Pg transition, and comparison of the zonations by Arenillas et al. (2004) and Berggren & Pearson (2005); dotted lines indicate taxonomic and/or biostratigraphic uncertainties.

el clásico método del levigado (con H₂O₂) y estudiadas en la fracción superior de 63 micras. Se realizaron microfotografías de detalle de la superficie de la pared de guembelítridos, utilizando Microscopios Electrónicos de Barrido (MEB) JEOL JSM 6400 y Phillips 515 con EDAX Genesis.

Para el análisis textural, se han tenido en cuenta los trabajos taxonómicos más significativos de la parte basal del Daniense como los de Blow (1979), Salaj (1986), D'Hondt (1991), Liu & Olsson (1992, 1994), Olsson *et al.* (1992, 1999), MacLeod (1993) y Berggren & Norris (1997). Las diferentes texturas en Guembelitriidae son, además, comparadas con las de algunos géneros trocoespiralados típicos del Daniense y que están relacionados filogenéticamente: *Globanomalina* Haque, 1956, *Praemurica* Olsson, Hemleben, Berggren & Liu, 1992, y *Eoglobigerina* Morozova, 1959 (cuya textura de pared es semejante a la de *Subbotina* Brotzen & Pozaryska, 1962, y a la de *Parasubbotina* Olsson, Hemleben, Berggren & Liu, 1992). Aunque en este trabajo no se incluyen imágenes de detalle de la superficie de la pared del género biseriado *Chiloguembelina* Loeblich & Tappan, 1956, su textura de pared es parecida a la de *Woodringina* Loeblich & Tappan, 1957, al menos en las especies del Daniense.

La biozonación utilizada para el tránsito K-Pg se basa en las de Arz & Molina (2002), para el Maastrichtiense, y Arenillas *et al.* (2004), para el Daniense basal (Fig. 1). La correlación de esta última zonación con la de Berggren & Pearson (2005), que es la aplicada por la mayor parte de los bioestratígrafos de foraminíferos planctónicos del Paleoceno, se muestra en la figura 1. Los principales datos bioestratigráficos y su calibración biocronológica son los siguientes (modificado de Arenillas *et al.*, 2004): último registro de *A bathomphalus mayaroensis* (o límite K/Pg, datado en ~65,5 Ma), y primeros registros de *Pv. longiapertura* (~6.000 años después del límite K/Pg), de *Pv. eugubina* (~20.000 años), de *E. simplicissima* (~35.000 años), de *P. pseudobulloides* (~60.000 años) y de *S. trilocolinoides* (~270.000 años).

APUNTES TAXONÓMICOS

La taxonomía de foraminíferos planctónicos del Daniense basal adoptada en este trabajo se basa en las de Luterbacher & Premoli Silva (1964), Arenillas (1996) y Arenillas *et al.* (2007). Esta última tuvo en cuenta criterios biométricos y biocronológicos, además de morfológicos cualitativos y texturales, y fue completada por Arenillas & Arz (2007) y Arz *et al.* (2010). Difiere de la taxonomía de referencia de Olsson *et al.* (1999) tanto en el número de morfoespecies y géneros como en las potenciales relaciones filogenéticas. La figura 2 muestra una sencilla clave dicotómica para identificar las morfoespecies de guembelítridos consideradas por Arenillas *et al.* (2007) y su comparación con las de Olsson *et al.* (1999); las figuras 3 y 4 incluyen imágenes de M.E.B. de las mismas.

Arenillas *et al.* (2007) estudiaron los siguientes géneros de guembelítridos del Daniense basal: *Guembelitra*, *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina* y *Woodringina*. En *Guembelitra* se incluyeron morfoespecies con una disposición de las cámaras triseriada y regular en toda su ontogenia y con poros en túbulo bien desarrollados: *G. cretacea* Cushman, 1933 (Figs. 3a-3b), *G. blowi* Arz, Arenillas & Nández, 2010 (Figs. 3c-3d; atribuida a *G. trifolia* (Morozova, 1961) por MacLeod, 1993, y a *G. cf. trifolia* por Arenillas *et al.*, 2007), y *G. dammula* Voloshina, 1961 (Figs. 3e-3g; atribuida a *G. danica* por MacLeod, 1993, y por Arenillas *et al.*, 2007).

Otras morfoespecies incluidas provisionalmente en *Guembelitra*, como *G.? alabamensis* Liu & Olsson, 1992 (Figs. 3h-3i), *G.? danica* (Hofker, 1978) (Fig. 3j) y *G.? irregularis* Morozova, 1961 (Fig. 3k), no se ajustan exactamente a las características del género. La primera, *G.? alabamensis*, presenta una disposición de las cámaras mixta triseriada-tetraseriada (con cuatro cámaras en la última o últimas vueltas de espira) y pared rugosa, dada por poros en túbulo que coalescen formando rugosidades elongadas. La segunda, *G.? danica* en el Daniense inferior, presentaría pared rugosa y una abertura semejante al linaje biseriado *Woodringina-Chiloguembelina* (Hofker, 1978; Loeblich & Tappan, 1987). D'Hondt (1991) y MacLeod (1993) atribuyeron esta especie a *Guembelitra*, considerando que tenía poros en túbulo, y la identificaron tanto en el Daniense como en el Maastrichtiense. Jenkins *et al.* (1998) ilustraron topotipos de *Chiloguembelitra danica* Hofker, 1978, y concluyeron que tienen poros en túbulo, sinonimizando *Chiloguembelitra* con *Guembelitra*. Sin embargo, el neotipo designado por Jenkins *et al.* (1998) para *Ch. danica*, tiene pobre preservación, no se distinguen poros en túbulo, y podría tener papilas y rugosidades imperforadas. Además, tiene una altura de espira mediana, que no refleja la morfología alargada del ejemplar ilustrado originalmente por Hofker, y que ha sido el criterio con el que se ha identificado tradicionalmente la especie. Arenillas *et al.* (2007) advirtieron que probablemente en esta morfoespecie (triseriada con concha alargada) se estaban incluyendo dos especies diferentes (especies crípticas), una con poros en túbulo (preferentemente en el Maastrichtiense) y otra con pared rugosa (exclusiva del Daniense basal), por lo que Arz *et al.* (2010) incluyeron las formas maastrichtienses en *G. dammula*. Finalmente, *G.? irregularis* es una morfoespecie aún más problemática. Aunque su holotipo no tiene una buena conservación y no se aprecia su textura de pared, generalmente se incluyen en *G.? irregularis* ejemplares danienses triseriados con disposición irregular (y tendencia biseriada), pared rugosa y con una abertura semejante al linaje biseriado *Woodringina-Chiloguembelina* (Loeblich & Tappan, 1987; D'Hondt, 1991). No obstante, este taxón ha sido utilizado como un taxón "cajón de sastre" en el que se han incluido formas teratológicas del Maastrichtiense y Daniense, con dispo-

Tipo de poro	Tipo de pared*	Disposición de cámaras	Nº cámaras primera vuelta espira	Posición de la abertura	Forma de la abertura	Altura de concha o de espira	Nº cámaras última vuelta espira	MORFOESPECIE		GÉNERO			
								Arenillas et al. (2007 modificado)	Olsson et al. (1999)				
Poros cilíndricos	Papilada *	Triseriada	3	Intraumbilical	Semicircular	Alto	3		<i>G. blowi</i> Arz, Arenillas & Náñez	<i>Guembelitra</i> <i>cretacea</i> Cushman	<i>Guembelitra</i> Cushman		
									<i>G. dammula</i> Voloshina				
									<i>G. ? danica</i> Höfker				
									<i>G. ? irregularis</i> Morozova				
									<i>G. ? alabamensis</i> Liu & Olsson				
									<i>W. claytonensis</i> Loeblich & Tappan				
									<i>W. hornerstownensis</i> Olsson				
									<i>Ch. taurica</i> (Morozova)				
									<i>Ch. midwayensis</i> (Cushman)				
									<i>Pg. alticonusa</i> (Li, McGowran & Boersma)				
	Lisa *	Trocospirada	3.5-4	4-4.5	Umbilical-extraumbilical	Semicircular	Bajo	3-3.5		<i>Pg. fodina</i> (Blow)	<i>Parvularugoglobigerina</i> <i>extensa</i> (Blow)	<i>Palaeoglobigerina</i> Arenillas, Arz & Náñez	
										<i>Pg. minutula</i> (Luterbacher & Premoli Silva)			
										<i>Pg. luterbacheri</i> Arenillas & Arz			
										<i>Pg. extensa</i> (Blow)			
										<i>Pv. perexigua</i> Li, McGowran & Boersma			
		Papilada *	Triseriada-trocospirada	3	4-4.5	Umbilical-extraumbilical	Semicircular	Bajo	6.5-9		<i>Pv. umbrica</i> (Luterbacher & Premoli Silva)	<i>Parvularugoglobigerina</i> <i>eugubina</i> (Luterbacher & Premoli Silva)	<i>Parvularugoglobigerina</i> Höfker
											<i>Pv. longiapertura</i> (Blow)		
											<i>Pv. eugubina</i> (Luterbacher & Premoli Silva)		
											<i>Pv. sabina</i> (Luterbacher & Premoli Silva)		
											<i>Pv. cf. hemisphaerica</i> (sensu Blow)		

sición de las cámaras irregular o multiseriada y pared lisa o papilada con poros en túbulo.

Woodringina agrupa morfoespecies con enrollamiento mixto triseriado-biseriado y pared papilada o pustulada (Fig. 2), como *W. claytonensis* Loeblich & Tappan, 1957 (Fig. 3l) y *W. hornerstownensis* Olsson, 1960 (Fig. 3m). Está estrechamente relacionado con el género *Chiloguembelina*, considerado como su descendiente directo (Smit, 1982; D'Hondt, 1991; Liu & Olsson, 1992; Olsson *et al.*, 1992; Arenillas & Arz, 1996). Aunque sólo se diferencia de *Woodringina* por tener un enrollamiento biseriado en toda su ontogenia (y en morfoespecies más modernas por variantes texturales), *Chiloguembelina* ha sido incluido en una familia diferente, Chiloguembelinidae Reiss, por Arenillas (1996) y Olsson *et al.* (1999). Según Arenillas *et al.* (2007), *Chiloguembelina* incluye en la parte basal del Daniense a *Ch. taurica* Morozova, 1961 (Fig. 3n) y *Ch. midwayensis* (Cushman, 1940) (Fig. 3o).

Arenillas *et al.* (2007) agruparon en el género *Palaeoglobigerina* morfoespecies trocoespiraladas con 3,5 a 4 cámaras en la primera vuelta de espira (estadio neánico), 3 a 4 cámaras en la última vuelta de espira (estadio adulto), y pared lisa con poros cilíndricos diminutos (Fig. 2). Este género incluye, según Arenillas *et al.* (2007) y Arenillas & Arz (2007): *Pg. alticonusa* (Li, McGowran & Boersma, 1995) (Figs. 4a-4b), *Pg. fodina* (Blow, 1979) (Fig. 4c), *Pg. luterbacheri* (Arenillas & Arz, 2007) (Fig. 4d), *Pg. minutula* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964) (Fig. 4e) y *Pg. extensa* (Blow, 1979) (Fig. 4f). Según Arenillas & Arz (1996), *Palaeoglobigerina* sería el ancestro de *Eoglobigerina*, y éste a su vez el ancestro común de *Parasubbotina* y *Subbotina* (todos ellos incluidos en la Familia Eoglobigerinidae Blow, 1979, por Arenillas, 1996).

Las especies de *Palaeoglobigerina* han sido incluidas tradicionalmente en el género *Parvularugoglobigerina* (ver Olsson *et al.*, 1999). Sin embargo, Arenillas *et al.* (2007) restringieron el concepto del género *Parvularugoglobigerina* a morfoespecies trocoespiraladas con 4 a 4,5 cámaras en la primera vuelta de espira (estadio neánico), 4 a 9 cámaras en la última vuelta de espira (estadio adulto), y pared lisa con poros cilíndricos diminutos (Fig. 2). *Parvularugoglobigerina* incluye las siguientes morfoespecies: *Pv. longiapertura* (Blow, 1979) (Fig. 4g), *Pv. eugubina* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964) (Fig. 4h), *Pv. sabina* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964) (Fig. 4i), *Pv. perexigua* Li, McGowran & Boersma, 1995 (Fig. 4j), *Pv. umbri-ca* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964) (Fig. 4k) y *Pv. cf. hemisphaerica* (Morozova, 1978, *sensu* Blow, 1979) (Fig.

4l). Según Arenillas & Arz (1996), *Parvularugoglobigerina* sería el ancestro de *Globanomalina* (incluida en la Familia Globanomalinidae Loeblich & Tappan, 1984 por Arenillas, 1996), y éste a su vez el ancestro de *Praemurica* (incluida en la Familia Truncorotaloididae Loeblich & Tappan, 1961, por Arenillas, 1996, y Olsson *et al.*, 1999).

Finalmente, el género *Globoconusa* agrupa, según Arenillas *et al.* (2007), a morfoespecies trocoespiraladas y pared pustulada, con pústulas cónicas y puntiagudas (ej. Olsson *et al.*, 1999). Las morfoespecies del Daniense inferior pertenecientes a este género son *Gc. daubjergensis* (Brönnimann, 1953) (Fig. 4q) y *Gc. conusa* Khalilov, 1956 (Fig. 4r), atribuida a *Globastica kozlowskii* (Brotzen & Pozaryska, 1961) por Arenillas (1996). Las especies de *Palaeoglobigerina* fueron agrupadas en alguna ocasión dentro de este género (Brinkhuis & Zachariasse, 1988; Arenillas, 1996; Arenillas & Arz, 1996, 2000), pero aunque ambos géneros son guembelítridos difieren en el tamaño, en la textura de pared y en la edad. La taxonomía de Arenillas *et al.* (2007), que se muestra en la figura 2, no incluyó este género debido a que los autores no lo identificaron en medios pelágicos oceánicos del Daniense basal. Su primer registro se sitúa probablemente en la parte inferior de la Zona de *P. pseudobulloides*, y sus especies son frecuentes en medios neríticos del Daniense inferior y medio.

TEXTURAS DE PARED

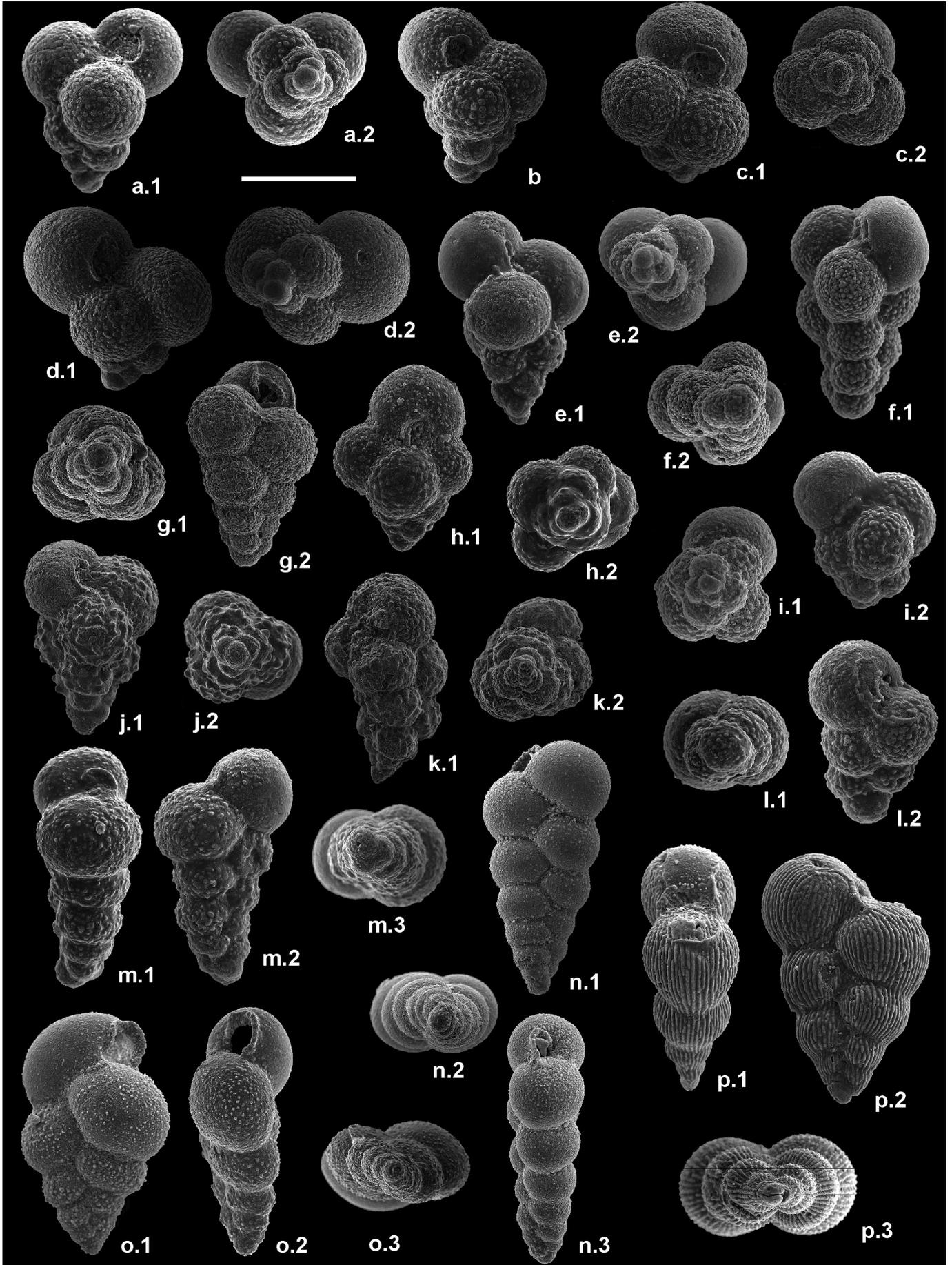
La textura de la pared es un elemento de reconocida importancia tanto para la taxonomía como para el análisis filogenético de los foraminíferos planctónicos del Paleoceno (ej., Liu & Olsson, 1992, 1994; Olsson *et al.*, 1992, 1999). En particular, la variabilidad textural de los guembelítridos del Maastrichtiense y Daniense basal es considerablemente alta (Arenillas *et al.*, 2007; Arz *et al.*, 2010). Dado que los guembelítridos conforman un grupo clave en la radiación de los planctónicos cenozoicos, se estimó conveniente analizar detalladamente su textura de pared antes de proponer hipótesis filogenéticas y propuestas taxonómicas más precisas.

Las texturas de pared identificados en los guembelítridos del tránsito K-Pg (Figs. 5 y 6) son los siguientes:

(1) Papilada con poros en túbulo (Fig. 5a): es típica del género *Guembelitra* en el Maastrichtiense, y también ha sido encontrada en el Daniense (aunque en general con los poros en túbulo más dispersos); esta pared está por tanto presente en *G. cretacea*, *G. blowi* y *G. dammula*.

Figura 2. Clave dicotómica de las morfoespecies tratadas en la taxonomía de Arenillas *et al.* (2007), posteriormente modificada por Arenillas & Arz (2007) y Arz *et al.* (2010), y comparación con la taxonomía de Olsson *et al.* (1999). *No se incluyen la mayor parte de los tipos de pared descritos en el presente trabajo.

*Identification key of the guembelitriid morphospecies according to taxonomy of Arenillas et al. (2007), modified by Arenillas & Arz (2007) and Arz et al. (2010), compared with that of Olsson et al. (1999). * Most of the wall textures described in this paper have not been included.*



(2) Granular con poros cilíndricos (Fig. 5b): ha sido identificada en *Guembelitra* del Maastrichtiense de Túnez (El Kef), en concreto en ejemplares atribuidos a *G. cretacea* y a *G. blowi*.

(3) Papilada con papilas imperforadas (Fig. 5c): ha sido identificada en *Guembelitra* del Maastrichtiense de Argentina (Bajada del Jagüel), en concreto en ejemplares incluidos en *G. dammula*.

(4) Granular con poros en túbulo, y pequeños cristalitas (Fig. 5d): identificada en *Guembelitra* del Maastrichtiense de Dinamarca (Nye Klov), en concreto en ejemplares atribuidos a *G. cretacea* y, sobre todo, a *G. dammula*.

(5) Granular en mosaico, con poros cilíndricos enmascarados por cristalitas serrados muy apiñados (Fig. 5e): identificada en *Guembelitra* del Daniense basal de Túnez (principalmente en Aïn Settara), en concreto en ejemplares clasificados como *G. dammula*.

(6) Lisa papilada, con poros en túbulo de menor desarrollo y poros generalmente descentrados o periféricos dentro de la papila (Figs. 5f-5g): identificada en guembelítridos triseriados (en ejemplares atribuidos a *G. cretacea* y *G. blowi*), tetraseriados (aquí considerados como *G. cf. alabamensis*) y multiseriados del Daniense basal de Túnez.

(7) Granular dentada, con poros cilíndricos enmascarados por cristalitas aplanados muy apiñados (Fig. 5h): identificada en *Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina* del Daniense basal de Túnez; esta pared está por tanto presente en *Pg. alticonusa*, *Pg. fodina*, *Pg. minutula*, *Pg. luterbacheri*, *Pg. extensa*, *Pv. longiapertura*, *Pv.*

perexigua, *Pv. umbrica*, *Pv. sabina*, *Pv. eugubina* y *Pv. cf. hemisphaerica*.

(8) Lisa, con poros cilíndricos (*pore-murals*) (Fig. 6a): típica de *Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina* y sus especies en el Daniense basal de Túnez.

(9) Rugosa, con rugosidades perforadas y papilas con poros descentrados o periféricos (Fig. 6b): identificada en *G.? alabamensis*, *G.? irregularis*, y *G.? danica* del Daniense basal de Túnez; identificada también en los primeros representantes de *Woodringina*.

(10) Rugosa, con rugosidades y papilas imperforadas (Fig. 6c): identificada en *G.? alabamensis*, *G.? irregularis*, y *G.? danica* del Daniense basal de Túnez; podría ser también la textura de pared del holotipo de *Eoglobigerina? extensa*, y no el atribuido por Arenillas (1996), Olsson *et al.* (1999) y Arenillas *et al.* (2007) para esta especie; identificada también en los primeros representantes de *Woodringina*.

(11) Pustulada, con alta densidad de pústulas, redondeadas (Fig. 6d): típica de *Woodringina* y *Chiloguembelina* del Paleoceno; en la parte inferior del Daniense se ha podido identificar en *W. claytonensis*, *W. hornerstownensis*, *Ch. taurica* y *Ch. midwayensis*.

(12) Pustulada, con baja densidad de pústulas, típicamente puntiagudas (Fig. 6e): típica de *Globoconusa* del Daniense; en la parte basal del Daniense se ha podido identificar en *Gc. daubjergensis* y *Gc. conusa*.

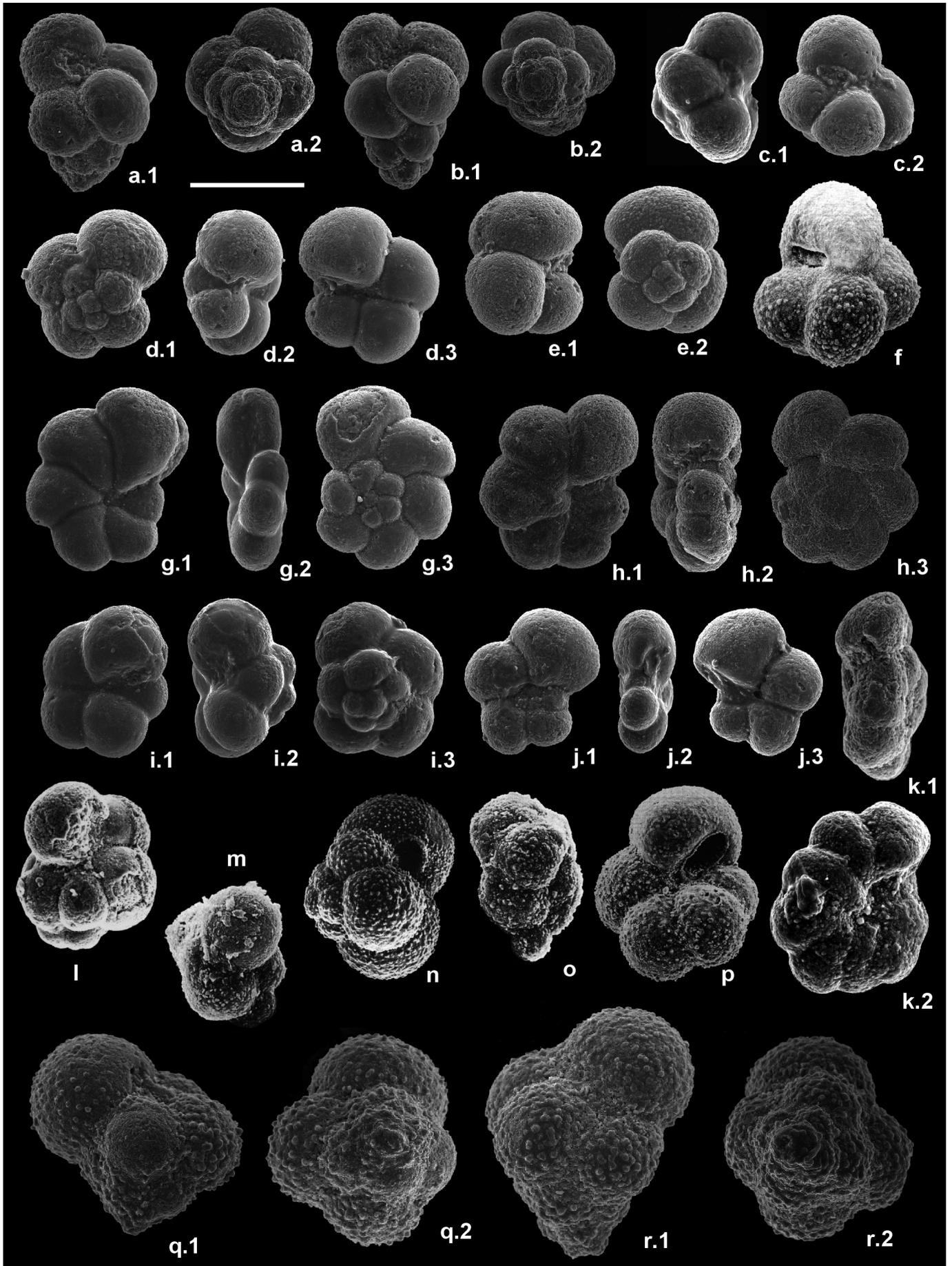
La figura 6 también incluye los tipos de pared típicos de algunos de los géneros relacionados con los guembelítridos y que predominan en el Daniense inferior y medio:

(13) Lisa punteada, con poros en copa (*pore-pits*) (Fig. 6f): típica de *Globanomalina* del Paleoceno.

Figura 3. Imágenes de MEB de morfoespecies de guembelítridos triseriados, tetraseriados y biseriados, de *Chiloguembelina* y *Heterohelix* (barra de escala = 100 micras; va.= vista axial/frontal, ve.= vista espiral/apical; vl.= vista lateral).

SEM images of species of triserial, tetraserial and biserial guembelitruids, Chiloguembelina and Heterohelix (scale bar = 100 microns; va. = axial/frontal view, ve. = spiral/apical view; vl. = lateral view).

a.1-a.2, *Guembelitra cretacea* Cushman, 1933, va. y ve., Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **b**, *Guembelitra cretacea* Cushman, 1933, va., Zona de *P. pseudobulloides*, Daniense inferior, Bajada del Jagüel, Argentina; **c.1-c.2**, *Guembelitra blowi* Arz, Arenillas & Nájuez, 2010, holotipo, va. y ve., Subzona de *P. hantkeninoides* (Zona de *A. mayaroensis*), Maastrichtiense superior, El Kef, Túnez; **d.1-d.2**, *Guembelitra blowi* Arz, Arenillas & Nájuez, 2010, hipotipo, va. y ve., equivalente a la Zona de *A. mayaroensis*, Bajada del Jagüel, Argentina; **e.1-e.2**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, va. y ve., Subzona de *P. hantkeninoides* (Zona de *A. mayaroensis*), El Kef, Túnez; **f.1-f.2**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, va. y ve., Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, Aïn Settara, Túnez; **g.1-g.2**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, va. y ve., Zona de *A. mayaroensis?*, Maastrichtiense superior, Nye Klov, Dinamarca; **h.1-h.2**, *Guembelitra?* cf. *alabamensis* Liu & Olsson, 1992, va. y ve., Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **i.1-i.2**, *Guembelitra?* cf. *alabamensis* Liu & Olsson, 1992, va. y ve., Subzona de *E. simplicissima* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense inferior, Aïn Settara, Túnez; **j.1-j.2**, *Guembelitra?* cf. *danica* Hofker, 1978, va. y ve., Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef, Túnez; **k.1-k.2**, *Guembelitra?* cf. *irregularis* Morozova, 1961, va. y ve., Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef, Túnez; **l.1-l.2**, *Woodringina claytonensis* Loeblich & Tappan, 1957, va. y ve., Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef, Túnez; **m.1-m.3**, *Woodringina hornerstownensis* Olsson, 1960, vl., va. y ve., Subzona de *S. trilocolinoides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, Elles, Túnez; **n.1-n.2**, *Chiloguembelina taurica* Morozova, 1961, va., vl. y ve., Daniense inferior, Site 305, Shatsky Rise, Pacífico Norte; **o.1-o.3**, *Chiloguembelina midwayensis* (Cushman, 1940), va., vl. y ve., Daniense inferior, from Site 305, Shatsky Rise, Pacífico Norte; **p.1-p.3**, *Heterohelix globulosa* (Ehrenberg, 1840), vl., va. y ve., Subzona de *P. hantkeninoides* (Zona de *A. mayaroensis*), Maastrichtiense superior, Elles, Túnez.



(14) Reticulada espinosa (visible por las inserciones de las espinas), con poros en copa (Fig. 6g): típica de *Eoglobigerina*, *Subbotina* y *Parasubbotina* del Paleoceno.

(15) Reticulada no espinosa, con poros en copa (Fig. 6h): típica de *Praemurica* del Paleoceno.

DISCUSIÓN

HIPÓTESIS FILOGENÉTICAS

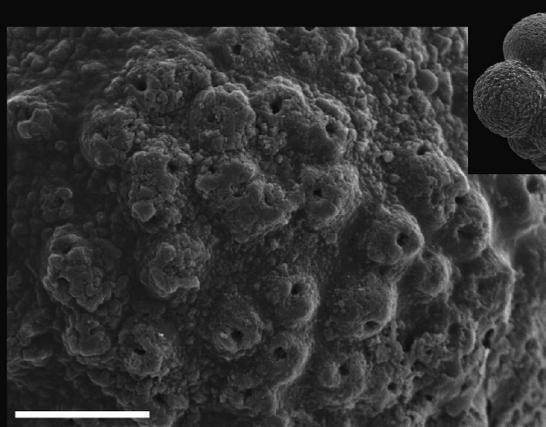
La filogenia morfológica de los guembelítridos, es decir, la basada en los caracteres morfológicos externos de la concha, parece sugerir que, a partir de *Guembelitra* (triseriada), surgieron en el Daniense basal dos grandes líneas evolutivas (Fig. 7): la de los trocoespíralados (*Palaeoglobigerina-Parvularugoglobigerina* y *Globoconusa*) y la de los biseriados (*Woodringina-Chiloguembelina*). Este origen monofilético de los foraminíferos planctónicos del Cenozoico desde *Guembelitra*, sugerido por Smit (1982), no ha sido la única hipótesis filogenética. Arenillas & Arz (1996), basándose en criterios fundamentalmente morfológicos y biocronológicos, propusieron que *Parvularugoglobigerina* fue descendiente de *Hedbergella holmdelensis* Olsson, 1964, uno de los supervivientes al evento del límite K-Pg. Olsson *et al.* (1992, 1999) y Liu & Olsson (1994) sugirieron, por el contrario, que *Hedbergella* Brön-

nimann & Brown, 1958 era el ancestro de los géneros más modernos *Globanomalina* y *Praemurica*, mientras que *Parvularugoglobigerina* era un linaje extinto sin descendientes. Otras hipótesis han considerado que el ancestro de *Chiloguembelina* debe ser buscado en especies del género *Heterohelix* Ehrenberg, 1843, como *H. globulosa* (Ehrenberg, 1840) (Fig. 3p), otro de los probables supervivientes al evento del límite K-Pg (ej., Apellaniz *et al.*, 2002). Estudios bioestratigráficos de alta resolución (Arenillas *et al.*, 2000a,b), y análisis morfológicos y biométricos más detallados (Arenillas *et al.*, 2007) no parecen confirmar ninguna de estas tres hipótesis filogenéticas.

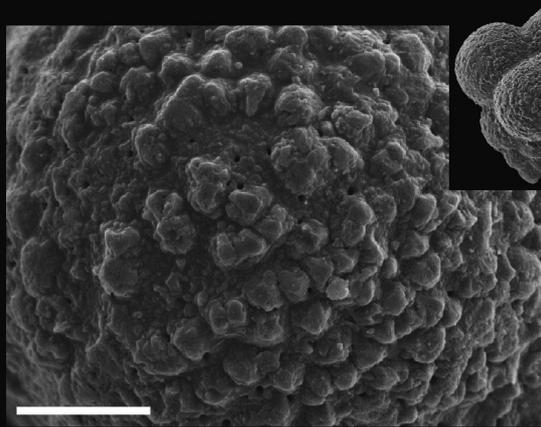
Los primeros representantes de la línea trocoespíralada fueron *Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina*, cuyo primer registro ocurre en la parte superior de la Zona de *G. cretacea* (tránsito entre las Subzonas de *H. holmdelensis* y *Pv. longiapertura*, aproximadamente 5.000 ó 6.000 años después del límite K/Pg). Según Liu & Olsson (1992, 1994), Arenillas & Arz (1996), Olsson *et al.* (1999) y Arenillas *et al.* (2007), *G.? alabamensis* (mixta triseriada-tetraseriada) sería la forma intermedia entre *Guembelitra* y el linaje trocoespíralado (Fig. 7). El otro guembelítrido trocoespíralado, *Globoconusa*, parece haber surgido de *G.? alabamensis* de una forma independiente en el tránsito entre las Zonas de *Pv. eugubina* y *P. pseudobulloides* (probablemente 50.000 ó 60.000 años después del límite

Figura 4. Imágenes de MEB de especies de *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina*, *Postrugoglobigerina* y *Globoconusa* (barra de escala = 100 micras; va.= vista axial/frontal, vu.= vista umbilical/oral, ve.= vista espiral/apical; vl.= vista lateral). SEM images of species of *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina*, *Postrugoglobigerina* and *Globoconusa* (scale bar = 100 microns; va. = axial/frontal view, vu. = umbilical/oral view, ve. = spiral/apical view; vl. = lateral view).

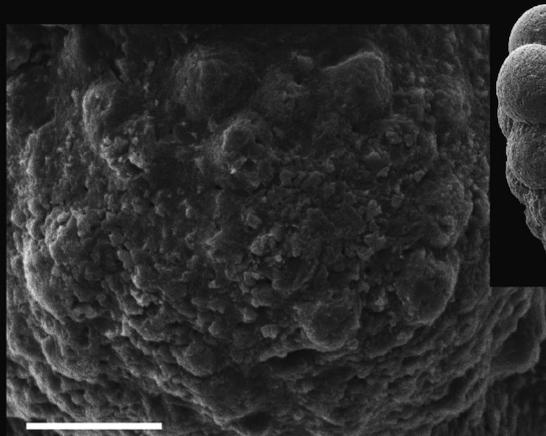
a.1-a.2, *Palaeoglobigerina alticonusa* (Li, McGowran & Boersma, 1995), va. y ve., Subzona de *E. simplicissima* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **b.1-b.2**, *Palaeoglobigerina alticonusa* (Li, McGowran & Boersma, 1995), va. y ve., Subzona de *E. simplicissima* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **c.1-c.2**, *Palaeoglobigerina fodina* (Blow, 1979), va. y vu., Subzona de *H. holmdelensis* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, Elles, Túnez; **d.1-d.3**, *Palaeoglobigerina luterbacheri* Arenillas & Arz, 2007, holotipo, ve., va. y vu., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **e.1-e.2**, *Palaeoglobigerina minutula* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964), vu. y ve., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Aïn Settara, Tunisia; **f**, *Palaeoglobigerina? extensa* (Blow, 1979), holotipo, vu., Zona de *P. pseudobulloides* (P1 de Blow, 1979), Daniense inferior, DSDP Leg 6, Pacífico Sur; **g.1-g.3**, *Parvularugoglobigerina longiapertura* (Blow, 1979), vu., va. y ve., Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **h.1-h.3**, *Parvularugoglobigerina eugubina* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964), vu., va. y ve., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Aïn Settara, Tunisia; **i.1-i.3**, *Parvularugoglobigerina sabina* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964), vu., va. y ve., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Elles, Túnez; **j.1-j.3**, *Parvularugoglobigerina perexigua* Li, McGowran & Boersma, 1995, ve., va. y vu., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Elles, Túnez; **k.1-k.2**, *Parvularugoglobigerina umbrica* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964), va. y vu., Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Agost, España; **l**, *Parvularugoglobigerina cf. hemisphaerica* (Morozova, 1978), va., Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense basal, Aïn Settara, Túnez; **m**, *Postrugoglobigerina praedaubjergensis* Salaj, 1986, holotipo, va., Zona de *G. cretacea* (= Zona de *Pt. praedaubjergensis* de Salaj, 1986), Daniense basal, El Kef, Tunisia; **n**, *Guembelitra? alabamensis* Liu & Olsson, 1992, va., Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*) (= P1a de Berggren & Pearson, 2005), Daniense inferior, Millers Ferry, Alabama; **o**, *Postrugoglobigerina hariana* Salaj, holotipo, va.?, Zona de *G. cretacea* (= Zona de *Pt. praedaubjergensis* de Salaj, 1986), Daniense basal, El Kef, Tunisia; **p**, *Parvularugoglobigerina cf. eugubina* (Luterbacher & Premoli Silva, 1964), Liu & Olsson (1992), vu., Zona de *Pv. eugubina* (= Pa de Berggren & Pearson, 2005), Daniense inferior, Millers Ferry, Alabama; **q.1-q.2**, *Globoconusa daubjergensis* (Brönnimann, 1953), va. y ve., Subzona de *S. triloculinooides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, Ben Gurion, Israel. **r.1-r.2**, *Globoconusa conusa* Khalilov, 1956, va. y ve., Subzona de *S. triloculinooides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, Ben Gurion, Israel.



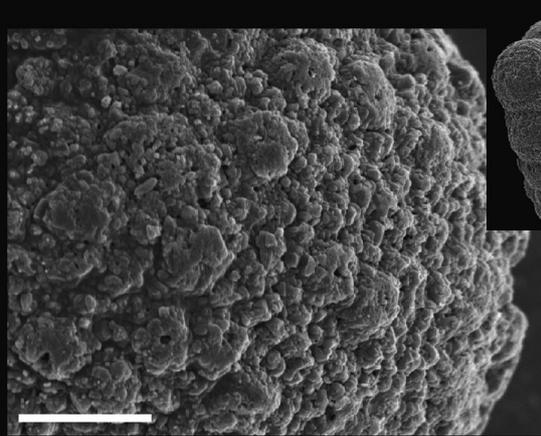
a



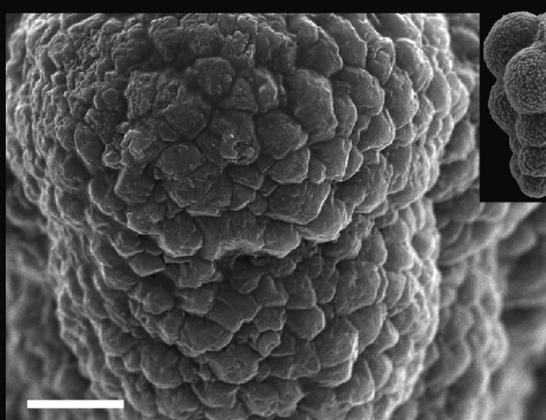
b



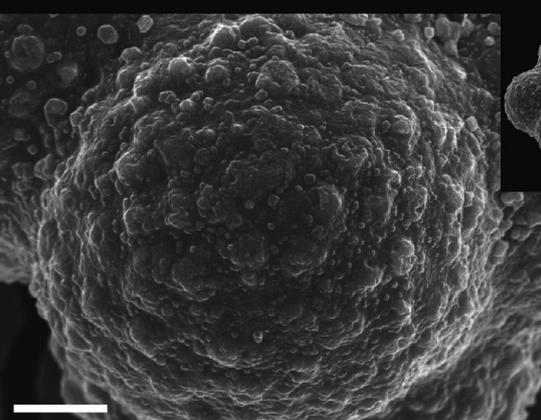
c



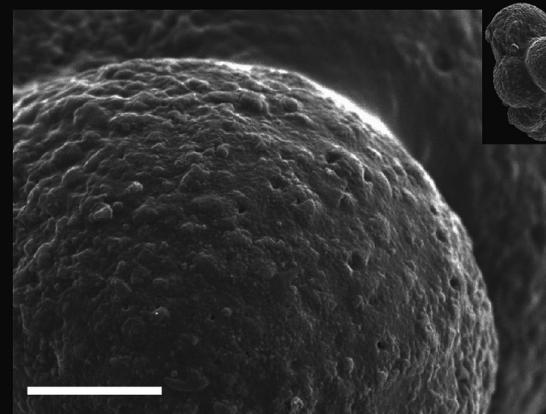
d



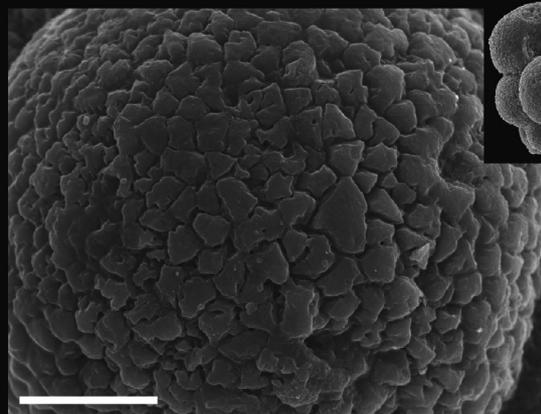
e



f



g



h

K/Pg). Por esta razón, se sugiere que las pústulas de *Globoconusa* provienen filogenéticamente de poros en túbulo degradados a papilas imperforadas, siendo la textura intermedia la pared rugosa de *G.? alabamensis*.

Los ejemplares mixtos triseriados-tetraseriados previamente atribuidos a *G.? alabamensis* (Figs. 5f-5g) de la Zona de *G. cretacea* (Subzonas de *H. holmdelensis* y *Pv. longiapertura*) parecen tener una textura de pared distinta a las verdaderas *G.? alabamensis* (Figs. 6b-6c) de las Zonas de *Pv. eugubina* y *P. pseudobulloides* (y que podrían ser el ancestro de *Globoconusa*). A diferencia de estas últimas, que tienen una pared rugosa más o menos densa, las primeras presentan una pared papilada, con poros en túbulo de escaso desarrollo, y tendente a hacerse lisa y con poros cilíndricos. Por esta razón, estas formas primitivas se han reconsiderado en el presente trabajo como *G.? cf. alabamensis* (Fig. 8). Una hipótesis razonable es que este último morfotipo sea el ancestro de *Palaeoglobigerina* (y éste a su vez de *Parvularugoglobigerina*). No obstante, todavía no se han encontrado ejemplares claramente intermedios entre ambos grupos, por lo que la relación filogenética es todavía incierta (Fig. 8).

El primer representante de la línea biseriada (*Woodringina-Chiloguembelina*) fue *W. claytonensis* (cuyo primer registro ocurre cerca de la base de la Subzona de *Pv. longiapertura*, aproximadamente 10.000 ó 15.000 años después del límite K/Pg). El género *Woodringina*, de enrollamiento mixto triseriado-biseriado, es considerado claramente intermedio entre *Guembelitra* y *Chiloguembelina*. Los primeros representantes de *W. claytonensis* presentan una pared rugosa (Fig. 8), que difiere de la típica pared pustulosa de *Woodringina* y *Chiloguembelina*. Por tanto, como en el caso de *Globoconusa*, las pústulas de estos géneros parecen provenir filogenéticamente de poros en túbulo degradados a papilas imperforadas.

La radiación evolutiva de los guembelítridos y de sus descendientes ocurrió en menos de 60.000 años, atendiendo a la biocronología de Arenillas *et al.* (2004). Sin embargo, esta radiación parece haber ocurrido en dos grandes pulsos, uno de ellos acontecido en el tránsito entre las Subzonas de *H. holmdelensis* y *Pv. longiapertura* (aproximadamente entre 5.000 y 10.000 años tras el límite K-Pg), y otro en el tránsito entre las Zonas de *Pv. eugubina* y *P. pseudobu-*

lloides (aproximadamente entre 35.000 y 80.000 años tras el límite K-Pg). En el primer pulso (Daniense basal), los guembelítridos se diversificaron surgiendo las líneas troco-espinalada (*Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina*) y biseriada (*Woodringina*). En el segundo, aparecieron y se diversificaron grupos más modernos, como *Globoconusa*, *Chiloguembelina*, *Eoglobigerina-Subbotina*, *Parasubbotina*, *Globanomalina* y *Praemurica*, que dominaron posteriormente durante el Daniense temprano y medio (Arenillas, 1996; Arenillas & Arz, 1996, 2000; Nájuez, 2007).

DIVERSIDAD TEXTURAL Y SUS IMPLICACIONES

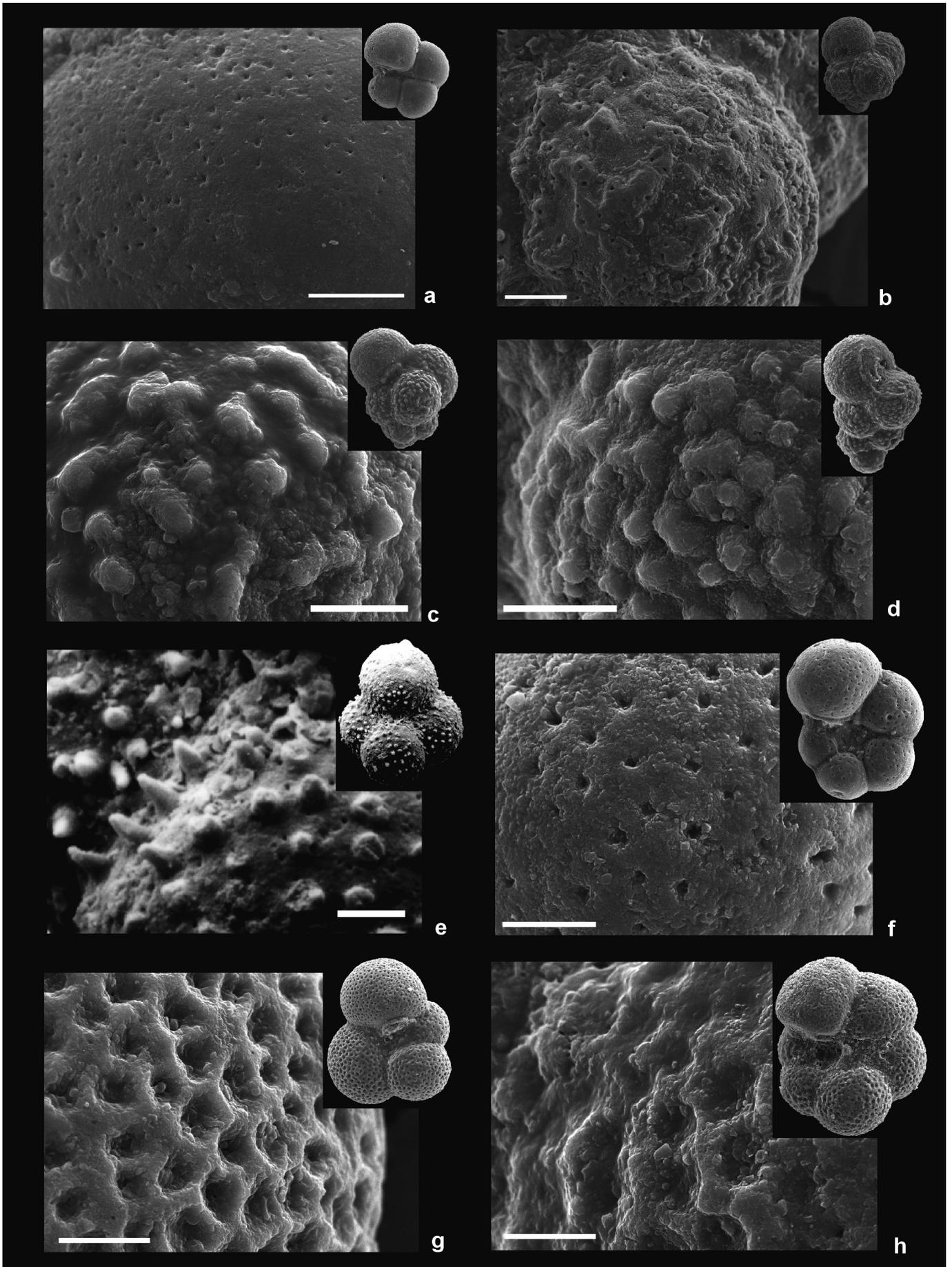
La diversidad textural aquí ilustrada podría indicar una historia filogenética para los guembelítridos del tránsito K/Pg (Fig. 8) diferente a la que sugiere la diversidad morfológica de las conchillas (Fig. 7). La evolución de los guembelítridos puede ser, por tanto, más compleja y su diversidad mucho más rica. Arenillas *et al.* (2007) mostraron que tanto la variabilidad morfológica como la textural permitía identificar nuevos géneros y especies en los guembelítridos, y tal vez reconsiderar la validez de otros géneros y especies que habían sido descartados o sinonimizados en el Daniense basal (p.e., *Chiloguembelitra* y *Postrugoglobigerina*). Por otra parte, incluso en el Maastrichtiense existe un cierto grado de variabilidad textural en el género *Guembelitra* (Figs. 5a-5d), relacionado tal vez con factores paleoambientales y paleobiogeográficos, sugiriendo la existencia de especies crípticas o pseudo-crípticas (Arz *et al.*, 2010). Durante el Daniense inicial aparecieron más variedades texturales en el género *Guembelitra*, adquiriendo tipos de pared que en general son intermedios a los de sus descendientes tal como se muestra en el presente trabajo (Figs. 5e-5f, 6b-6c).

Estudios biomoleculares y genéticos en foraminíferos planctónicos vivos indican que su diversidad es considerablemente más alta que la inferida en la mayoría de las taxonomías morfológicas (de Vargas *et al.*, 1999; Darling *et al.*, 2000), las cuales han sido generalmente muy agrupacionistas (*lumper*) y han considerado dicha diversidad como parte de la variación ecofenotípica. Se ha podido demostrar que la variabilidad textural y morfológica de la mayor parte de las morfoespecies actuales, como *Orbulina universa* o *Truncorotalia truncatulinoides*, está relacionada

Figura 5. Imágenes de MEB de los tipos de pared de guembelítridos en el tránsito K-Pg (barra de escala = 10 micras).

SEM images of the wall types of guembelitrroids across the K-Pg transition (scale bar = 10 microns).

a, *Guembelitra blowi* Arz, Arenillas & Nájuez, 2010, Subzona de *P. hantkeninoides* (Zona de *A. mayaroensis*), Maastrichtiense superior, El Kef, Túnez; **b**, *Guembelitra cretacea* Cushman, 1933, Subzona de *P. hantkeninoides* (Zona de *A. mayaroensis*), Maastrichtiense superior, El Kef, Túnez; **c**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, equivalente a la Zona de *A. mayaroensis*, Maastrichtiense superior, Bajada del Jagüel; **d**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, Maastrichtiense superior, Nye Klov; **e**, *Guembelitra dammula* Voloshina, 1961, Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, Aïn Settara, Túnez; **f**, *Guembelitra? cf. alabamensis* Liu & Olsson, 1992, Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **g**, *Guembelitra? cf. alabamensis* Liu & Olsson, 1992, Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, Aïn Settara; **h**, *Palaeoglobigerina alticonusa* (Li, McGowran & Boersma, 1995), Subzona de *Pv. longiapertura* (Zona de *G. cretacea*), Daniense basal, El Kef.



con diferencias genéticas y que, por tanto, cada una de ellas puede incluir varias bio-especies diferentes (Norris, 2000; Darling & Wade, 2008). En la actualidad podría haber una enorme diversidad oculta en los foraminíferos planctónicos, con gran cantidad de especies crípticas (especies genéticamente diferenciables pero con morfologías externas indistinguibles) y/o pseudocrípticas (especies crípticas que han sido *a posteriori* distinguidas como morfoespecies debido a pequeñas diferencias morfológicas y texturales). Por extrapolación, también debería haber muchas especies crípticas y/o pseudocrípticas de foraminíferos planctónicos en el registro fósil que o bien no han sido descubiertas todavía o bien han sido consideradas como parte de la variabilidad fenotípica de las morfoespecies.

Si, como ocurre en la actualidad, la variabilidad morfológica y textural de los guembelítridos no es consecuencia de una variación ecofenotípica sino de diversidad críptica, el número de especies podría ser mucho más alto. Además, los géneros *Chiloguembelitra* y *Postrugoglobigerina* podrían ser reconsiderados debido a que presentarían pared rugosa semejante a las de las figuras 6b-6c. Si se considera que su diferencia con respecto a *Guembelitra* es por la textura de pared, *Chiloguembelitra* podría agrupar al menos a *G. danica* (Figs. 3j.1-3j.2), *G. irregularis* (Figs. 3k.1-3k.2) y tal vez algunas otras formas triseriadas ahora atribuidas a *G. cretacea* (consideradas como *G. cf. cretacea* en figura 8).

Si atendemos a la descripción del género *Postrugoglobigerina* realizada por Salaj (1986), para el que se sugiere también una pared rugosa o papilada perforada (con pústulas perforadas según el autor), la especie *G. alabamensis* (Figs. 6b-6c) podría incluirse en este género y, atendiendo a la textura de pared del holotipo, tal vez también *Eoglobigerina? extensa* Blow (Fig. 4f), atribuida a *Palaeglobigerina* por Arenillas *et al.* (2007). Los holotipos de las especies incluidas en *Postrugoglobigerina* por Salaj (1986), es decir, *Pt. haryana* Salaj, 1986 (especie-tipo del género) y *Pt. praedaubjergensis* Salaj, 1986, no están bien ilustrados y, probablemente, no tienen una buena conservación (Figs. 4o y 4m). Este hecho impide conocer con precisión su textura de pared y, aunque aparenta ser lisa, se pueden apreciar papilas perforadas con poros descentrados o pe-

riféricos y coalescencia de algunas de ellas para formar rugosidades. Si la pared de *Postrugoglobigerina* es rugosa, la morfología de sus especies (*Pt. praedaubjergensis*, descrita con 4 cámaras en la última vuelta de espira, y *Pt. haryana*, descrita con 5 cámaras en la última vuelta de espira) podrían recordar a algunos ejemplares ilustrados por Olsson *et al.* (1999) y asignados al género *Parvularugoglobigerina*, en concreto a *Pv. alabamensis* (Fig. 4n) y *Pv. eugubina* (Fig. 4p). Estos ejemplares provienen de las Zonas de *Pv. eugubina* y *P. pseudobulloides* (Pa y P1a según Olsson *et al.*, 1999) de la sección de Millers Ferry (Alabama) y presentan, especialmente en *Pv. alabamensis*, pared rugosa, con gran densidad de rugosidades y papilas con poros descentrados y periféricos.

Por otro lado, el origen de las paredes granulares mostradas en figuras 5b, 5d, 5e y 5h es incierto. Hofker (1978) consideró que *Parvularugoglobigerina*, y por tanto, *Palaeglobigerina* presentaba una pared “rugosa” o “pustulosa” como carácter diagnóstico (Fig. 5h). Este tipo de textura fue posteriormente atribuido a la recristalización fosildiagenética de las conchas (Smit, 1982; Loeblich & Tappan, 1987; Liu & Olsson, 1992; Arenillas, 1996; Olsson *et al.*, 1999; Arenillas *et al.*, 2007) y se consideró que la textura original de *Parvularugoglobigerina* y *Palaeglobigerina* era lisa microperforada (Fig. 6a). Sin embargo, el origen de estas costras granulares podría ser ontogenético y no fosildiagenético.

En la parte basal del Daniense (tránsito entre las Zonas de *G. cretacea* y *Pv. eugubina*), existen también ejemplares con textura granular clasificables, desde el punto de vista morfológico, como *Guembelitra dammula* (Fig. 5e). Aparecen en los mismos niveles estratigráficos que otros ejemplares de *G. dammula* con la típica pared papilada y poros en túbulo. Las paredes granulares de *Guembelitra* podrían ser también resultado de la recristalización fosildiagenética, pero la última o últimas cámaras de la mayor parte de estos ejemplares presentan pared lisa con poros en túbulo de poco desarrollo (Fig. 3f.1). Esta evidencia sugiere que las paredes granulares en los guembelítridos pueden tener un origen ontogenético, tal vez debido a la calcificación durante los últimos momentos de la gametogénesis o durante la maduración de la concha. La forma-

Figura 6. Imágenes de MEB de los tipos de pared de guembelítridos y taxones relacionados del Daniense basal e inferior (barra de escala = 10 micras).

SEM images of the wall types of guembelitriids and related taxa across the basal and lower Danian (scale bar = 10 microns).

a, *Palaeglobigerina luterbacheri* Arenillas & Arz, 2007, Subzona de *Pv. sabina* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense basal, El Kef, Túnez; **b**, *Guembelitra? alabamensis* Liu & Olsson, 1992, Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef; **c**, *Guembelitra? alabamensis* Liu & Olsson, 1992, Subzona de *E. simplicissima* (Zona de *Pv. eugubina*), Daniense inferior, Aïn Settara, Túnez; **d**, *Woodringina claytonensis* Loeblich & Tappan, 1957, Subzona de *E. trivialis* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, from El Kef, Túnez; **e**, *Globoconusa daubjergensis* (Brönnimann, 1953), Zona de *P. pseudobulloides*, Daniense inferior, Opató, Argentina; **f**, *Globanomalina archeocompressa* (Blow, 1979), Subzona de *S. triloculinoides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef; **g**, *Eoglobigerina simplicissima* (Blow, 1979), Subzona de *S. triloculinoides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef; **h**, *Praemurica inconstans* (Subbotina, 1953), Subzona de *S. triloculinoides* (Zona de *P. pseudobulloides*), Daniense inferior, El Kef.

ción de costras por calcificación es frecuente en muchas especies actuales de hábitat superficial (ej., *Globigerinoides sacculifer* (Brady, 1877), *Truncorotalia truncatulinoides* (d'Orbigny, 1839), o *Neogloboquadrina dutertrei* (d'Orbigny, 1839) y se generan cuando descienden en la columna de agua para reproducirse (Hemleben *et al.*, 1989). Este proceso ontogenético está ligado a la mayor densidad de las aguas más profundas, ya que la temperatura del agua desciende con la profundidad.

Aunque las costras granulares de la mayor parte de los guembelítridos pueden tener, por tanto, un origen ontogenético, la textura granular con poros en túbulo y pequeños cristallitos identificada en todos los ejemplares

atribuibles a *G. dammula* (Fig. 5d) del Maastrichtiense de Nye Klov, Dinamarca (altas latitudes) podría estar relacionado más bien a diferencias genéticas y, por tanto, pertenecer a una bio-especie diferente. Esta especie sería críptica (o pseudocríptica) con respecto a las verdaderas *G. dammula* maastrichtienses de los medios pelágicos oceánicos subtropicales, como los del Tetis (Figs. 3e.1-3e.2). Otra posible especie críptica de *G. dammula* podría haber sido identificada en medios neríticos del Maastrichtiense superior de Bajada del Jagüel, Argentina, ya que los ejemplares de esta morfoespecie, sobre todo entre los más alargados, presentan pared papilada con papilas imperforadas (Fig. 5c).

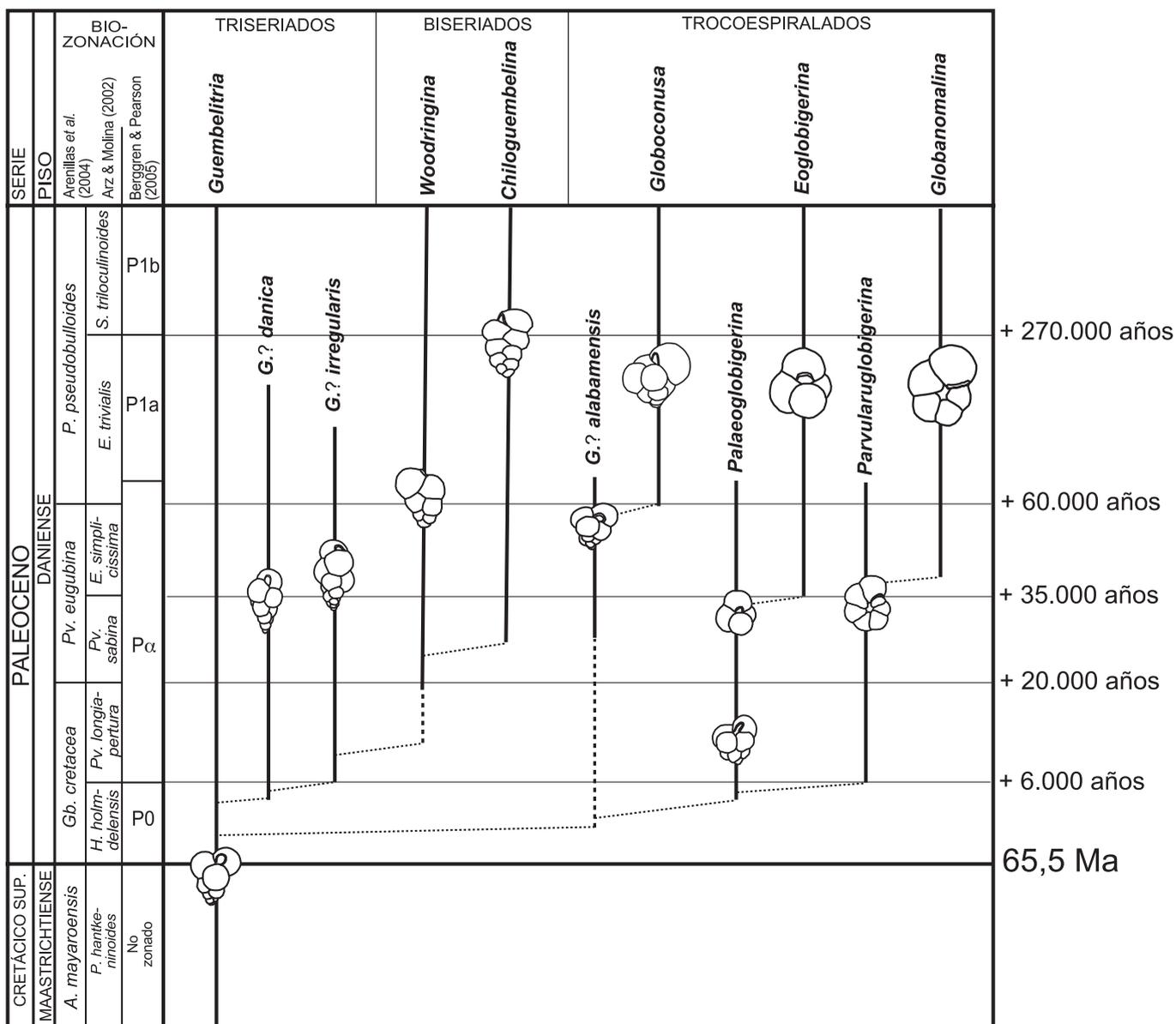


Figura 7. Hipótesis filogenética basada en los caracteres morfológicos considerados por Arenillas *et al.* (2007).
 Phylogenetic hypothesis based on the morphological characters considered by Arenillas *et al.* (2007).

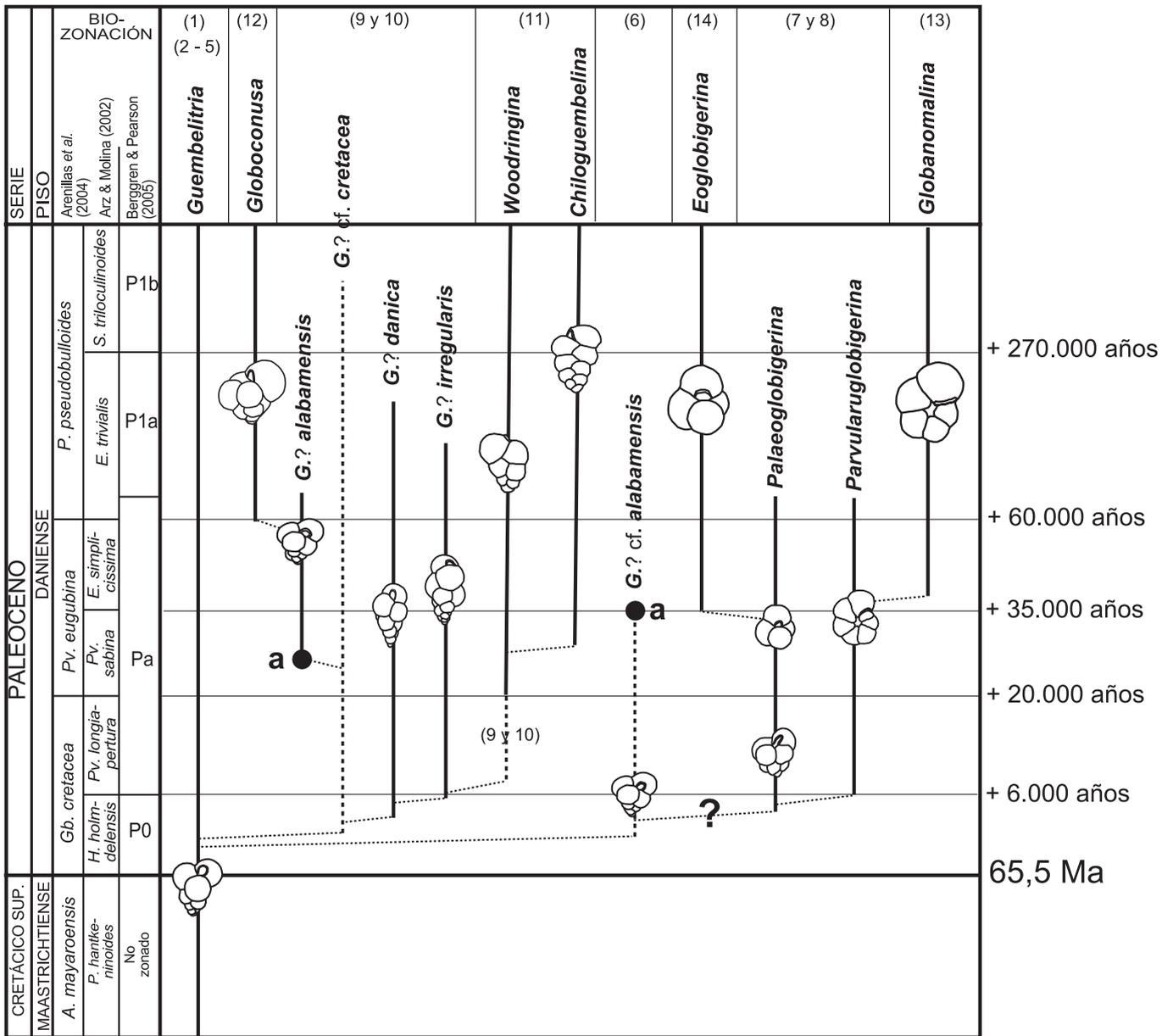


Figura 8. Hipótesis filogenética basada en los tipos de textura de pared identificados en este trabajo; (a) distribución bioestratigráfica probable de las dos posibles especies crípticas de la morfoespecie *G.?* *alabamensis*, siendo la más antigua clasificada provisionalmente como *G.?* cf. *alabamensis* (ver texto); los números entre paréntesis corresponden a los tipos de textura de pared descritos en el texto: (1) papilada con poros en túmulo; (2) granular con poros cilíndricos; (3) papilada con papilas imperforadas; (4) granular con poros en túmulo; (5) granular en mosaico; (6) lisa papilada; (7) granular dentada; (8) lisa con poros cilíndricos; (9) rugosa, con rugosidades y papilas perforadas; (10) rugosa con rugosidades y papilas imperforadas; (11) pustulada con pústulas redondeadas; (12) pustulada con pústulas puntiagudas; (13) lisa punteada con poros en copa; (14) reticulada espinosa.

*Phylogenetic hypothesis based on the evolution of the wall types identified in this paper; (a) probable biostratigraphic distribution of the possible two cryptic species of the morphospecies *G.?* *alabamensis*; the older one being provisionally classified as *G.?* cf. *alabamensis* (see text); numbers in parentheses correspond to the types of wall texture described in the text: (1) papillate with pore-mounds (pore-mounded); (2) granular with pore-murals; (3) papillate with imperforate-papillas; (4) granular with pore-mounds; (5) mosaic-granular; (6) papillate smooth; (7) jagged-granular; (8) smooth with pore-murals; (9) rugose with perforate rugosities and papillas; (10) rugosa with imperforate rugosities and papillas; (11) pustulate with blunt pustules; (12) pustulate with sharp pustules; (13) pitted smooth, with pore-pits; (14) spinose cancellate.*

CONCLUSIONES

El análisis de la superficie de la pared de guembelítridos del tránsito Cretácico-Paleógeno (*Guembelitra*, *Palaeoglobigerina*, *Parvularugoglobigerina*, *Chiloguembelitra*?, *Woodringina*, *Postrugoglobigerina*? y *Globoconusa*) muestra que su variabilidad textural es mayor a lo previamente considerado, sobre todo en el Daniense inferior. Se han reconocido hasta 12 tipos diferentes de texturas de pared. Dentro del género *Guembelitra* se han identificado 4 tipos de texturas de pared en el Maastrichtiense superior (incluyendo el más típico, es decir, pared papilada con poros en túbulo) y, al menos, otros 4 o 5 tipos más en el Daniense basal (incluyendo los de pared rugosa, es decir, con rugosidades y papilas perforadas o imperforadas). Además, en el Daniense basal, hay que añadir las texturas lisa y granular dentada de *Palaeoglobigerina* y *Parvularugoglobigerina*, y las texturas pustuladas de *Woodringina* (pústulas redondeadas) y *Globoconusa* (pústulas puntiagudas).

La variabilidad textural podría implicar una gran diversidad críptica, por lo que el número de especies sería mucho mayor si lo comparamos con las taxonomías morfológicas de referencia; no obstante, algunos tipos de textura también podrían tener un origen ontogenético, como es el caso de las texturas granulares. La variabilidad textural observada sugiere que la textura papilada de poros en túbulo (*pore-mounds*), predominante en el Maastrichtiense terminal, tiende a desaparecer progresivamente tras el límite K/Pg. Esta tendencia es acompañada por una diversificación textural en el Daniense basal e inferior, en el que comienzan a dominar las texturas lisas -con poros cilíndricos-, las rugosas -con papilas y rugosidades imperforadas o con poros periféricos-, y finalmente las papiladas o pustuladas -con pústulas redondeadas o puntiagudas-.

Dado que la identificación rutinaria de especies de foraminíferos planctónicos para los estudios bioestratigráficos se realiza con estereomicroscopio óptico donde la textura de la pared es, en la mayoría de las ocasiones, casi imperceptible, la mayor parte de estas potenciales especies crípticas y/o pseudocrípticas han pasado y pasarán desapercibidas. Por esta razón, el análisis textural mediante el uso del microscopio electrónico de barrido, además de ser una herramienta fundamental para los estudios taxonómicos y filogenéticos, podría llegar a ser imprescindible para los análisis bioestratigráficos y paleoambientales en algunos intervalos estratigráficos como los del tránsito K-Pg.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los árbitros Hanspeter Luterbacher y Julio César González sus valiosas sugerencias, que han permitido mejorar el presente manuscrito. Este trabajo está subvencionado por el Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto CGL2007-63724/BTE), por el Departamento de Educación y Ciencia del Gobierno

de Aragón (DGA grupo E05), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (proyecto PIP 0820) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina (proyecto PICTO 36315).

BIBLIOGRAFÍA

- Apellaniz, E., Orue-Etxebarria, X. & Luterbacher, H.P. 2002. Evolution of the early Paleocene planktonic foraminifera: a Basque point of view. *Neues Jahrbuch für Geologie and Paläontologie, Abhandlungen*, **225**, 157-194.
- Arenillas, I. 1996. *Los foraminíferos planctónicos del Paleoceno-Eoceno inferior: Sistemática, Bioestratigrafía, Cronoestratigrafía y Paleoceanografía*. Tesis Doctoral, Prensas Universitarias de Zaragoza, 2000, 513 pp.
- Arenillas, I. & Arz, J.A. 1996. Origen y filogenia de las primeras especies de foraminíferos planctónicos del Paleoceno basal, tras el límite Cretácico/Terciario. In: *XII Bienal, Tomo extraordinario del 125 Aniversario de la Real Sociedad Española de Historia Natural* (Eds. A. Perejón *et al.*), Madrid, 267-271.
- Arenillas, I. & Arz, J.A. 2000. *Parvularugoglobigerina eugubina* type-sample at Ceselli (Italy): planktic foraminiferal assemblage and lowermost Danian biostratigraphic implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **106**, 379-390.
- Arenillas, I. & Arz, J.A. 2007. Análisis morfoestadístico del género *Palaeoglobigerina* (Foraminifera, Globigerinida) del Paleoceno basal, y descripción de una nueva especie. *Revista Española de Micropaleontología*, **39**, 1-28.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. & Dupuis, C. 2000a. An independent test of planktic foraminiferal turnover across the Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at El Kef, Tunisia: Catastrophic mass extinction and possible survivorship. *Micropaleontology*, **46**, 31-49.
- Arenillas, I., Arz, J.A., Molina, E. & Dupuis, C. 2000b. The Cretaceous/Paleogene (K/P) boundary at Aïn Settara, Tunisia: sudden catastrophic mass extinction in planktic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, **30**, 202-218.
- Arenillas, I., Arz, J.A. & Molina, E. 2004. A new high-resolution planktic foraminiferal zonation and subzonation for the lower Danian. *Lethaia*, **37**, 79-95.
- Arenillas, I., Arz, J.A. & Nández, C. 2007. Morfología, Biometría y Taxonomía de foraminíferos planctónicos del Daniense basal: *Palaeoglobigerina* n. gen. *Revista Española de Paleontología*, **22**, 21-62.
- Arz, J.A. & Molina, E. 2002. Bioestratigrafía y cronoestratigrafía con foraminíferos planctónicos del Campaniense superior y Maastrichtiense de latitudes subtropicales y templadas (España, Francia y Tunicia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **224**, 161-195.
- Arz, J.A., Arenillas, I. & Nández, C. 2010. Morphostatistical analysis of Maastrichtian populations of *Guembelitra* from El Kef, Tunisia. *Journal of Foraminiferal Research*, **40**, 148-164.

- Berggren, W.A. & Norris, R.D. 1997. Biostratigraphy, phylogeny and systematics of Paleocene trochospiral planktic foraminifera. *Micropaleontology*, **43**, 1-116.
- Berggren, W.A. & Pearson, P.N. 2005. A revised tropical to subtropical Paleogene planktonic foraminiferal zonation. *Journal of Foraminiferal Research*, **35**, 279-298.
- Blow, W.H. 1979. *The Cainozoic Globigerinidae. A study of the morphology, taxonomy, evolutionary relationship and the stratigraphical distribution of some Globigerinidae (mainly Globigerinacea)*. Ed. E.J. Brill, Leiden, Netherlands, 3 vols., 1413 pp.
- Brinkhuis, H. & Zachariasse, W.J. 1988. Dinoflagellate cyst, sea level changes and planktonic foraminifers across the Cretaceous-Tertiary boundary at El Haria, Northwest Tunisia. *Marine Micropaleontology*, **13**, 153-191.
- Darling, K.F. & Wade, C.M. 2008. The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Marine Micropaleontology*, **67**, 216-238.
- Darling, K.F., Wade, C.M., Stewart, I.A., Kroon, D., Dingle, R. & Brown, A.J.L. 2000. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifera. *Nature*, **405**, 43-47.
- de Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S.W. & Pawlowski, J., 1999. Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 2864-2868.
- D'Hondt, S.L. 1991. Phylogenetic and stratigraphic analysis of earliest Paleocene biserial and triserial planktonic foraminifera. *Journal of Foraminiferal Research*, **21**, 168-181.
- Hemleben, Ch., Spindler, M. & Anderson, O.R. 1989. *Modern Planktonic Foraminifera*. Springer-Verlag, 1-363.
- Hofker, J. 1978. Analysis of a large succession of samples through the Upper Maastrichtian and the Lower Tertiary of Drill Hole 47.2, Shatsky Rise, Pacific, Deep Sea Drilling Project. *Journal of Foraminiferal Research*, **8**, 46-75.
- Jenkins, D.G., Whittaker, J.E. & Curry, D. 1998. Paleogene triserial planktonic foraminifera. *Journal of Micropaleontology*, **17**, 61-70.
- Liu, C. & Olsson, R.K. 1992. Evolutionary radiation of microperforate planktonic foraminifera following the K/T mass extinction event. *Journal of Foraminiferal Research*, **22**, 328-346.
- Liu, C. & Olsson, R.K. 1994. On the origin of Danian normal perforate planktonic foraminifera from *Hedbergella*. *Journal of Foraminiferal Research*, **24**, 61-74.
- Loeblich, A.R. Jr & Tappan, H. 1987. *Foraminiferal genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company (ed.), New York, 2 Vol., 970 pp.
- Luterbacher, H.P. & Premoli Silva, I. 1964. Biostratigrafia del limite Cretaceo-Terziario nell' Appennino Centrale. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **70**, 67-128.
- MacLeod, N. 1993. The Maastrichtian-Danian radiation of triserial and biserial planktonic foraminifera: Testing phylogenetic and adaptational hypotheses in the (micro) fossil record. *Marine Micropaleontology*, **21**, 47-100.
- Náñez, C. 2007. Micropaleontología. In: Hoja Geológica 3969-II, Neuquén, provincias del Neuquén, Río Negro y La Pampa (eds. M. Rodríguez, H. Leanza & M. Salva-Redy Aranguren). *Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín*, **370**, 81-89.
- Norris, R. D. 2000. Pelagic species diversity, biogeography and evolution. In: *Deep Time, Paleobiology's Perspective* (Eds. D.M. Erwin & S.L. Wine). *Supplement of Paleobiology*, **26**, 237-258.
- Olsson, R.K., Hemleben, C., Berggren, W.A. & Liu, C. 1992. Wall texture classification of planktonic foraminifera genera in the Lower Danian. *Journal of Foraminiferal Research*, **22**, 195-213.
- Olsson, R.K., Hemleben, C., Berggren, W.A. & Huber, B.T. 1999. Atlas of Paleocene Planktonic Foraminifera. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **85**, 1-252.
- Salaj, J. 1986. The new *Postrugoglobigerina praedaubjergensis* Zone at the base of the stratotype of the marine Paleocene (El Kef, Tunisia). *Geologicky Zbornik, Geologica Carpathica Bratislava*, **37**, 35-58.
- Smit, J. 1982. Extinction and evolution of planktonic foraminifera after a major impact at the Cretaceous/Tertiary boundary. *Geological Society of America Special Paper*, **190**, 329-352.

Manuscrito recibido: 19 de Julio, 2010

Manuscrito aceptado: 7 de Octubre, 2010