

SOBRE LA PROBLEMÁTICA DE LOS FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS O EL RETORNO DEL JEDI

Miquel DE RENZI y Leopoldo MÁRQUEZ

Depto. Geología (Sec. Paleontología). Fac. C. Biológicas (Univ. València).
C/. Dr. Moliner 50. 46100 Burjassot (València).

ABSTRACT

The present paper refutes a set of preconceptions commonly used in the taxonomy of planktonic Foraminifera. The preconceptions can be assembled in several groups of problems: genetic, morphological, populational, taxonomic, evolutionary, logical and methodological problems. Moreover, some critical comments are made on the *Globorotalia fohsi* Cushman y Ellisor lineage. The taxonomy of planktonic Foraminifera is not a function of their stratigraphic use. Their stratigraphic usefulness will be the consequence of a good taxonomy, according to general principles used for any group of organisms.

Keywords: Planktonic Foraminifera, Taxonomy, Speciation models, Evolutionary tempos.

RESUMEN

En el presente trabajo se rebate un conjunto de presupuestos de uso común en la taxonomía de foraminíferos planctónicos. Dichos presupuestos se pueden agrupar en conjuntos de problemas: genéticos, morfológicos, poblacionales, taxonómicos, evolutivos y lógico-metodológicos. Se hacen, a su vez, una serie de comentarios críticos acerca del linaje de *Globorotalia fohsi* Cushman y Ellisor. Se concluye que la taxonomía de los foraminíferos planctónicos no debe hacerse en función de su uso estratigráfico. La utilidad estratigráfica será la consecuencia de una taxonomía bien hecha, de acuerdo con los principios que se usan en cualquier grupo de organismos.

Palabras clave: Foraminíferos planctónicos, Taxonomía, Modelos de especiación, Ritmos evolutivos.

INTRODUCCIÓN

Desde que dimos a conocer nuestras ideas (De Renzi y Márquez, 1984) en el I Congreso Nacional de Geología de Segovia, acerca de los fundamentos de la taxonomía de los Foraminíferos planctónicos y su uso en Bioestratigrafía, no han cesado las discusiones, sobre todo las puramente verbales. Ya la presentación de nuestra comunicación levantó una larga respuesta por parte del Dr. José María González Donoso. Años después, la *Revista Española de Paleontología*, ha publicado, en su primer número, una contestación expresa a nuestra comunicación y artículo (González Donoso *et al.*, 1986). En ella, los autores oponen a nuestras consideraciones una larga deliberación. En primer lugar, es cierto que diversas cosas de las que dijimos pueden ser objetables y, en más de un aspecto aceptamos las críticas que se nos han formulado. Sin embargo, muchas de las objeciones se refieren a aspectos marginales de la problemática, pero no a lo esencial y, en todo caso, en cuanto a esto último, se nos atribuyen cosas que no hemos dicho. En segundo lugar, hemos hallado, por parte de nuestros críticos, puntos de vista que, a nuestro parecer, implican importantes divergencias conceptuales.

Por todo lo dicho más arriba, creemos que es necesario centrar el problema de nuevo, planteando exactamente cual era, en esencia, el objetivo de nuestras críticas, para pasar a continuación a una discusión detallada de las objeciones hechas por nuestros oponentes.

EL NÚCLEO DEL PROBLEMA

Nuestro interés por el tema objeto de debate comenzó con la observación repetida, en numerosos trabajos sobre foraminíferos (especialmente en grupos de interés bioestratigráfico, como nummulítidos, foraminíferos planctónicos, etc.), de la existencia de una serie de concepciones sobre la taxonomía de estos grupos (sobre todo a nivel de género y especie) que implicaban su utilización en un sentido diferente al que es habitual en Zoología, llegándose de esta manera a conclusiones que se contradicen con conceptos firmemente establecidos en ciertas ramas de la Biología (Genética de poblaciones, Taxonomía, Ecología, etc.). Los foraminiferólogos están inmersos en están inmersos en esta problemática desde hace bastante tiempo, aunque en general, la cuestión no es abordada de una manera expresa; no obstante, muchos autores reconocen su importancia y este es el caso de Kenneth y Srinivasan (1983), cuando afirman que "The classification employed by most workers is still largely artificial" (p.1).

González Donoso y Linares (1979, 1981) sí que atacaron el problema de forma directa, aunque dándole unas soluciones que consideramos extrabiológicas,

y de ahí nuestro desacuerdo. Hay que decir también que se trata, que nosotros sepamos, de los únicos trabajos explícitos sobre estos temas elaborados por colegas españoles, lo que justificó además nuestro interés por ellos (en este sentido pensamos que un trabajo es tanto más interesante cuantas más citas, críticas, comentarios, etc. suscita). De todas formas, y en honor a la verdad, hay que decir que dichos autores no son los únicos, ni mucho menos, que defienden las ideas objeto de nuestras críticas. Sin embargo, y como es a sus objeciones a las que tenemos que responder, vamos a utilizar citas de algunas publicaciones para, como decíamos al principio, centrar la cuestión.

El núcleo del problema viene expresado por la situación descrita perfectamente por González Donoso y Linares (1981) cuando afirman: "Una situación común, con la que se tropieza toda persona se dedica al estudio de los foraminíferos planctónicos, es la de encontrar en una muestra ejemplares de dos o más morfotipos, corrientemente reputados como especies o subespecies diferentes pero emparentadas, así como ejemplares que exhiben todos los mosaicos de características intermedias imaginables entre los morfotipos en cuestión, enlazándolos insensiblemente. Incluso, a veces, los morfotipos implicados son normalmente adscritos a géneros diferentes" (p. 44). Los autores, a continuación, citan numerosos casos en los que se da esta situación, entre los que cabe citar la serie de: "...*Globigerinoides sicanus*, *Praeorbulina glomerata curva*, *P. glomerata glomerata*, *P. glomerata circularis* y *Orbulina suturalis*, siendo posible encontrar en una misma muestra casi toda la bioserie, incluidos los ejemplares intermedios entre morfotipos sucesivos" (p. 46).

Estamos plenamente de acuerdo con los autores en que esto es "una situación común" en el estudio de los foraminíferos planctónicos; con lo que no estamos de acuerdo es con que sea aceptable la interpretación de que morfotipos enlazados insensiblemente por formas intermedias puedan pertenecer a especies diferentes y, menos aún, a géneros distintos. Es evidente que viendo el problema desde una perspectiva biológica hay algo que falla; sin embargo, los autores aceptan la situación como válida, tal y como se desprende de varios de sus trabajos.

Así tenemos, por citar sólo dos de ellos, que González Donoso y Linares (1979), a propósito de diversas "especies" de foraminíferos planctónicos cretácicos, aceptan que "... los organismos que hemos diferenciado bajo las denominaciones *Praeglobotruncana gibba*, *Dicarinella algeriana* y *Marginotruncana* sp.1 (...) formaron parte de una misma población (...) ya que están ligados por todo tipo de formas intermedias imaginables" (p. 402), poniendo este caso como un claro ejemplo de algo que "... es relativamente frecuente observar, en especial en el caso de organismos abundantes, como los foraminíferos planctónicos, que la variabilidad en el seno de una población puede re-

basar los umbrales de diferenciación genérica comúnmente admitidos..." (p. 404); de esta forma, en las muestras de los autores "... los organismos de una misma población pueden ser asimilados a tres géneros normalmente aceptados: *Praeglogotruncana*, *Dicarinella* y *Marginotruncana*" (p. 404). El *Homo sapiens*, por poner un ejemplo cercano, es un organismo suficientemente abundante y su variabilidad, con ser grande, no transgrede los límites de la especie ni, por supuesto, del género; desde el punto de vista de los mecanismos genéticos, estos son tan válidos para los seres humanos como para los foraminíferos.

A lo largo de un trabajo posterior (González Donoso, 1986) subyacen las mismas ideas con similares interpretaciones. A modo de ejemplo citaremos, únicamente, uno de los párrafos: "Todo induce a pensar que el conjunto de morfotipos de la serie *Globigerinoides trilobus*-*Praeorbulina glomerosa* encontrados en las distintas muestras pertenecieron a sucesivas bioespecies de una misma cronoespecie, que no experimentó ningún cambio evolutivo importante al menos cualitativo, durante el intervalo de tiempo en que se depositó la serie estratigráfica, **pues todos los morfotipos están presentes desde la primera a la última muestra**" (p. 350; el subrayado es nuestro).

Una segunda parte del problema está en la denominación de los taxones con los que es está trabajando y las relaciones entre ellos. Este aspecto es tratado ampliamente por González Donoso y Linares (1979, 1981) en los apartados relacionados con su concepto de cronoespecie y su utilización. No vamos a entrar en la discusión sobre la validez, utilidad o condiciones de aplicación de dicho concepto, pues creemos que sería muy largo y prolijo; remitimos, por ello, a los lectores interesados a los artículos en cuestión. Únicamente queremos hacer un par de observaciones.

La primera es que, según la propuesta de González Donoso y Linares (1981, p. 53), se daría la paradoja (reconocida indirectamente por los autores) de que una misma especie (morfotipo en realidad) recibiría una denominación específica diferente en función del nivel estratigráfico en que apareciese; por otra parte, dicha denominación sería idéntica para todos los morfotipos que se encontrasen en la misma biozona, utilizando para diferenciarlos un tercer nombre con valor infrasub-específico. Evidentemente, este planteamiento choca con los criterios taxonómicos usados en Zoología, y nos parece, además, confuso y engorroso. La segunda observación, se comenta por sí sola y es reconocida implícitamente por los autores cuando afirman (González Donoso y Linares, 1979) que: "En casos extremos, como el de la línea evolutiva sobre la que hemos centrado nuestra discusión, la solución nomenclatural que proponemos es, desde luego, un tanto chocante, ya que organismos de una misma población quedan incluidos bajo distintas denominaciones genéricas (aunque la subgenérica sea la misma)" (p. 405).

El último aspecto del problema que estamos analizando serían las consecuencias que se derivan de la aplicación de todas estas concepciones a la Bioestratigrafía. Aunque nosotros ya tratamos este tema con cierta amplitud (De Renzi, 1984; De Renzi y Márquez, 1984), vamos a volver a presentar el problema de forma sucinta. Para ello, nada mejor, como botón de muestra de las aplicaciones de las ideas expuestas más arriba por nuestros oponentes a la Bioestratigrafía, que el siguiente párrafo, en el que se definen los criterios de elaboración de un atlas de foraminíferos planctónicos cretácicos (Robaszynski, Caron, González Donoso y Wonders, 1984): "For certain species with very limited stratigraphic extent, the accepted morphological variability was intentionally strongly restricted in order to preserve their stratigraphic value and, in such cases, the limits of variability were defined rather arbitrarily. For other species, of less stratigraphic use, the range of variability is generally wider and in these cases one gets nearer to the biological species concept" (p. 150). Según esto, la definición de especies se hace no en función estricta de criterios biológicos, sino en función de su mayor o menor utilidad (?) en Bioestratigrafía. A partir de "especies" definidas de esta forma no vemos posible como se puede plantear trabajos paleobiológicos (filogenias, paleoecología, modelos evolutivos, etc.) con seriedad. En estas condiciones, son perfectamente comprensibles las críticas que hace De Renzi (1984) acerca de la influencia, a veces poco afortunada de ciertas disciplinas sobre la Paleontología.

A lo largo de este apartado hemos intentado exponer cuales eran las ideas que nosotros considerábamos criticables y que nos movieron a escribir nuestro, al parecer, polémico trabajo.

Vamos a pasar ahora, como decíamos en la INTRODUCCIÓN, a responder a las objeciones que se nos han hecho. A fin de realizar una defensa ordenada de nuestra posición, hemos clasificado los problemas suscitados por las críticas que González Donoso *et al.* (1986) nos hacen, en seis grandes grupos: genéticos, morfológicos, poblacionales, taxonómicos, evolutivos y metodológicos. Asimismo, para nosotros existiría una problemática de escala (geográfica y geocronológica) y otra paleoecológica y tafonómica. Aunque nuestro propósito va a ser replicar según el orden mencionado, muchos de los problemas planteados se interrelacionan: así, los aspectos poblacionales con los taxonómicos; estos últimos, con los lógico-metodológicos, etc. Vamos, pues, a analizar los puntos que, para nosotros, son discutibles.

DISCUSIÓN

PROBLEMAS GENÉTICOS

González Donoso *et al.* (1986) critican nuestra afirmación de que no existen rasgos debidos a un efec-

to puramente ambiental o puramente genético, y para ello citan los grupos sanguíneos A-B-O. Creemos que aquí se ha cogido un tanto el rábano por las hojas; desearíamos citar las definiciones de fenotipo dadas en dos libros de suficiente difusión y prestigio; para que no haya lugar a equívocos, las transcribimos literalmente. La primera (Ayala, 1982) es como sigue: "Phenotype: the observable characteristics of an individual, resulting from the interaction between **the genotype and the environment in which development occurs**" (p. 242; el subrayado es nuestro). La segunda procede de Goodenough (1978): "The term phenotype (...) connotes the particular expression of a gene —yellow body, short tail, amino-acid-requiring— each particular feature being known as a trait. (...) The genotype of any individual organism is relatively stable throughout its lifetime, whereas its phenotype will vary, depending on its state of development, environmental influences, and so on" (p.87).

La formación y desarrollo de un caparazón de Foraminífero es un ejemplo que se sitúa en los antípodas del de los grupos sanguíneos A-B-O citado por González Donoso *et al.* (1986); veamos por qué. Los caparazones externos se forman en contacto casi directo con el medio; desde luego, la biomineralización tiene lugar en el seno de un líquido cuyas características difieren de las del medio externo, pero que, lógicamente, estarán influidas por él; en el caso de los Foraminíferos se llegan a formar quistes protectores donde tiene lugar este proceso. Además, en la biomineralización hay que distinguir dos fases: la de producción de la matriz orgánica y la de nucleación cristalina, íntimamente ligada a la primera, y ambas tienen un importante componente genético. Las matrices orgánicas poseen un componente protéico activo (Towe y Ciffeli, 1967), mientras que los fenómenos de nucleación cristalina de carbonatos —que es el caso que nos ocupa— dependen no sólo del componente activo de la matriz orgánica, como sustrato de la nucleación —crecimiento epitaxial—, sino de enzimas tales como la anhidrasa carbónica y de los mecanismos metabólicos tales como el transporte de iones, en donde, lógicamente, también intervienen enzimas. Se trata, en definitiva, de un proceso ligado a la síntesis de una serie de proteínas, y para todo el mundo está claro que tal síntesis es el resultado directo de la expresión génica. Sin embargo, la tasa de biosíntesis estará influida por diversos parámetros del medio, tales como temperatura, salinidad, presencia de determinados aniones y cationes, etc. Para el caso de la temperatura, se sabe ya desde hace mucho tiempo (cf. Margalef, 1974; p. 135) que influye sobre la velocidad de desarrollo (la génesis del caparazón de un Foraminífero es un proceso que forma parte del desarrollo de la célula). Ya se ha dicho que el componente protéico activo es la base sobre la que se produce la nucleación; este último fenómeno será, pues, dependiente de la superficie de matriz dis-

ponible (tasa de biosíntesis protéica), de la tasa de biosíntesis de la enzima correspondiente que actúa sobre el equilibrio carbonato-bicarbonato, y de las tasas de síntesis de todas las enzimas que intervienen en el transporte activo de cationes (Ca^{2+} , fundamentalmente), junto con otros parámetros. Por otra parte, las reacciones reguladas por tales enzimas se van a producir a unas velocidades determinadas. Es lógico, pues, que todos estos *procesos químicos* dependan de una multitud de parámetros del medio externo. Cabe preguntarse, por tanto, hasta que punto un ser unicelular puede independizarse de estos últimos (Los problemas de mineralización biológica son muy importantes para los paleontólogos; para una revisión de la compleja problemática que presentan ver Nancollas, ed., 1982). Creemos que aquí se da una acusada interrelación entre el genoma y el medio, y se ha de elucidar, en cada caso, cuál es su naturaleza, a fin de evaluar desde un punto de vista taxonómico muchos de los rasgos de los Foraminíferos planctónicos (no así en el caso de los grupos A-B-O, en que el rasgo fenotípico es el efecto directo de la expresión génica); en este terreno, los conceptos de la morfología construccional y las técnicas de contrastación puestas en marcha por la misma tienen mucho que aportar (De Renzi y Márquez, 1984; De Renzi, 1986).

PROBLEMAS MORFOLÓGICOS

Hemos visto usar muy frecuentemente, en el trabajo al que estamos replicando, el término "morfotipo". Para nosotros, un morfotipo, tal como lo usan González Donoso *et al.* (1986), es sinónimo del término "fenon"; utilizado por Mayr (1969) y que procede, según el mismo autor, de Camp y Gilly. Según Mayr (op. cit) sería "**a phenotypically reasonably uniform sample** (...) for phenotypically homogeneous samples at the species level" (p. 5; ver también p. 408). Quizá simplificamos mucho cuando asignamos explicación adaptativa a la mayoría de rasgos fenotípicos variables en Foraminíferos planctónicos, y que conforman diferentes morfotipos. Como muy bien dicen González Donoso *et al.* (1986), "lo que ponen de manifiesto los trabajos (...) es, en realidad, la existencia de una correlación entre ciertas características de la concha y del medio en que vive el organismo, siendo excesivo el afirmar que tales características reflejan directamente soluciones funcionales" (p. 52). Por tanto, los autores admiten que muchos rasgos pueden variar correlativamente con los cambios de condiciones ambientales, bien sea como respuesta a acciones selectivas (adaptación) o puras respuestas ecofenotípicas. Esto nos será útil para la posterior discusión taxonómica y las consecuencias para la Bioestratigrafía que de ella se derivan. Por tanto, dentro del rango de morfotipos posibles, podemos tener dos clases relacionadas con el ambiente: las adaptaciones, que son estructuras resultantes de la selección natural para realizar una función deter-

minada (Gould y Vrba, 1982) y las respuestas ecofototípicas. Otros morfotipos son el resultado del dimorfismo, etc. pero no son estos los que ahora nos interesan.

PROBLEMAS POBLACIONALES

Nos llama considerablemente la atención la definición de población que se transluce a tenor de lo que dicen González Donoso *et al.* (1986): “las observaciones están bien interpretadas (...) puesto que los morfotipos aparecieron sucesivamente y en una población puede haber individuos con características de un género ancestral e individuos con las de otro derivado, (y) será necesario plantearse el problema de la clasificación de los individuos de las poblaciones con tales peculiaridades” (p. 50). Por lo que parece, los autores se refieren a poblaciones uniespecíficas y no a “poblaciones mixtas” (Margalef, 1974; pp. 573-574). Por tanto, en poblaciones uniespecíficas, y tal como ellos dicen, se darán transiciones entre distintas características. Sino se dan tales transiciones, no estaremos ante una población uniespecífica, sino frente a dos poblaciones simpátridas de especies distintas. Recordemos que se define como población “groups of genetically similar individuals co-occurring in space and time” (McNaughton y Wolf, 1979; p. 692), o “a group of individuals living close enough together that each individual of a particular sex has an approximately equal chance of mating with a certain individual of the other sex. (The terms local breeding population and deme are often given similar definitions)” (Raup y Stanley, 1978; p. 69).

Los autores parece que propongan la aparición de “hopeful monsters” en la población, en el sentido de Goldschmidt (1940; ed. 1982), pero ello implica una considerable discontinuidad morfológica, que es lo que, según los autores, no parece darse; por otra parte, los mismos no parecen muy inclinados a argumentar sobre este tipo de hipótesis, como se desprende de su rechazo a la teoría de los equilibrios interrumpidos.

Lo más probable, y lo que parece que se da a entender, es que existen poblaciones en que se dan mezclas de caracteres, como resultado de una evolución en mosaico. En ese caso, el uso de diversos nombres no creemos que sea el aconsejable. A nadie se le ha ocurrido darle nombres diferentes a *Archaeopteryx*, uno para sus caracteres primitivos y otro para sus caracteres derivados. Esto enlaza con la problemática taxonómica. Al mismo tiempo si, tal como dicen los autores, los morfotipos aparecieron sucesivamente, ello implicaría el conocimiento de los procesos de formación de la asociación fósil, cosa que brilla por su ausencia en muchos de los trabajos acerca de Foraminíferos planctónicos que conocemos.

PROBLEMAS TAXONÓMICOS

La Taxonomía ha sido definida como la teoría

y la práctica de la clasificación; esta última agrupa los organismos según conjuntos que pueden ser o no disjuntos, y permite establecer la diversidad que existe dentro del mundo viviente; el estudio científico de dicha diversidad no es otra cosa que la Sistemática (cf. Mayr. 1969, sobre las ideas básicas de Simpson al respecto).

La clasificación biológica difiere de los otros tipos de clasificaciones en que sus conjuntos o clases no tienen por qué ser disjuntos. En este sentido, se haría necesaria una lógica que permitiera que la intersección de dos clases no fuera vacía. Es cierto que, como sugiere González Donoso *et al.* (1986), quizá dimos una noción inexacta de lógica no clásica. Sin embargo **ésto no es lo esencial en esta discusión**. Lo que realmente es relevante es que la clasificación biológica es *jerárquica*. Según los mismos autores, una clasificación estará correctamente jerarquizada cuando “todas las clases posean intersección vacía” (p.51). En primer lugar, hay que decir que tal concepto es erróneo; las clasificaciones pueden ser jerárquicas y no jerárquicas y, en ambos casos, la intersección entre clases, en principio, ha de ser vacía, aunque, como ya se ha dicho, no es esa situación para la clasificación biológica. La clasificación jerárquica posee una serie de niveles que se conciben como una **jerarquía taxonómica**, lo cual sí se da en la clasificación biológica. De este modo, un taxon de un nivel dado está compuesto de uno o más de cualquiera de los niveles inferiores. Sin embargo, **un taxon de un nivel dado no puede pertenecer simultáneamente a dos táxones de cualquiera de los niveles superiores**, lo cual sí niega el principio de no contradicción. Creemos que González Donoso y Linares (1979) malinterpretaron la propuesta de Tintant (1952) acerca del uso de géneros morfológicos y subgéneros filogenéticos. Adjuntamos (Fig. 1) el esquema de Tintant; se puede ver como un subgenero determinado no puede corresponder, simultáneamente, a dos géneros.

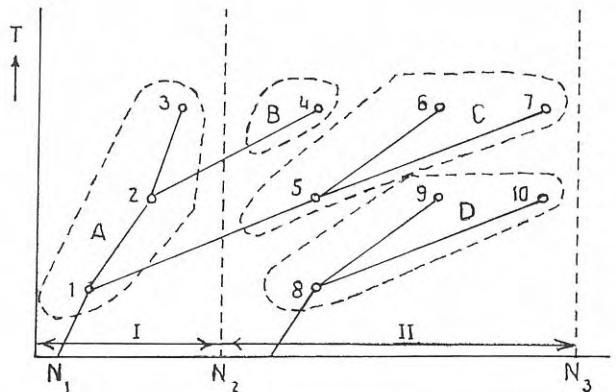


Figura 1. Géneros morfológicos y subgéneros filogenéticos (según Tintant, 1952). El carácter N permite dividir las especies 1 a 10 en dos géneros morfológicos I y II. Por la misma naturaleza de la subdivisión, ninguno de los subgéneros filogenéticos A, B, C y D puede pertenecer simultáneamente a los dos géneros morfológicos.

Eso sí, puede ser que **filogenéticamente** tenga que situarse con un género morfológico que no le corresponda.

González Donoso y Linares (1979) destacan que tales casos ilógicos sí que se podrían dar, y lo mismo se deduce del reciente trabajo, al cual estamos respondiendo: “Otra cuestión es que, en la práctica, el micropaleontólogo cuyo empeño es datar los terrenos siga refiriéndose a dos o más especies en una muestra (**aunque sea consciente de que no son más que miembros de una población**) para simplificar el lenguaje y transmitir mejor la información bioestratigráfica” (González Donoso *et al.*, 1986, p. 51; el subrayado es nuestro). Por definición, los miembros de una misma población pertenecen a una misma especie. Si los conceptos fundamentales son utilizados de una manera tan errónea, no vemos, en primer lugar, la forma de “simplificar el lenguaje”, ya que se multiplicarán los nombres en vano, y, en segundo lugar, tampoco vemos la forma de “transmitir mejor la información bioestratigráfica”, puesto que de premisas erróneas casi siempre se obtienen conclusiones erróneas, aunque el razonamiento sea formalmente correcto.

Otro aspecto del trabajo que estamos discutiendo y que nos llama la atención, es el siguiente: “discrepancias totalmente en cuanto a que no sea posible la coexistencia de dos subespecies de una especie de Foraminíferos planctónicos (o de otros organismos pelágicos) en una misma muestra” (p. 57). Ello lo justifican a partir del supuesto de que las formas pueden estar localizadas en distintas partes de la columna de agua; sin embargo; tal columna pueden determinar gradientes o discontinuidades. En el caso de los gradientes, la respuesta morfológica sería de tipo clinal —siempre y cuando, la variación continúa de los parámetros externos no produzca discontinuidades fenotípicas por efectos de ruptura de canalización—, y en una clina no se efectúan divisiones arbitrarias. Si existe alguna discontinuidad ambiental, es probable que encontremos discontinuidades morfológicas; al descender los caparzones de los organismos muertos sobre el fondo se originará una asociación fósil mezclada; los morfotipos que hallamos en ella podrán ser nombrados como subespecies de una misma especie, o como especies distintas. No obstante, llegar a apreciaciones de este tipo requiere análisis tafonómicos y paleobatimétricos, como ya dijimos (De Renzi y Márquez, 1984), que, creemos, no se dan en muchos de los trabajos micropaleontológicos sobre Foraminíferos planctónicos.

También hemos de considerar como totalmente errónea la afirmación siguiente (p. 52): “el problema del taxónomo es clasificar organismos y no caracteres, aunque utilice los caracteres (fenotípicos o no) para tratar de establecer grupos naturales, producto de la evolución”. Esta es la respuesta de los autores a algo que ellos mismos se cuestionan: “¿Se solucionarían los problemas taxonómicos, simplemente,

tratando de diferenciar los caracteres regidos por el factor de adaptación de los influenciados por el factor histórico-filogenético, en lugar de procurando separar caracteres ancestrales y derivados?” Vamos a tratar simultáneamente su cuestión y su respuesta; en cuanto a la primera, creemos que toda taxonomía, incluso las puramente empíricas —que apelan al sentido común—, se basa en el análisis de los caracteres. Un carácter que fluctúe con las condiciones ambientales **no puede ser considerado como carácter taxonómico**, y ello es una regla elemental. Por tanto, y de acuerdo con Seilacher (1970) y Raup (1972), todo carácter ligado al factor histórico-filogenético es de importancia taxonómica. Y esto es válido a cualquier nivel de la jerarquía taxonómica (Thomas, 1979; De Renzi, 1986).

Negar este tipo de análisis equivaldría a negar la misma Taxonomía. Y como estos análisis son válidos a cualquier nivel de la jerarquía taxonómica, **sugerimos que se descienda al nivel de especie**. Además, para hablar de caracteres primitivos y derivados, hemos de haber establecido bien los táxones (De Renzi, 1986), y para ello hace falta proceder a tales análisis de caracteres. Nosotros no hemos dicho en ningún lugar el taxónomo ha de clasificar caracteres, sino que ha de poder distinguir los caracteres taxonómicos de los que no lo son. Para poder llegar a ello, De Renzi (1986) da una serie de ideas que, por lo demás, no constituyen ninguna novedad al respecto. Lo sorprendente es que todavía se hagan afirmaciones como las que aquí estamos criticando.

Dentro de este apartado debemos recoger, además, la afirmación de González Donoso *et al.* (1986): “una especie con poca extensión geográfica está más protegida de las sinonimias que una cosmopolita” (p. 49), la cual requiere un comentario: la distribución de una especie va a estar en función de la determinación que efectuemos de los ejemplares en las distintas localidades en que los hallemos. Por tanto, el carácter estenotópico o euritópico se lo concederemos a *posteriori* y no a *priori*, y una cosa u otra dependerá del uso de unos fundamentos correctos o incorrectos de Taxonomía (véase también la cita hecha anteriormente de Robaszynski *et al.*, 1984). Otra cosa que merece comentario, en este contexto, es la siguiente: “morfotipos con extensión bioestratigráfica característica” (González Donoso *et al.*, 1986; p. 49), referida a un trabajo publicado por otros autores. Volvemos a lo dicho más arriba: tales morfotipos son respuestas a condiciones ambientales dentro de la misma especie. Desde los tiempos de Lyell y aún anteriores, se ha constatado cómo las características ambientales cambian al azar, imprevisiblemente, de un lugar a otro y de un tiempo a otro (Rudwick, 1972); entonces ¿cómo podemos hablar de morfotipos con extensión bioestratigráfica característica? Correlacionar tales morfotipos es equivalente, pues, a correlacionar condiciones ambientales, y en ello subyace el mismo error que el que tiene lugar al efec-

tuar correlaciones con facies.

Los autores insisten, además, en “utilizar denominaciones infrasubespecíficas para designar los distintos morfotipos existentes en una muestra” (p. 51). Las denominaciones infrasubespecíficas, que nosotros sepamos, no están permitidas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica; como dice muy bien Tintant (1952) “s’il est parfaitement légitime, et parfois indispensable de décrire et figurer de tels variants, il n’est par contre pas souhaitable de leur attribuer un nom taxinomique latin. En effet, le précepte fondamental de la systématique actuelle est que toute unité taxinomique doit correspondre à un groupe naturel. Or les variétés ne sont pas des groupes naturels” (p. 55, los subrayados son nuestros). En efecto, existe un confusionismo de base acerca del concepto de población, lo cual ya fue aclarado más arriba; en toda población existe variabilidad y extremos de variabilidad que definen las variedades de que habla Tintant; sin embargo, sólo tiene sentido describirlas. Como ya se dijo, aparecerán en función de una serie de condiciones que no tienen porque darse simultáneamente en todas partes. Por otra parte, el recurrir, como hacen González Donoso *et al.* (1986) a una justificación fundada en “dos universos de discurso (tipos de clasificación) distintos” (p. 51) creemos sólo puede contribuir a crear un alto grado de confusión. Si son dos tipos de clasificación, habría que distinguirlos en todas y cada una de las ocasiones en que el caso lo requiera. Nosotros, y otros muchos paleontólogos, desde luego, haríamos sólo caso a aquellos trabajos en que el universo de discurso fuera el de la Taxonomía bien fundamentada y su Código Internacional.

En última instancia, todo se centra en torno a “es de temer que los micropaleontólogos, en el trabajo cotidiano de datar terrenos, seguirán denominando a los morfotipos útiles como si fueran verdaderas especies” (González Donoso *et al.*, 1986; p.51). El uso de los fósiles para la datación de terrenos es una aplicación científica de la Paleontología a la Geología; las aplicaciones de una ciencia deben seguirse de una correcta investigación de base, y no al revés (cf. De Renzi, 1984). ¿Qué diría un físico de un ingeniero que pretendiera hacer circular una corriente eléctrica a través de vidrio porque ese es el material que tiene a mano? Por tanto, González Donoso *et al.* (1986) reconocen, implícitamente, con su temor, que algunos micropaleontólogos actúan de manera rutinaria, sin conocimiento de los aspectos más elementales de la Biología.

PROBLEMAS EVOLUTIVOS

Debemos responder, en primer lugar, a una acusación que se nos formula: “ya hemos visto que De Renzi y Márquez parece que sólo admiten la existencia de equilibrios intermitentes” (p. 57). Creemos que existe un grave error de lectura, sin duda no intencionado, de un párrafo de nuestro artículo. No-

sotros nos limitábamos a decir “parece ser que muchos foraminiferólogos se inclinan por el gradualismo filético y no por el equilibrio interrumpido, para explicar las pautas evolutivas de su grupo (...). No queremos entrar en el problema” (De Renzi y Márquez, 1984; p. 488). Se afirma, pues, bien claramente, que no se trata de entrar en dicha discusión. Ahora bien, en nuestro trabajo se ha sugerido la necesidad de tener presentes los datos sobre paleotopografía de la cuenca, subsidencia, etc. Ello permitirá la comprensión de la formación de asociaciones fósiles de foraminíferos planctónicos. Sin estos datos, las pruebas acercan de gradualismo —o cambio filético, como quizá sea más adecuado expresarlo, y en ello estamos de acuerdo con González Donoso *et al.* (1986)— o de equilibrio interrumpido en foraminíferos planctónicos (a través de su registro fósil) están muy mal fundamentadas. Y este es uno de los puntos claves de la discusión, ya que tal cambio —fuera de uno u otro tipo— implicaría la irreversibilidad necesaria a todo proceso evolutivo no consistente en la mera adaptación a las condiciones locales por parte de una población de una determinada especie. Es decir, se trataría de un fenómeno macroevolutivo, de un punto de no-retorno de una situación morfogenética diferente a aquella que le ha dado origen, puesto que ello es el presupuesto básico del uso de los fósiles como índices en Bioestratigrafía. La posibilidad de retorno conducirá al error; y que no se nos entienda mal: cuando hablamos de macroevolución, lo hacemos considerando que ésta es la que estudia los fenómenos evolutivos a partir del nivel de especie, siendo la especie la unidad en tal tipo de procesos. Aquí no tenemos para nada en cuenta si hay que considerar o no la macroevolución desacoplada de la microevolución.

Lo dicho se resumiría en lo siguiente: “...es también muy delicado, tratar la problemática de “tempo” y modo evolutivos, y con ello todas las discusiones referentes a filogenia, macroevolución, con ejemplos basados en foraminíferos, si existen estas confusiones de base” (De Renzi y Márquez, 1984; p. 490). Aquí incluiríamos tanto el cambio filético como el equilibrio interrumpido, junto con el análisis filogenético. Todas estas cuestiones necesitan ser resueltas en base a un fundamento sano de las unidades taxonómicas: las especies. Recordemos que Goldschmidt (1940; ed. 1982) decía que la macroevolución es “the evolution of the good species and all the higher taxonomic categories” (p.8). En ese “good species” está el secreto de la cuestión (ver también De Renzi, 1986, para lo referente al análisis filogenético y la cladística). Tampoco queremos entrar aquí en una defensa o ataque a las ideas subyacentes de Goldschmidt, referentes a los mecanismos macroevolutivos. Su definición básica, no obstante, creemos que es acorde con el pensamiento de cualquier investigador de la Biología evolutiva.

Otra cuestión de la que hablan González Donoso

et al. (1986) es la siguiente: “una presión de mutación suficiente podría dar lugar a un cambio significativo de las frecuencias génicas en un tiempo geológicamente corto, si la duración de las generaciones es pequeña” (p. 54). En primer lugar, y como muy bien dicen, ello se producirá en ausencia de selección; en segundo lugar, las tasas de mutación para eucariotas son muy bajas y, por sí solas, no bastarían para dar razón de la evolución (Ayala, 1982). En tercer lugar, en una teórica acción de la presión de mutación aisladamente, se daría evolución siempre y cuando la mutación fuera irreversible, cosa que, en general, no es el caso. Lo normal es la reversibilidad del proceso, lo cual suele desembocar en un equilibrio de frecuencias génicas (Ayala, *op. cit.*).

PROBLEMAS LÓGICO-METODOLÓGICOS

Los autores, por último, nos acusan de proponer “dos modelos que son hipótesis protectoras ‘ad hoc’ para salvar la supuesta universalidad del equilibrio interrumpido” (p. 57). Creemos suficientemente discutida, en el apartado anterior, nuestra posición con respecto al cambio filético y el equilibrio interrumpido.

Lo que aquí protestamos, y enérgicamente, es contra la acusación de formular hipótesis protectoras “ad hoc” para defender una supuesta posición previa. Nuestros modelos no son hipótesis “ad hoc”, sino hipótesis a **contrastar** antes de hablar de “tempo” y modo evolutivos. George (1969) había hecho alusión a un caso concreto —los ciclotemas— que, aunque muy alejado de nuestro contexto —y, por favor, **que no se nos vuelva a tomar al pie de la letra**— presenta una analogía totalmente válida: la repetición cíclica de morfotipos es concomitante con la de los ciclos sedimentarios. Como ya dijimos en el apartado de **problemas taxonómicos** —y sentimos tener que ser reiterativos—, sin presentar carácter cíclico, podemos tener aleatoriamente distribuidos, en el espacio y en el tiempo, cambios ambientales direccionales que afectarán localmente a poblaciones de una misma especie, y tales cambios, por tanto, no tienen por que ser isócronos e irreversibles (hablamos siempre para una gama fina de correlaciones). Por tanto, un mismo morfotipo podrá repetirse heterócronamente.

González Donoso *et al.* (1986) nos acusan de no cumplir los “requisitos necesarios —y archiconocidos— en cualquier quehacer científico (...): someter las hipótesis a contrastación dura, no laxa (...), investigación de las consecuencias de la solución obtenida (...) y puesta a punto (contrastación) de la solución” (p. 57).

Quizá la acusación han de hacersela a sí mismos, por los siguientes motivos: 1) no hemos visto trabajos que hagan mención a consideraciones tafonómicas, y 2) no hemos visto, en general, referencias a si las series reflejan cambios paleobatimétricos o no. Sin haber contrastado esos presupuestos, quizá lo que son

hipótesis incontrastables sobre tasas y modos de evolución (sean estos equilibrios interrumpidos o cambio filético) son los modelos que proponen los autores. Muchas veces, el uso de los fósiles o de sus características, sobre todo cuando se pretende cortar la longitud del tiempo en rodajas con un microtomo, se presenta como una evidencia empírica. Sin embargo, De Renzi (1984) ya ha puesto de manifiesto que tales proposiciones constituyen en realidad bloques de problemas científicos y que, como tales, han de ser tratados en el contexto ordinario del método científico: elaboración de hipótesis y contrastación de las mismas. Como el mismo autor destaca, en Bioestratigrafía ello pasa por verificar hipótesis tafonómicas, paleoambientales y, en último término, paleobiológico. Sin estos requisitos, la creación de nuevos índices estratigráficos no pasa de ser algo que, camuflado de hecho objetivo, es, en realidad, un conjunto de hipótesis no sometido a contrastación.

SOBRE EL LINAJE DE *Globorotalia fohsi* Cushman y Ellisor Y LOS MODELOS DE TIPPER

Por último, quedan por hacer algunos comentarios a las críticas sobre los modelos que aparecen en nuestro trabajo. En primer lugar, y tal como indicamos en el mismo, los modelos son de Tipper (1980) y no nuestros como nos atribuyen, erróneamente, nuestros oponentes. En segundo lugar, con ellos sólo pretendíamos dar (De Renzi y Márquez, 1984, p. 489): “...una explicación acerca de los fenómenos de aparición seriada de morfotipos en el tiempo y su coexistencia con transientes” y de ellos concluíamos que “Los rangos estratigráficos de los morfotipos (...) recuerdan muchos ejemplos de la bibliografía; así *Globorotalia fohsi* y “especies” asociadas...” (p. 490). No pretendíamos, como nos atribuyen González Donoso *et al.* (1986) utilizar estos modelos para “...salvar la supuesta universalidad del equilibrio intermitente...” (p. 57). Finalmente queda por tratar la aplicación de los modelos anteriormente citados al grupo de *Gr. fohsi* realizada por nuestros oponentes.

Para comenzar, creemos conveniente hacer algunos comentarios acerca del grupo de *Gr. fohsi*. Se trata de una sucesión de morfotipos (*Globorotalia peripheroronda* Blow y Banner, *Gr. peripheroacuta* Blow y Banner, *Gr. praefohsi* Blow y Banner, *Gr. fohsi* Cushman y Ellisor, *Gr. lobata* Bermudez y *Gr. robusta* Bolli) que aparece completa sólo en la zona ecuatorial y que se desarrolla durante el Mioceno inferior y medio, estableciéndose a partir de ellos una zonación detallada del Mioceno medio (Fig. 2). La sucesión es propuesta por González Donoso *et al.* (1986) como modélica del cambio filético (tema que, volvemos a repetir, no era el objetivo esencial de nuestro trabajo) y ejemplo claro, según ellos, de hipótesis “...bien establecida y aceptada por la comunidad científica que se ocupa de tal tipo de problemas” (*op. cit.*, p. 57). Sin embargo, un estudio detallado de la

Bolli, 1957, 1966	Blow, 1969		Jenkins & Orr, 1972	Stainforth et al., 1975	Kennett & Srinivasan, 1983
Z. Gbr. fohsi robusta	N12	Z. Gbr. (G.) fohsi	Z. Gbr. fohsi lobata	Z. Gbr. fohsi lobata-robusta	Gbr. lobata / /robusta (U.a.)
Z. Gbr. fohsi lobata		Z. Gbr. (G.) praefohsi	Z. Gbr. fohsi fohsi-robusta	Gbr. f. lobata (P.a.)	Gbr. fohsi fohsi (P.a.)
Z. Gbr. fohsi fohsi	N11	Z. Gbr. (T.) peripheroacuta	Z. Gbr. fohsi fohsi-periferoacuta	Z. Gbr. fohsi fohsi	Gbr. praefohsi (P.a.)
Z. Gbr. fohsi barisanensis	N10	Z. Gbr. (T.) peripheroronda	Z. Gbr. peripheroronda	Z. Gbr. fohsi peripheroronda	Gbr. peripheroacuta (P.a.)
	N9			Orbulina (P.a.)	Orbulina (P.a.)

Figura 2. Comparación entre varias zonaciones establecidas por diferentes autores a partir del linaje de *Globorotalia fohsi* Cushman y Ellis. A observar la no coincidencia de muchos de los límites de las biozonas, cuando la mayoría de ellos están basados en biohorizontes de primera aparición (P. a.) o última aparición (U.a.) (como ejemplo de esto último se recogen en el cuadro los datos de Stainforth *et al.*, 1975; y de Kennett y Srinivassan, 1983). Esta no coincidencia se debe a los diferentes criterios utilizados por los distintos autores a la hora de definir los límites morfológicos de cada uno de los morfotipos (ver, en este sentido, los comentarios de Blow, 1969; y Stainforth *et al.*, 1975).

bibliografía sobre el grupo demuestra que esto no se ajusta a la realidad, sino que existen numerosas contradicciones y una gran confusión entre los diferentes autores, acerca de la posición taxonómica y relaciones de las distintas "especies" del grupo. Siendo esto así, las críticas de González Donoso *et al.* (1986) carecerían de una base sólida.

Vamos a ver, brevemente, algunas de estas contradicciones. En primer lugar podemos citar a Bolli, autor de las primeras biozonaciones basadas en este grupo de foraminíferos planctónicos, quien indica (Bolli, 1967) que *Gr. fohsi peripheroacuta* y *Gr. fohsi praefohsi* son variantes infrasubespecíficas de *Gr. fohsi fohsi*.

Por su parte, Blow (1969) critica las biozonas basadas en las "subespecies" de *Gr. fohsi* e indica que "... the highest of these zones is stratigraphically unreliable, and that all need considerable stratigraphic, taxonomic and nomenclatorial revisión" (p. 33). El mismo autor reconoce (op. cit., 42-43) que los morfotipos denominados *robusta*, *typica* y *lobata* son variantes ecológicas de *Gr. (Gr.) fohsi*. Igualmente Blow indica la existencia, en una misma muestra, de ejemplares asimilables a los tres morfotipos anteriores así como también a los morfotipos *peripheroacuta* y *praefohsi*; entre todos ellos aparecen formas de transición (p. 40). Igualmente este autor considera no válidas ciertas características morfológicas (como por ejemplo, el grado de lobulación periférica) utilizados en la definición de las distintas subespecies (op. cit. p. 40).

Stainforth *et al.* (1975) consideran todas estas formas como subespecies de *Gr. fohsi* que coexistieron; apareciendo formas de transición entre *Gr. fohsi fohsi*, *Gr. fohsi robusta* y *Gr. fohsi lobata*, entre otras. Asimismo, se indica la "...evidence that the local distribution of *Gr. fohsi lobata* and *Gr. fohsi robusta* is sub-

ject to ecological control and that their sequential appearance in Trinidad is not a general rule" (p. 274). Los mismos autores, refiriéndose a las formas *Gr. fohsi fohsi*, *Gr. fohsi peripheroacuta* y *Gr. fohsi praefohsi*, indican que "In practice the distinction between partly and wholly keeled specimens is by no means easy..." (p. 276). Además, estos autores dudan entre considerar a *Gr. fohsi peripheroronda* como especie distinta de *Gr. fohsi* o como subespecie de ésta. Se deciden por esto último para que "...the nomenclature reflects the close interlinkage within this stratigraphically important group of planctonic foraminifers" (p. 279).

Por último, tenemos el trabajo de Kennett y Srinivasan (1983), quienes reconocen que el linaje de *Gr. fohsi* responde, especialmente en sus terminos finales, al climax del calentamiento global del Mioceno medio; no obstante consideran que "...all of these forms are useful phylogenetic species" (p. 98).

Existen, también, diferencias de criterio respecto de la atribución genérica. Así para Banner y Blow (1966) y Blow (1969) las formas *peripheroronda* y *peripheroacuta* estarían incluidas en *Globorotalia (Turborotalia)* mientras que el resto de formas del grupo se situarían en *Globorotalia (Globorotalia)*. Para Lipps (1969) y Biely y Salaj (1971) las dos primeras formas pertenecen al género *Turborotalia* y el resto al género *Globorotalia*. Por su parte, Stainforth *et al.* (1975) y Kennett y Srinivasan (1983) los incluyen en *Globorotalia*.

A la vista de todo lo expuesto más arriba, parece evidente, a la luz de su posición y relaciones taxonómicas, que la validez, como indicadores bioestratigráficos, de algunas, sino todas, de las formas incluidas en el conjunto de *Gr. fohsi* s.l., parece, cuando menos, dudosa. Con esto no pretendemos que se

pueda explicar toda la sucesión de formas de manera completa por los modelos de Tipper tal y como los expusimos nosotros; posiblemente expliquen mejor la aparición de los terminos finales de la sucesión que la de los terminos iniciales. En cualquier caso es posible que los procesos implicados en la aparición seriada de morfotipos sean mucho más complicados que lo que los modelos de Tipper expresan. No obstante seguimos pensando que se trata de una buena aproximación al problema que se podría ajustar mejor en el futuro a partir de modelos más complejos.

Finalmente, y para terminar, no nos podemos resistir a hacer un último comentario. González Donoso *et al.* (1986) en su crítica a nuestros modelos utilizan la nomenclatura binomial como si de especies se tratase, pero sin embargo, durante toda la discusión se habla (pp. 57-60) continuamente de morfotipos, no de especies. Tampoco se indica si consideran que estos morfotipos pertenecen todos a la misma especie o a especies diferentes. Sin embargo, en casos de sucesiones similares que aparecen expuestas en trabajos anteriores (González Donoso y Linares, 1979, 1981) los autores sí que las consideraban expresamente como especies diferentes, tal y como se desprende de las citas textuales que aparecen al comienzo de este trabajo. De esta manera, nos da la sensación de que a nuestros oponentes el subconsciente les ha jugado una mala pasada puesto que en el fondo, y de una manera indirecta, parecen asumir, al menos, parte de nuestros puntos de vista acerca de la posición taxonómica de ciertas poblaciones de foraminíferos planctónicos pertinentes a especies muy polimórficas. Es precisamente este problema, como hemos visto a lo largo de todo el trabajo, uno de los objetivos de nuestras críticas.

PUNTO Y FINAL

Para acabar queremos agradecer, sinceramente, a nuestros oponentes el propósito de discusión, puesto que como muy bien afirman, los debates científicos, a los que somos poco propensos en nuestro país, suelen ser fructíferos.

Pensamos que con lo publicado hasta ahora sobre esta controversia (cuatro trabajos, incluyendo la respuesta a esta contraréplica, que a buen seguro elaborarán nuestros oponentes), hemos aportado material suficiente para el debate y por ello consideramos que, por nuestra parte, hay que poner punto y final, dejando para otros colegas la continuación de esta tarea, especialmente a los especialistas de otros grupos de organismos en los que, sospechamos, existente problemas parecidos.

AGRADECIMIENTOS

Damos nuestras más expresivas gracias a los Dres.

María José Martínez-Sebastián (Depto. Genética, Univ. València) y Juan Usera (Depto. Geología, Univ. València) por su lectura y comentarios acerca de este texto.

BIBLIOGRAFÍA

- Ayala, F.J. 1982. *Population and evolutionary genetics. A primer*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. Menlo Park, California. 1-268.
- Biely, A. et. Salaj, J. 1971, L'Oligo-Miocène du Bejaoua oriental (Tunisie septentrionale). *Tunisie Service Géologique Notes* 34, 71-107.
- Blow, W.H. 1969. Late Middle Eocene to Recent planktonic foraminiferal biostratigraphy. In: *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils. Geneva, 1967* (Eds. P. Bronnimann y H.H. Renz). E.J. Brill, Leiden, 199-422.
- Bolli, H.M. 1957. Planktonic foraminifera from the Oligocene-Miocene Ciperó and Lengua Formations of Trinidad, B.W.I. *U.S. National Museum Bulletin*, 215, 97-123.
- Bolli, H.M. 1966. Zonation of Cretaceous to Pliocene marine sediments based on planktonic Foraminifera. *Asociación Venezolana de Geología, Minería y Petróleo. Boletín Informativo*, 9, 3-32.
- Bolli, H.M. 1967. The subspecies of *Globorotalia fohsi* Cushman and Ellis and the zones based on them. *Micropaleontology*, 13, 502-512.
- De Renzi, M. 1984. Paleontología y Geología: Un matrimonio de conveniencias. *I Congreso Español de Geología*, V, 77-86.
- De Renzi, M. 1986. Relaciones entre sistemática y ciencia de la forma. *Paleontología i evolució*, 20, 135-149.
- De Renzi, M. y Márquez, L. 1984. Problemas taxonómicos en Micropaleontología: El caso de los foraminíferos planctónicos. *I. Congreso Español de Geología*, I, 483-496.
- George, T.N. 1969. Systematics in Palaeontology. *Journal of the geological Society*, 127, 197-245.
- Goldschmidt, R. 1940. *The material basis of evolution*. (reimp. 1982). Silliman Milestones in Science. Yale University Press, New Haven. 1-436.
- González Donoso, J.M. 1986. Precisiones sobre los foraminíferos planctónicos de Casas Virgili (La Riera). *Estudios geológicos*, 42, 349-353.
- González Donoso, J.M. y Linares, D. 1979. Consideraciones sobre el género y la especie en relación con una microfauna de foraminíferos planctónicos de la zona de *Helvetoglobotruncana helvetica*. *Estudios Geológicos*, 35, 397-413.
- González Donoso, J.M. y Linares, D. 1981. Cronoespecies, fenómenos de especiación y foraminíferos planctónicos. In: *International Symposium on Concept and method in Paleontology. Contributed papers* (Ed. J. Martinell), 37-55.

- González Donoso, J.M., Linares, D. y Serrano, F. 1986. Algunas consideraciones sobre la taxonomía, ritmos evolutivos y modelos de especiación en los foraminíferos planctónicos. *Revista española de Paleontología*, **1**, 47-62.
- Goodenough, U. 1978. *Genetics*. Holt-Saunders International Editions. Philadelphia. 1-840.
- Gould, S.J. and Vrba, E.S. 1982. Exaptation-A missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8**, 4-15.
- Jenkins, D.G. and Orr, W.N. 1972. Planktonic foraminiferal biostratigraphy of the east equatorial Pacific-DSPD Leg. 9. In Hays, J.D. et al., *Initial Reports Deep Sea Drilling Project*, **9**, 1059-1193.
- Kennett, J.P. and Srinivasan, M.S. 1983. *Neogene planktonic foraminifera. A phylogenetic atlas*. Hutchinson Ross Publ. Co., Stroudsburg, 1-263.
- Lipps, J.H. 1969. Tertiary plankton from the Clipperton Fracture Zone, equatorial east Pacific. *Geological Society of America Bulletin*, **80**, 1801-1808.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*, Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 1-951.
- McNaughton, S.J. and Wolf, L.L. 1979. *General Ecology*. Holt, Rinehart and Winston, New York. 1-702.
- Mayr, E. 1969. *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill Book Company, New York. 1-428.
- Nancollas, G.H. (ed.) 1982. *Biological mineralization and demineralization*. Dahlem Konferenzen, Springer-Verlag, Berlin. 1-415.
- Raup, D.M. 1972. Approaches to morphologic analysis. In: *Models in Paleobiology* (Ed. T.J.M. Schopf). Freeman, Cooper and Company, San Francisco. 28-44.
- Raup, D.M. and Stanley, S.M. 1978. *Principles of Paleontology*, 2nd ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 1-481.
- Robaszynski, F., Caron, M., González Donoso, J.M., Wonders, A.H. (eds.) and European W.G. Planktonic Foraminifera. 1984. Atlas of late cretaceous globotruncanids. *Revue de Micropaléontologie*, **26**, 145-305.
- Rudwick, M.J.S. 1972. *The meaning of fossils. Episodes in the history of Paleontology*. Macdonald and American Elsevier Inc. London. 1-287.
- Seilacher, A. 1970. Arbeitskonzept zur konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, **3**, 393-396.
- Stainforth, R.M., Lamb, J.L., Luterbacher, H., Beard, J.H. and Jeffords, R.M. 1975. Cenozoic Planktonic Foraminiferal zonation and characteristics of index forms. *University of Kansas, Paleontological Contributions*, **62**, 1-425.
- Thomas, R.D.K. 1979. Constructional morphology. In: *The Encyclopedia of Paleontology* (ed. R.W. Fairbridge y D. Jablonski). Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. 482-487.
- Tintant, H. 1952. Principes de la Systématique. In: *Traité de Paléontologie* (Dir. Piveteau), T. I. Masson et Cie., eds. Paris. 41-64.
- Tipper, J.C. 1980. Some distributional models for fossil animals. *Paleobiology*, **6**, 77-95.
- Towe, K.M. and Cifelli, R. 1967. Wall ultrastructure in the calcareous Foraminifera: crystallographic aspects and a model for calcification. *Journal of Paleontology*, **41**, 742-762.

Manuscrito recibido: 17 de diciembre, 1987.
Manuscrito aceptado: 10 de mayo, 1988.