

CAMBIO TEMPORAL Y VARIABILIDAD MORFOLOGICA EN ALGUNOS BRAQUIOPODOS DEVONICOS DE LA CORDILLERA CANTABRICA (NO-DE ESPAÑA) PERTENECIENTES AL GENERO ANATHYRIS

FERNANDO ALVAREZ

TRABAJOS DE GEOLOGIA Alvarez, F. (1984).—Cambio temporal y variabilidad morfológica en algunos braquiópodos devónicos de la Cordillera Cantábrica (NO de España) pertenecientes al género *Anathyris*. *Trabajos de Geología*, Univ. de Oviedo, 14, 121-130.



La variabilidad morfológica y el cambio temporal de dos especies de anatrídeos devónicos fue estudiada a partir de más de 2.400 ejemplares recogidos en las capas superiores del Grupo La Vid (Emsiense) en la localidad de Colle (León). Este estudio muestra la existencia de un cambio progresivo en la forma de la concha desde formas más elongadas en las capas inferiores a formas más transversas en las superiores.

The morphological variability and temporal change of two devonian species of the genus *Anathyris* was studied on the basis of more than 2.400 individuals collected from six successive levels in the upper beds of La Vid Group (Emsian) near the village of Colle (León). The morphological variability shows an unidirectional trend toward increasing width.

Fernando Alvarez, Departamento de Paleontología, Facultad de Geología, Universidad de Oviedo. Manuscrito recibido el 25 de enero de 1984.

El género *Anathyris* se presenta diversificado y abundante en el Emsiense de la Cordillera Cantábrica, pero desde la nota de Verneuil y Archiac en 1845, en la que creaban, entre otras, las especies *Terebratula ferronesensis*, *T. ezquerra* y dos variedades de *T. hispanica*, sólo el trabajo de Comte 1938 y mis propios trabajos (Alvarez 1976, 1982, 1983; García-Alcalde y Alvarez 1976, 1977) han tratado, como se intenta con la presente nota, de clarificar este grupo tan polimórfico.

En la proximidades del pueblo de Colle (Fig. 1), la calidad del afloramiento del miembro superior del Grupo La Vid y la abundancia de ejemplares fósiles nos proporcionó una excelente oportunidad para estudiar las posibles tendencias evolutivas y/o adaptaciones ecológicas en poblaciones sucesivas del género. Este yacimiento fosilífero de Colle es bien conocido desde el siglo pasado (Prado 1850; Veneuil 1850) aunque Verneuil siempre se refería al material de esta localidad como procedente de Sabero, no sólo en dicha publicación sino también en las referencias que acompañaban al material por él donado a diferentes instituciones europeas.

La asociación macrofaunística de las capas margocalcáreas de la parte superior del Grupo La Vid en Colle está compuesta en más de un 80 % por braquiópodos siendo los atrídeos el grupo dominante.

El afloramiento situado al norte de la Iglesia de Colle, fue dividido en seis áreas sucesivas separadas por pequeñas diferencias litológicas. Estas áreas fueron posteriormente muestreadas de forma sistemática obteniéndose de este modo seis asociaciones consecutivas de braquiópodos.

Aunque se encontraron algunos ejemplares de *Anathyris phalaena* (Phillips), principalmente en las capas rojizas formadas por caliza detrítica con un alto contenido en restos de crinoideos, las formas más abundantes corresponden al grupo «*A. ferronesensis* - *A. ezquerrai*» del cual se recogieron más de 2.400 ejemplares bien conservados junto con un gran número de fragmentos.

Los intentos iniciales de identificar dichos ejemplares con las especies descritas por Verneuil y Archiac en 1845 mostraron que además de una intergradación entre las especies había también un cambio sistemático en la abundancia



Fig. 1.—Mapa de situación (Rupke 1965) del yacimiento de Colle (León).

de los diferentes morfotipos a lo largo de la columna estratigráfica (Fig. 2). Por este motivo, además del estudio de su variabilidad geográfica y ontogenética, se ha tratado de establecer si las especies *A. ferronesensis* y *A. ezquerrai* eran realmente diferentes, buscando un criterio válido para la discriminación de las mismas, mejor que el de recolectar sólo las formas extremas (una transversa o «ezquerrai» y otra elongada o «ferronesensis») olvidando por completo las problemáticas formas intermedias (!).

MÉTODOS

En los ejemplares de las seis poblaciones se han realizado las medidas habituales de longitud

(L), anchura (A), grosor (G) y ángulo apical (AA). Así mismo las relaciones grosor/longitud (IG) y anchura/longitud (IA) junto con el «Plan Circularity Index» (PCI) y «Side Circularity Index» (SCI) (Jones 1974) fueron calculadas para cada individuo (Alvarez y Brime 1983) (Fig. 3).

En el presente trabajo se ha realizado el análisis estadístico monovariante y bivariante de las poblaciones con el objeto de estudiar la variación de los distintos caracteres dentro de las mismas y de comparar las muestras entre sí, siendo la media (Mx), la desviación típica (Sx) y el coeficiente de variación (Vx) los estadísticos calculados. En el análisis bivariante el ajuste de los puntos a una línea recta se realizó utilizando

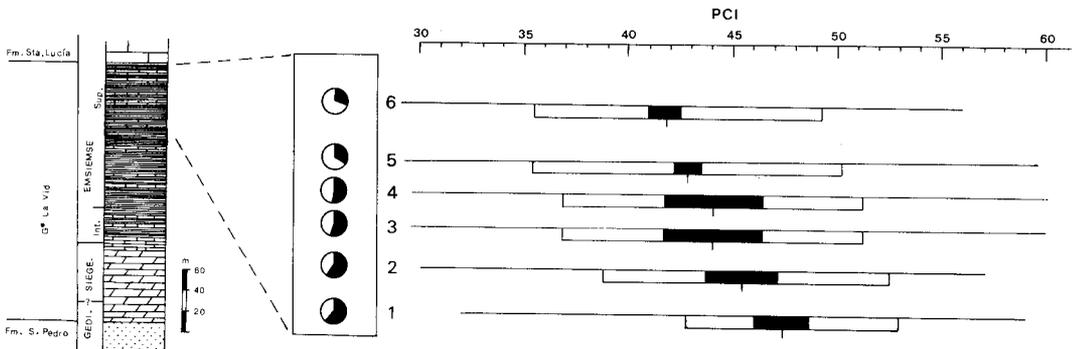


Fig. 2.—Columna estratigráfica del Grupo La Vid en Colle (García-Alcalde y Alvarez 1976). Variación del porcentaje de cada morfotipo (● PCI > 45; ○ PCI < 45) y del valor del PCI en cada una de las poblaciones recogidas.

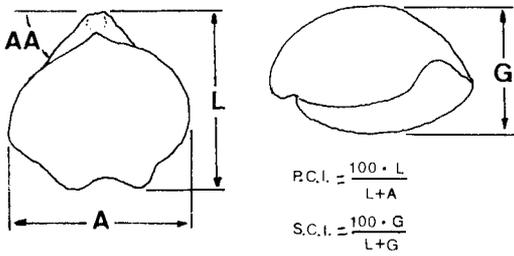


Fig. 3.—Parámetros utilizados en el presente trabajo.

el método del «eje mayor reducido» de Kermack y Haldane 1950.

RESULTADOS

La Tabla I resume los valores obtenidos a partir de las medidas realizadas en los ejemplares de cada población. La población más reciente (6) se caracteriza por poseer ejemplares relativamente más anchos que las otras, observándose también que el tamaño medio de los mismos es menor.

Los valores medios de longitud, anchura y grosor no son particularmente indicativos, ya

que los ejemplares representan presumiblemente todo un espectro de edades y gran parte de la variación en tamaño dentro de las poblaciones, puede ser simplemente el resultado de una conservación diferencial de los ejemplares. Esta tendencia hacia un tamaño menor en los ejemplares de las poblaciones más recientes viene acompañada por un incremento en la densidad de las mismas, lo que puede implicar una competencia más fuerte por la comida y el espacio que haría más difícil el crecimiento de los individuos (Ager 1963; Boucot 1981; Dodd y Stanton 1981; Thayer 1981). Por otra parte no ha sido observado ningún hecho sedimentológico que nos haga pensar en un progresivo aumento de la velocidad de sedimentación en el área objeto de estudio que hubiese podido provocar una muerte prematura de las poblaciones más recientes.

Los histogramas de frecuencia muestran una distribución normal de los diferentes parámetros considerados y su carácter unimodal. Sólo aquellos del PCI e IA son claramente bimodales (Fig. 4). Aquellos ejemplares situados en la parte izquierda del histograma son de la forma transversa y aquellos situados a la derecha son

TABLA I.—Estadísticos de las poblaciones

		L	A	G	AA	PCI	SCI	A/L	G/L
6 N = 1487	Mx	10,95	15,63	5,35	110,80	41,80	32,163	1,50	0,47
	Sx	3,51	6,25	2,10	16,50	7,52	3,76	0,62	0,08
	Vx	32,07	40,01	39,35	14,89	18,00	11,70	41,31	17,02
5 N = 575	Mx	11,99	16,23	5,67	106,10	42,89	32,19	1,41	0,48
	Sx	4,32	6,35	2,08	15,8	7,48	3,81	0,63	0,09
	Vx	35,99	39,12	36,75	14,90	17,45	11,82	44,84	18,26
4 N = 39	Mx	12,67	16,26	6,01	113,80	44,15	32,10	1,33	0,48
	Sx	3,82	5,54	1,96	16,10	7,26	3,26	0,41	0,07
	Vx	30,10	34,06	32,63	14,06	16,45	10,16	30,64	14,78
3 N = 73	Mx	14,87	17,99	7,11	110,81	45,60	32,60	1,25	0,49
	Sx	4,52	6,08	2,07	15,95	7,02	4,79	0,37	0,11
	Vx	30,38	33,80	29,06	14,39	15,40	14,71	29,78	22,46
2 N = 59	Mx	17,10	19,60	7,98	104,50	46,80	31,92	1,16	0,47
	Sx	4,76	5,73	2,22	12,50	5,56	3,76	0,27	0,08
	Vx	27,84	29,22	27,91	11,97	11,89	11,79	22,98	16,87
1 N = 104	Mx	16,93	19,57	7,27	101,60	47,50	31,20	1,13	0,47
	Sx	5,48	6,10	2,53	12,10	5,60	3,55	0,24	0,08
	Vx	32,37	31,17	34,80	11,80	11,79	11,38	21,24	17,02

Todas las medidas en milímetros.

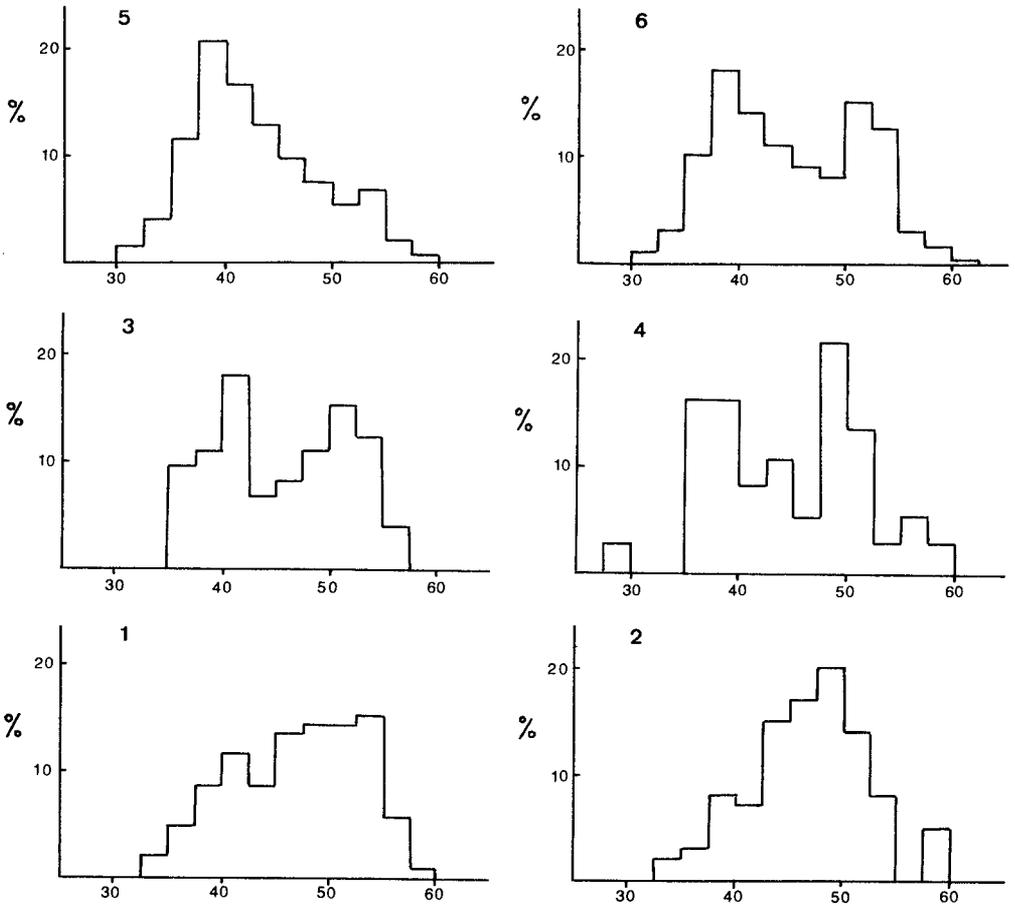


Fig. 4.-Histogramas de frecuencias del PCI en cada una de las poblaciones.

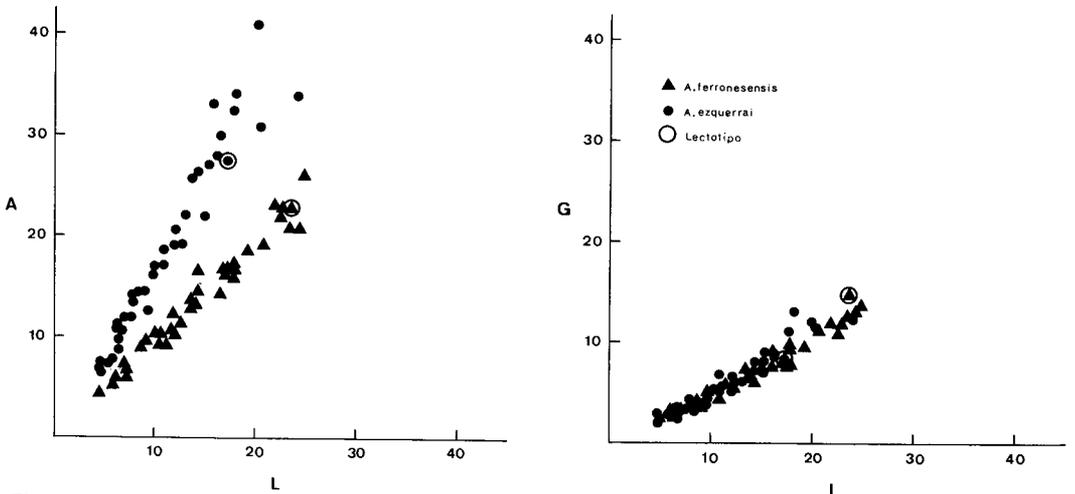


Fig. 5.-Diagramas de dispersión de los ejemplares seleccionados para las series ontogenéticas simuladas de *Anathyris ferronensis* y *Anathyris ezquerrai* representadas en las figuras 9 y 10.

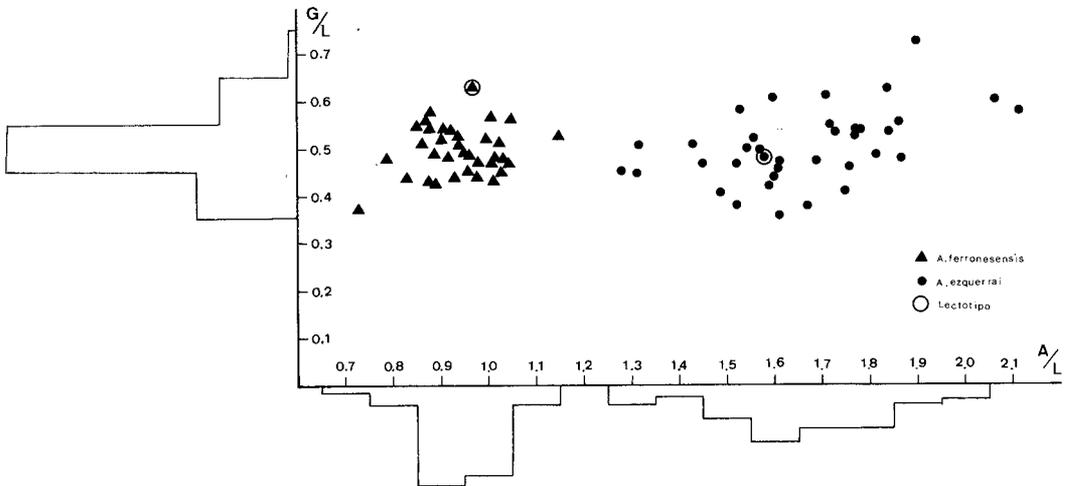


Fig. 6.—Separación de las dos especies de acuerdo con el área de dispersión de los valores dimensionales de los ejemplares seleccionados para las series ontogenéticas simuladas de las figuras 9 y 10. Los histogramas corresponden a las relaciones G/L y A/L.

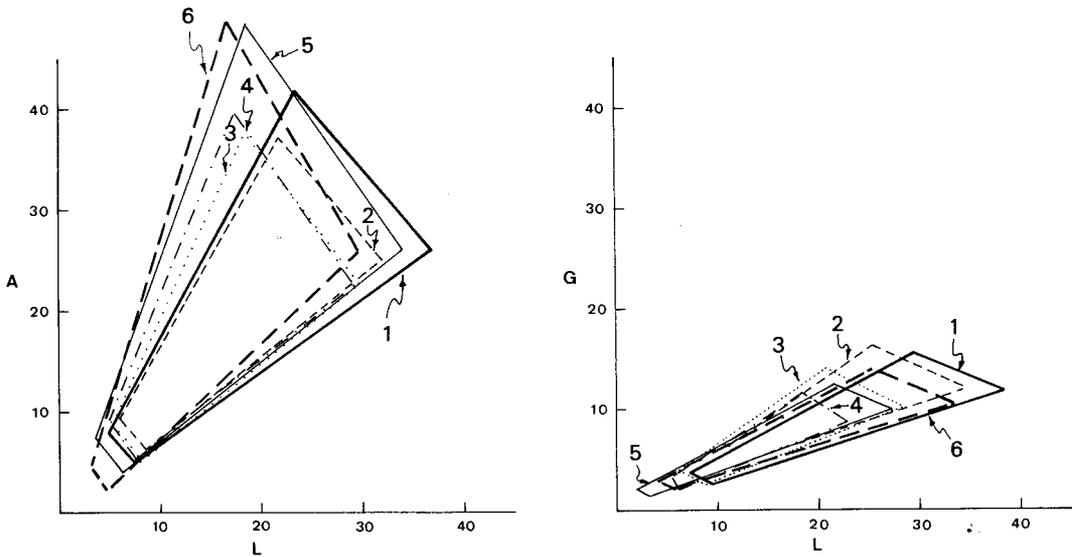


Fig. 7.—Diagramas de variación morfológica de las poblaciones estudiadas.

más elongados. Representando gráficamente el valor medio del PCI para cada población frente a su posición estratigráfica (Fig. 2) es posible seguir fácilmente la constancia de una tendencia progresiva hacia un menor valor de este índice. El PCI, cuyo valor oscila entre 30 y 63, tiene siempre un valor medio inferior a 50 indicando el dominio del morfotipo más ancho en el conjunto de la población.

La distribución bimodal de los histogramas del PCI (Fig. 4) hace posible la separación de los ejemplares basándose en este parámetro. Un

primer grupo incluiría todas aquellas formas con un PCI mayor de 45 y un segundo grupo todas aquellas con un PCI menor de 45 (Fig. 5). En estos dos conjuntos existe un mayor ajuste a una distribución unimodal en los histogramas del PCI y la variabilidad dentro de las poblaciones es mucho más pequeña (Fig. 6).

En la Fig. 7 se ha representado el rango de variabilidad morfológica para cada población pudiendo observarse que la variabilidad dentro de cada población es mucho mayor cuando se considera anchura frente a longitud. Se observa

también que en las poblaciones sucesivas dicho rango está ligeramente desplazado hacia un valor mayor de la relación anchura/longitud. Este no es el caso cuando se considera la relación grosor/longitud la cual presenta una menor variabilidad en los seis conjuntos solapándose en casi toda su extensión.

DISCUSIÓN

Tras el estudio morfológico y biométrico de *Anathyris ferronesensis* - *A. ezquerrai* cabe decir que:

- Ambas formas coexisten en las seis poblaciones estudiadas aunque su abundancia relativa cambia de una población a otra (Fig. 2).

- Ambas formas están relacionadas por una sucesión de formas intermedias de tal manera que la variabilidad entre las dos especies parece continua representando las mismas extremos de esta variación (Fig. 8).

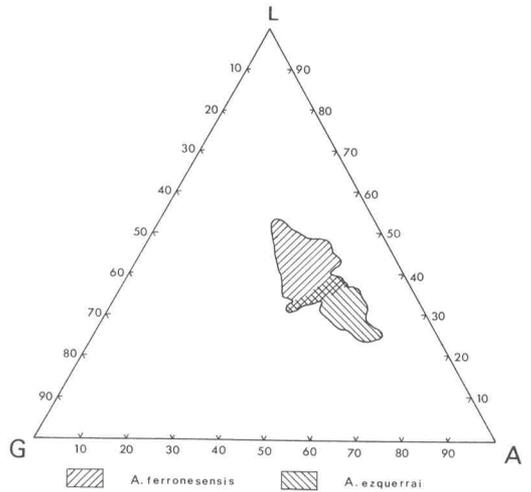


Fig. 8.-Diagrama triangular mostrando la dispersión de los ejemplares en las seis poblaciones estudiadas.

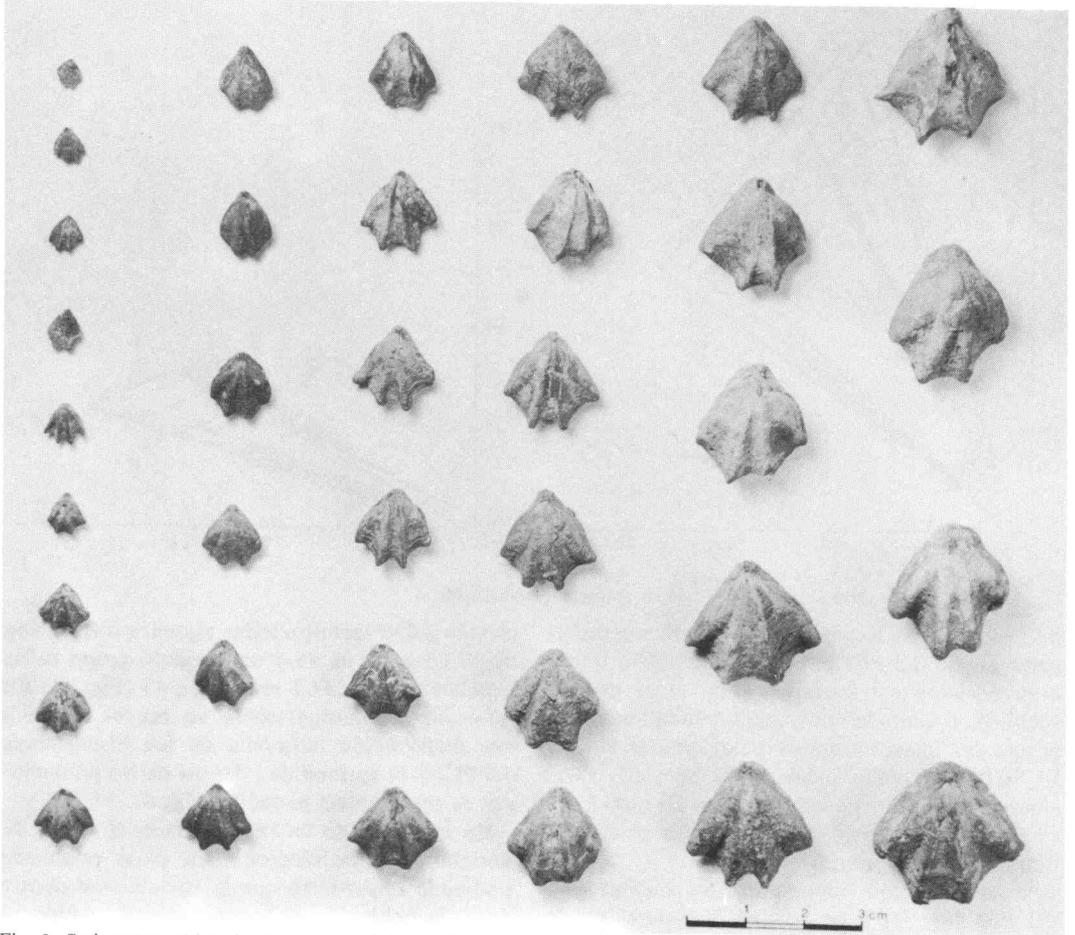


Fig. 9.-Serie ontogenética simulada y parcial de *Anathyris ferronesensis*.

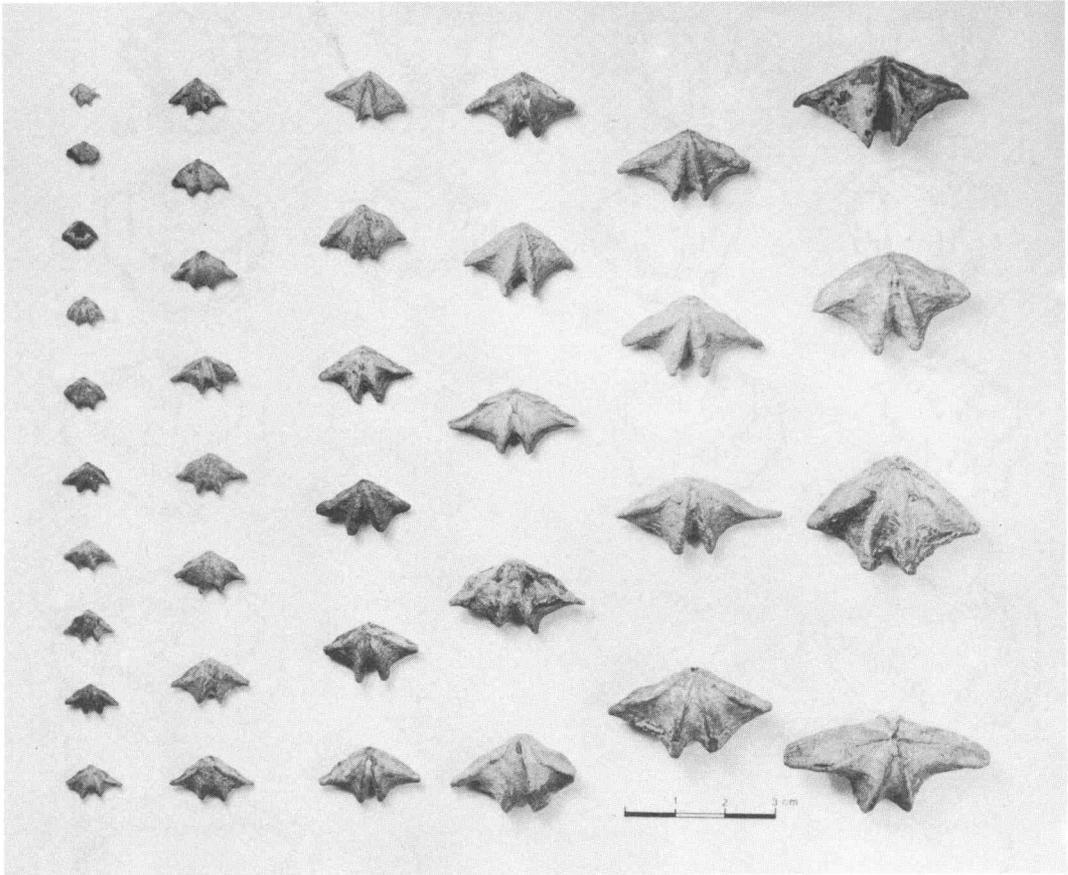


Fig. 10.—Serie ontogenética simulada y parcial de *Anathyris ezquerrai*.

— Aunque existen formas intermedias entre ambas especies, es posible encontrar en la misma población todos los pasos desde ejemplares muy jóvenes a gerónticos de ambas especies indicando que las diferencias son claras desde los primeros estadios del crecimiento y no están producidas por un crecimiento diferencial en los últimos estadios del mismo (Figs. 9 y 10).

— Las estructuras internas de ambas especies son muy similares (Figs. 11 y 12), difiriendo sólo en el número de espiras para igual longitud (L), lo que es normal considerando el volumen interno disponible.

Todos estos hechos admiten diversas interpretaciones:

a) Se trata de una única especie, muy polimórfica, en la que la abundancia relativa de los distintos «morfotipos» puede estar relacionada

con algunos cambios en el nicho ecológico, cambios que no han dejado huella en los sedimentos (Ager 1963; Bretsky y Lorentz 1970; Johnson 1973; Rothstein 1973; Boucot 1978).

b) Podría también tratarse de un grupo muy polimórfico en el que ambos «morfotipos» extremos fuesen el resultado de un posible dimorfismo sexual semejante al postulado por diferentes autores en otros grupos de braquiópodos (Vandercammen 1959; Ager y Riggs 1964; Delance 1974) aunque el hecho de que sea posible encontrar en una misma población todos los pasos intermedios desde ejemplares juveniles a gerónticos de ambas especies hacen bastante improbable esta hipótesis (Figs. 9 y 10).

c) La coexistencia de ambos morfotipos puede considerarse como un caso de hibridización entre dos subespecies (*ferronesensis* - *ezquerrai*) bajo determinadas condiciones locales

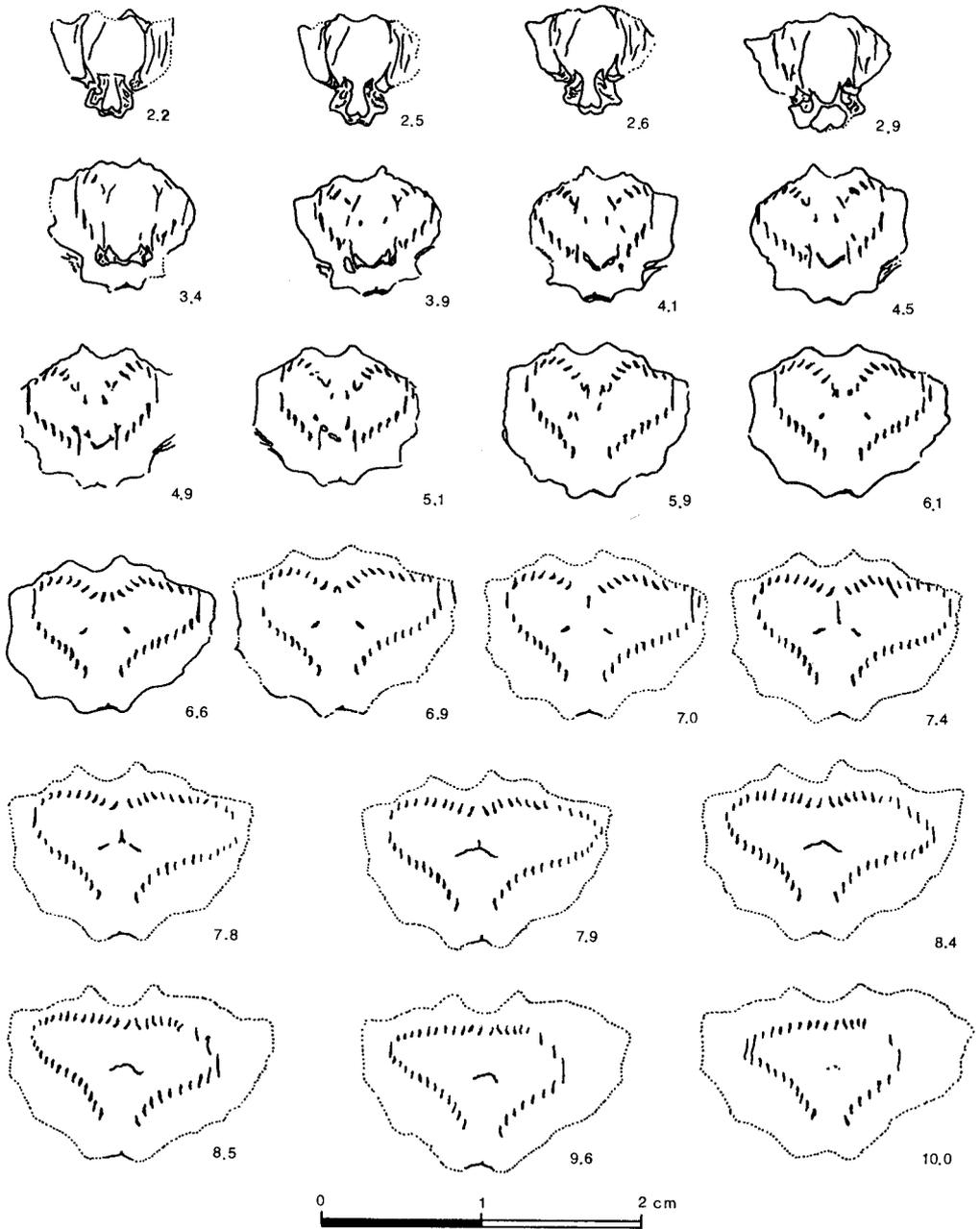
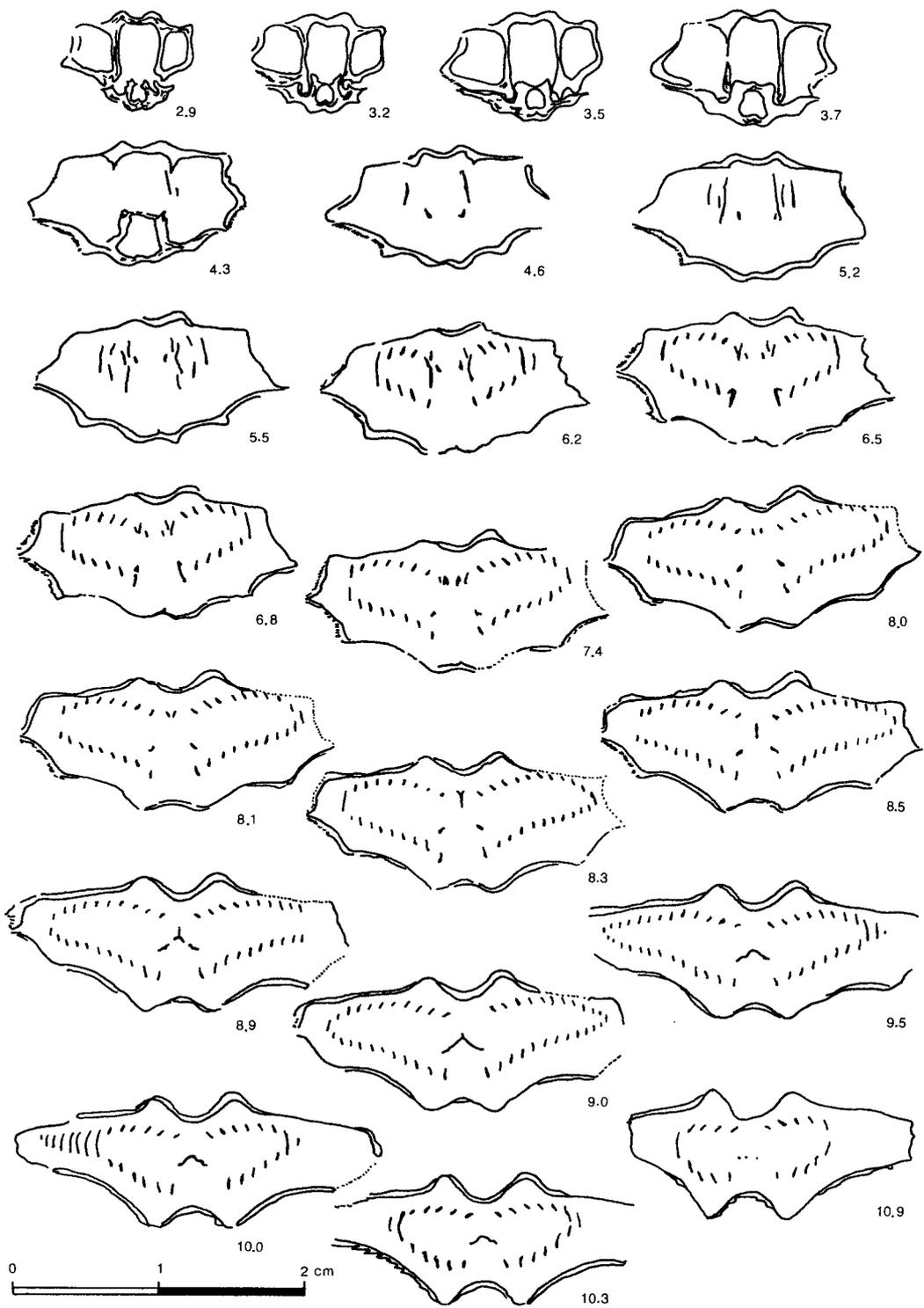


Fig. 11.—Secciones seriadas seleccionadas de un ejemplar de *Anathyris ferronesensis*. Las mediadas se dan en milímetros e indican distancia a partir del umbo de la valva ventral.

Fig. 12.—Secciones seriadas transversales seleccionadas mostrando el desarrollo de las estructuras internas de un ejemplar de *Anathyris ezquerrai*. Las distancias se midieron a partir del extremo posterior de las conchas (en milímetros).



(Hayami 1973; Delance 1974; Hayami y Ozawa 1975).

d) Por último puede considerarse la hipótesis, que por otro lado creemos más probable, de que se trate realmente de dos especies distintas cuyo nivel de discriminación se establece para un valor de PCI = 45, encontrándonos entonces ante un ejemplo muy próximo a lo que Eldredge y Gould llamaron *gradualismo filético* en el que la especie *A. ezquerrai* evolucionaría gradualmente a partir de *A. ferronesensis*. Pero hasta

que puedan realizarse estudios similares en otras localidades, dentro del rango de distribución geográfica de estas especies, no podemos presentar estos datos como un ejemplo inequívoco de *gradualismo filético* tal como dichos autores lo definieron en 1972 (p. 89). Lo que si parece suficientemente claro es que la evolución de los braquiópodos de este grupo se caracterizó por un cambio progresivo bien distante de la idea de *stasis* desarrollada por Eldredge y Gould.

BIBLIOGRAFIA

- Ager, D. V. (1963).—*Principles of Paleocology*. Mc Graw-Hill, New York, 371 pp.
- y Riggs, E. A. (1964).—The internal anatomy, shell growth and asymmetry of a Devonian spiriferid. *J. Paleont.*, 38, 749-760.
- Alvarez, F. (1976).—*El sistema yugal de los Athyrididae Mc Coy (Brachiopoda) del Devónico Cantábrico*. Tesis de Licenciatura. Univ. Oviedo.
- (1982).—Variación morfológica de *Anathyris alejensis* Comte 1938 en su localidad y estrato tipos. *Trab. Geol., Univ. Oviedo*, 12, 195-204.
- (1983).—Estructura de la concha de los Athyrididae (Brachiopoda) del Devónico de la Cordillera Cantábrica. *Trab. Geol., Univ. Oviedo*, 13, 93-96.
- y Brime, C. (1983).—Programa FORTRAN para el estudio biométrico de braquiópodos. *Est. Geol.*, 39, 187-191.
- Boucot, A. J. (1981).—*Principles of benthic marine Paleocology*. Academic Press, New York, 463 pp.
- (1978).—Community evolution and rates of cladogenesis. In: M. K. Hecht, W. C. Steere y B. Wallace (Eds.). *Evolutionary Biology*. Plenum Press Corporatio, 545-655.
- Bretsky, P. W. y Lorentz, D. M. (1970).—Adaptive response to environmental stability: a unifying concept in Paleocology. *Nort Am. Paleont. Convention, Chicago, 1969, Proc. E.*, 522-550.
- Comte, P. (1938).—Brachiopodes dévoniennes des gisements de Ferroñes (Asturies) et de Sabero (León). *Ann. Paleont.*, 27, 1-49 (41-87).
- Delance, J. H. (1974).—Zeillerides du Lias d'Europe Occidentale (Brachiopodes). *Mém. géol. Univ. Dijon*, 408 pp.
- Dodd, J. R. y Stanton, R. J. Jr. (1981).—*Paleocology, Concepts and Applications*. John Wiley and Sons, New York, 559 pp.
- Eldredge, N. y Gould, J. (1972).—Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: T. J. Schopf (Ed.). *Models in Paleobiology* Freeman, San Francisco, 82-115.
- García-Alcalde, J. L. y Alvarez, F. (1976).—Precisiones taxonómicas sobre algunas especies de braquiópodos de la Colección Verneuil. *Trab. Geol. Fac. Cienc. Univ. Oviedo*, 8, 31-57.
- y — (1977).—Precisiones taxonómicas sobre algunas especies de braquiópodos de la Colección Verneuil. *Adenda. Breviora geol. astúr.*, (2), 21-25.
- Hayami, I. (1973).—Discontinuous variation in an evolutionary species, *Cryptopecten vesiculosus* from Japan. *J. Paleont.*, 47, 401-419.
- y Ozawa, T. (1975).—Evolutionary models of lineage zones. *Lethaia*, 8, 1-14.
- Johnson, G. B. (1973).—Relationship of enzyme polymorphism to species diversity. *Nature*, 242, 193-194.
- Jones, B. (1974).—A biometrical analysis of *Atrypella foxi* n. sp. from the Canadian Arctic. *J. Paleont.*, 48, 963-977.
- Kermack, K. A. y Haldane, J. B. S. (1950).—Organic correlation and allometry. *Biometrika*, 37, 30-41.
- Prado, C. (1850).—Note géologique sur les terrains de Sabero et de ses environs dans les montagnes de León (Espagne). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (2.^a Ser.), 7, 137-155.
- Rothstein, S. I. (1973).—The niche-variation model is it valid? *Amer. Natur.*, 107, 598-620.
- Rupke, J. (1965).—The Esla Nappe. Cantabrian Mountains (Spain). *Leidse Geol. Med.*, 32, 1-74.
- Thayer, C. W. (1981).—Ecology of living brachiopods. *Univ. Tennessee, Studies in Geology*, 5, 110-126.
- Vandercammen, A. (1959).—Essai d'étude statistique des *Cyrtospirifer* du Frasnien de la Belgique. *Mém. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg.*, 145, 1-175.
- Verneuil, E. de (1850).—Note sur les fossiles dévoniens du district de Sabero (León). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (2.^a Ser.), 7, 156-186.
- y Archiac, A. d' (1845).—Note sur les fossiles du terrain paléozoïque des Asturies. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, (2.^a Ser.), 2, 458-480.