

SOBRE LA CARACTERIZACIÓN BIOMÉTRICA DEL CRECIMIENTO Y LA FORMA DE LOS FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS. APLICACIÓN DE LAS SERIES DE FOURIER AL ANÁLISIS DE LA FORMA DE LAS CÁMARAS*

José María GONZÁLEZ DONOSO y Paul PALMQVIST

Departamento de Geología. Facultad de Ciencias.
Universidad. 29071-Málaga. España.

ABSTRACT

The possibilities of characterizing, biometrically, some aspects related to growth and shape of the chambers of planktonic foraminifers are discussed. In particular, the possibility of using Fourier series of closed outlines for characterizing chamber shape is undertaken. Among the applications of this methodology, outstanding are the obtaining of computer simulations, in spiral view, of the theoretical average form for collections of planktonic foraminifers and the possibility of studying the interrelations between growth and shape parameters of the chambers, visualizing the effect of its change on the morphology of the shell. This graphical information may acquire importance in the taxonomic, biostratigraphic and evolutionary studies which will be carried out in the future on this group of organisms.

Keywords: planktonic foraminifers, chambers, biometry, Fourier series analysis, multivariate analysis, average forms, simulation.

RESUMEN

Se discuten las posibilidades de caracterizar, biométricamente, algunos aspectos relacionados con el crecimiento y la forma de las cámaras de los foraminíferos planctónicos. Ya en particular, se aborda la posibilidad de utilizar las series de Fourier de contornos cerrados para caracterizar la forma del contorno de las cámaras. Entre las aplicaciones de esta metodología, destacan la obtención de simulaciones por ordenador de la forma media teórica, en vista espiral, de conjuntos de foraminíferos planctónicos y la posibilidad de estudiar las interrelaciones entre los parámetros del crecimiento y la forma de las cámaras, visualizando el efecto que produce su cambio sobre la morfología simulada de la concha. Esta información gráfica puede revestir importancia en los estudios taxonómicos, bioestratigráficos y evolutivos que se efectúen en el futuro sobre este grupo de organismos.

Palabras clave: foraminíferos planctónicos, cámaras, biometría, análisis de series de Fourier, análisis multivariante, formas medias, simulación.

* Un avance de este artículo fue presentado en las V Jornadas de Paleontología. Valencia-Noviembre, 1989.

INTRODUCCIÓN

El presente trabajo pretende servir de prólogo a una serie de notas dedicadas a la morfometría de los foraminíferos planctónicos y sus posibles aplicaciones. Es por ello que contiene una serie de planteamientos generales sobre la manera de abordar la caracterización biométrica de estos organismos, aparte del estudio de un aspecto particular: la utilidad del análisis de Fourier de contornos cerrados para caracterizar la forma de las cámaras, en vista espiral.

Los foraminíferos planctónicos son organismos de gran utilidad bioestratigráfica, gracias a su constancia, abundancia, amplia distribución geográfica y duración (como grupo) en el registro fósil. Estas excelentes características de su registro los hacen también especialmente interesantes para los estu-

dios evolutivos, tanto filéticos como filogenéticos.

Es evidente que ambos tipos de estudios, bioestratigráficos y evolutivos, pueden llevarse a cabo de la manera tradicional, identificando visualmente morfotipos, poblaciones, especies o unidades taxonómicas superiores y realizando inferencias sobre relaciones filéticas y filogenéticas y sobre distribuciones temporales o medioambientales de tales agrupaciones de organismos, a partir de observaciones estratigráficas, morfoserales, ontogenéticas, sobre formas intermedias, etc.

Pero también parece obvio que sería deseable, si no imprescindible, disponer de una metodología morfométrica que permitiera cuantificar, en los foraminíferos planctónicos, tamaño, forma y cambio ontogenético de ambos aspectos. Los resultados de tal cuantificación deberían servir, entre otras cosas, para:

1) Establecer, utilizando las técnicas numéricas adecuadas:

a) si un conjunto visualmente homogéneo lo es también biométricamente y, a la inversa,

b) si dos o más grupos de un conjunto, considerados distintos por presentar morfologías que —visualmente— se estiman diferentes (o por un atributo no morfológico) son también biométricamente distintos,

c) si los grupos diferenciados (visual o biométricamente) dentro de un conjunto están separados por discontinuidades (morfoespacios vacíos) o, por el contrario, existen formas intermedias entre ellos,

d) si se añade un nuevo elemento a un conjunto, a cuál de los grupos que éste incluye debería adscribirse, si es que a alguno.

2) A partir de valores medios de tamaño y forma de morfotipos, poblaciones o especies, estimar numéricamente la magnitud:

a) del cambio morfológico y dimensional asociado a la evolución filética o filogenética,

b) del cambio ecofenotípico asociado al cambio medioambiental, temporal o espacial,

c) del cambio morfológico ontogenético, en función del cambio de tamaño.

3) Generar hipótesis sobre relaciones de parentesco, a partir de la aplicación de técnicas de análisis multivariante a los datos morfométricos.

4) Establecer la variabilidad teórica de un grupo, modificando los parámetros de las ecuaciones que describen la morfología de sus componentes conocidos, para visualizar, mediante simulaciones por ordenador, el efecto de tales cambios y su relación con el espectro morfológico abarcado por el grupo y generar preguntas sobre las razones de que unas formas existan (o hayan existido) y otras no.

BASES PARA UNA MORFOMETRÍA DE LOS FORAMINÍFEROS PLANCTÓNICOS

En muchos de los trabajos de índole biométrica efectuados sobre los foraminíferos planctónicos se han utilizado, como variables, estimaciones de distancias y, ocasionalmente, relaciones angulares (véase, para una revisión general sobre el tema, Scott, 1974, 1980; Kennett, 1976). Entre las variables más empleadas se cuentan el diámetro máximo, el perpendicular a él y el grosor de la concha del foraminífero, la anchura de las cámaras de la última vuelta, la altura y anchura de la abertura principal y diversas relaciones angulares establecidas sobre la vista axial de la concha. Ahora bien, el problema radica en que, por regla general, un conjunto de tales distancias y ángulos sólo estima aspectos parciales de la forma de los foraminíferos planctónicos y, entonces, puede resultar insuficiente para cuantificar las características morfológicas de estos organismos. Además, cualquiera de las variables citadas puede, en realidad, reflejar simultáneamente varios aspectos del crecimiento y componentes de la forma, relativamente independientes entre sí, al menos

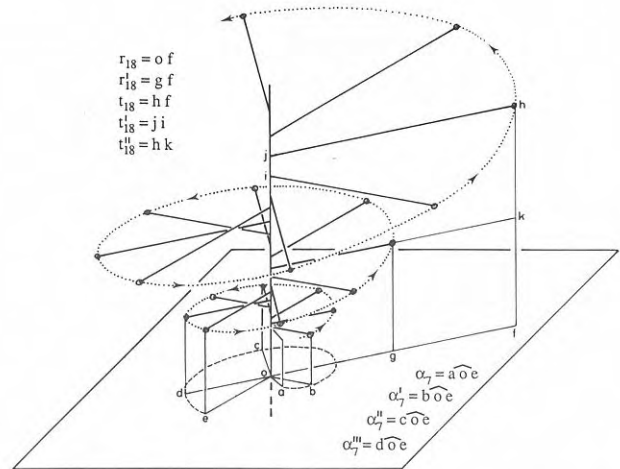


Figura 1. Ángulos y distancias utilizables para calcular los parámetros de las ecuaciones del crecimiento.

en teoría. Se siente, por tanto, la necesidad de buscar un sistema biométrico que refleje la morfología del foraminífero de una manera más adecuada.

Se puede considerar que la concha de un foraminífero planctónico es un conjunto de cámaras, dispuestas de una determinada manera (sobre todo según una trocospira), con unas ciertas características texturales y ornamentales y con unas aberturas que ponen en comunicación el interior de las cámaras con el exterior y con las cámaras adyacentes. Según esto, la concha del foraminífero podría quedar caracterizada por:

1) Los parámetros de las ecuaciones que dan cuenta de la posición del centroide o de una serie de puntos homólogos en las sucesivas cámaras, respecto a un sistema de coordenadas cilíndricas. Tales ecuaciones (lineales, exponenciales, potenciales, logísticas, etc., según los casos) describirían, además de la posición relativa de las cámaras, el crecimiento general de la concha en dimensiones lineales; para simplificar, vamos a denominar “del crecimiento” a tales parámetros y ecuaciones, que podrían ser:

a) La ecuación que relaciona el ángulo espiral correspondiente al punto con el número de orden de la cámara, $\alpha = f(n)$. Tal ángulo espiral puede medirse de distintas maneras (Fig. 1): desde el comienzo de la espira (α), desde el punto correspondiente en la primera cámara (α^i), o en otra escogida arbitrariamente (α^{ii}), o en la precedente (α^{iii}).

b) La ecuación que relaciona la distancia (mínima) desde el punto hasta el eje de enrollamiento con el ángulo espiral correspondiente, $r = f(\alpha)$. Tal ecuación describiría la expansión de la espira del foraminífero. Alternativamente, y con objeto de independizar el tamaño de cada cámara de las precedentes, la distancia puede medirse hasta la posición, real o teórica, del punto homólogo una vuelta de espira antes (r^i). Con este procedimiento se pueden minimizar, en parte, las irregularidades producidas por cámaras de tamaño anómalo sobre el radio espiral de las posteriores, así como las derivadas de una mala colocación del origen de la espira.

c) La ecuación que relaciona la traslación del

punto en la dirección del eje de enrollamiento con el ángulo espiral correspondiente, $t = f(\alpha)$; también esta traslación podría medirse de distintas maneras: hasta el plano perpendicular al eje que pasa por el proloculus (t), hasta el que pasa por el punto homólogo precedente (t'), hasta el que pasa por la posición (teórica o real) del punto una vuelta de espira antes (t''), etc.

Conviene puntualizar, antes de seguir adelante, que si sólo se persiguiera estudiar el crecimiento de la concha, lo más adecuado sería relacionar ángulos espirales con volúmenes o, en su defecto, dadas las dificultades de la estimación de volúmenes, con superficies (vg., las proyecciones cilíndricas ortogonales sobre un plano perpendicular al eje), temas en los que, actualmente, estamos trabajando.

2) Si en las sucesivas cámaras de los foraminíferos se pudieran reconocer puntos homólogos, en cantidad suficiente, el conjunto de ecuaciones del crecimiento de los mismos describiría, además del crecimiento de la concha en dimensiones lineales, el cambio de forma de las cámaras a lo largo de la ontogenia; para caracterizar la forma de las cámaras y la situación espacial de las mismas sería suficiente, por tanto, especificar la posición espacial de los puntos de las distintas series de homólogos en una de ellas y las correspondientes ecuaciones del crecimiento. Pero son pocos los puntos homólogos reconocibles en una cámara de un foraminífero planctónico. Hay que recurrir a designar, arbitrariamente, puntos geoméricamente equivalentes. O bien, a caracterizar la forma de cada cámara respecto a un punto homólogo o al centroide, mediante una serie de descriptores morfológicos, y a estudiar el cambio de tales descriptores a lo largo de la ontogenia.

3) La cuantificación de los aspectos texturales y ornamentales de la concha del foraminífero es una tarea que se presenta mucho más ardua, si cabe, que las precedentes; quizás la solución radique en el uso de las técnicas modernas de análisis automático de imagen.

4) En cuanto a la cuantificación de las aberturas, la de los poros no presenta ningún problema (contando, por supuesto, con la conservación adecuada); la densidad de los mismos y sus dimensiones medias son características que se pueden estimar sin grandes dificultades. No ocurre igual con las aberturas principales; una pequeña desviación en el ángulo de observación puede dar lugar a resultados cuantitativamente bien distintos.

Los tres sistemas esbozados para reflejar la arquitectura de la concha (determinación de series de puntos homólogos y sus ecuaciones de crecimiento, determinación de series de puntos arbitrarios equivalentes y sus ecuaciones de crecimiento de los centroides o de una serie de puntos homólogos y de los descriptores de la forma de las cámaras respecto a esos puntos) podrían definir, de manera adecuada, la arquitectura de la concha del foraminífero. Pero para utilizar cualquiera de ellos sería necesario conocer, con exactitud, las coordenadas espaciales de todos los puntos involucrados en el análisis, lo cual

es, por ahora, casi inalcanzable con los métodos de que normalmente se dispone, dado que cada cámara es tapada parcial o totalmente por las posteriores y dadas las dificultades de manipulación derivadas de las pequeñas dimensiones de los foraminíferos. Lo más asequible, hoy en día, es recurrir a estudiar los aspectos parciales del crecimiento y la forma contenidos en los contornos apreciables en las vistas y cortes usuales; actualmente utilizamos el corte óptico en vista espiral, obtenible mediante el procedimiento descrito en Palmqvist *et al.* (1989) y el corte axial tradicional, aunque estamos desarrollando otros métodos alternativos.

CARACTERIZACIÓN DE CONTORNOS

Desde hace algunos años, se ha despertado cierto interés por tratar de caracterizar la forma del contorno de la concha de los foraminíferos planctónicos, en vista espiral (o umbilical) y, más frecuentemente, axial. Entre las diversas metodologías empleadas, dos se han revelado especialmente útiles para extraer y procesar la información relativa a la morfología de estos contornos: el análisis *eigenshape* y el análisis con series de Fourier de contornos cerrados.

El método *eigenshape* (Lohman, 1983) trabaja estimando las curvaturas existentes en sucesivos puntos equidistantes de la periferia de la concha del foraminífero, mediante la función de forma de Zahn y Roskies (1972). A la matriz de datos formada por los correspondientes valores de curvatura en un conjunto de ejemplares se le extraen sus valores y vectores propios, mediante un análisis de componentes principales en modo *R*. Finalmente, para el estudio biométrico se utiliza, como variable, el valor que corresponde a cada ejemplar en el segundo componente principal (lo que, desde un punto de vista teórico, merecería una discusión a fondo). El análisis *eigenshape* se ha utilizado en diversos estudios para caracterizar la forma del contorno de la concha de los foraminíferos planctónicos, en vista axial (Arnold, 1983; Lohman y Malmgren, 1983; Malmgren *et al.*, 1983).

Las series de Fourier (Ehrlich y Weinberg, 1970) son ecuaciones trigonométricas con senos y cosenos que se pueden utilizar para describir y reproducir, con tanta precisión como se necesite, cualquier figura bidimensional, siempre que cumpla el requisito de que todo radio que parta de su centroide interseccione sólo una vez con la periferia. El análisis de Fourier ha resultado ser una útil herramienta morfométrica para caracterizar la forma de los contornos; en el caso de los foraminíferos planctónicos se ha empleado para estudiar el contorno de la concha, principalmente en vista axial (Healy-Williams y Williams, 1981; Healy-Williams, 1983; Belyea y Thunell, 1984; Healy-Williams *et al.*, 1985; Pharr y Williams, 1987; Robbins, 1988, Palmqvist *et al.*, 1989). Ciertamente, esta aplicación del análisis de Fourier puede tener sus problemas, según pusieron de manifiesto Bookstein *et al.* (1982) pero, tal y como expusieron Ehrlich *et al.* (1983) pensamos que lo que

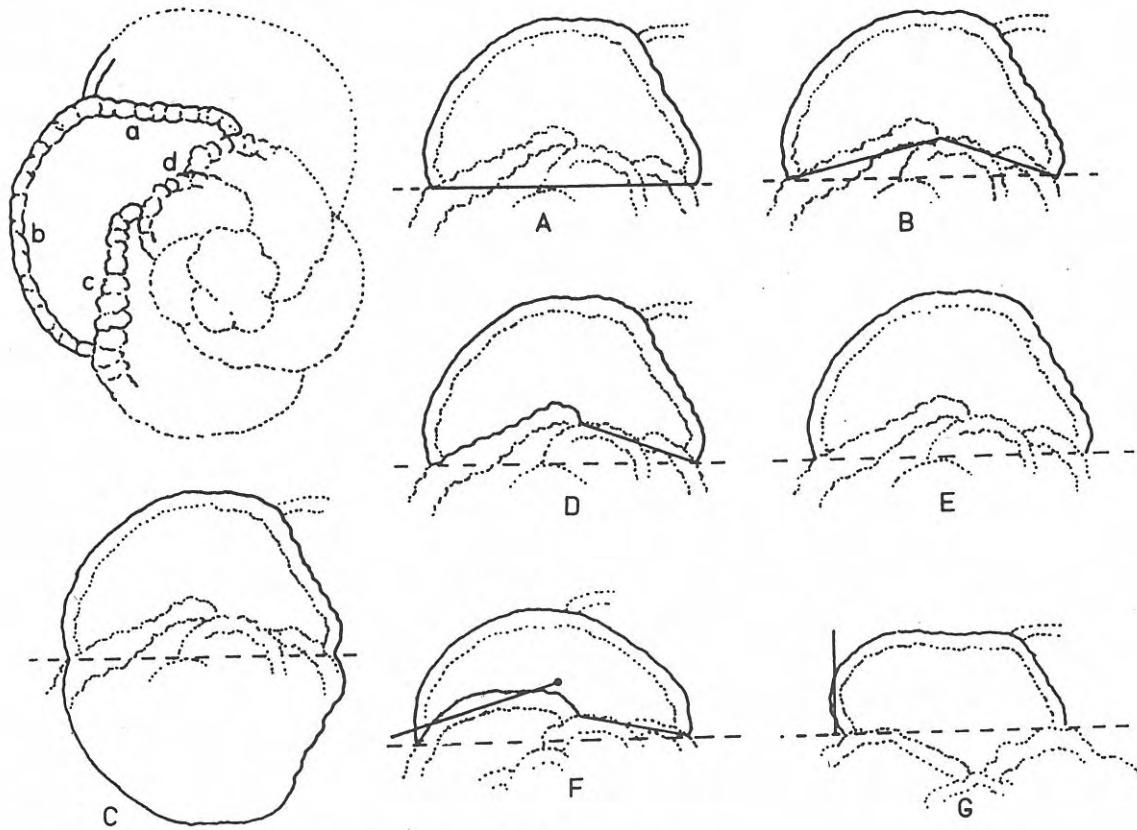


Figura 2. Contorno analizado en cada una de las modalidades investigadas.

hace falta son más estudios empíricos al respecto. Y esto es, justamente, lo que intentamos en este trabajo.

El análisis de Fourier sobre contornos cerrados

La forma del contorno se estima mediante la siguiente ecuación, que permite ajustar las variaciones de los radios que unen el centro de masas de la figura bidimensional con los puntos de su periferia, en función del ángulo que forman con un radio de referencia (en Ehrlich y Weinberg, 1970):

$$R(\Theta) = R_m + \sum_{n=1}^{\infty} A_n \cos(n\Theta) + \sum_{n=1}^{\infty} B_n \operatorname{sen}(n\Theta) \quad (1)$$

ecuación que normalmente se usa en la transformación:

$$R(\Theta) = R_m + \sum_{n=1}^{\infty} C_n \cos(n\Theta - \phi_n) \quad (2)$$

con $C_n = (A_n^2 + B_n^2)^{1/2}$ y $\phi_n = \operatorname{arctg}(B_n/A_n)$

donde Θ es el ángulo que forma el radio $R(\Theta)$ con el radio horizontal que pasa por el centro de masas de la figura, R_m es el radio de una circunferencia de superficie equivalente a la de la figura analizada, n es el denominado orden armónico, C_n es la amplitud armónica del armónico de orden n y ϕ_n es su ángulo de fase.

La precisión de la caracterización del contorno estudiado depende del número de coordenadas tomadas para realizar el análisis y del número de armóni-

cos empleados en el ajuste de la serie de Fourier.

Quizás la principal ventaja del análisis de Fourier, respecto a otras metodologías morfométricas, es que permite separar los componentes geométricos globales de la forma analizada, con independencia de su tamaño y sin la necesidad de contar con puntos homólogos, proporcionando una caracterización fiel del contorno analizado. Concretamente, las amplitudes de los armónicos de orden bajo valoran los aspectos globales de la forma analizada, mientras que las amplitudes de los armónicos de orden superior estiman sus aspectos más particulares. Así, la amplitud del segundo armónico se puede considerar que indica la semejanza de la figura con un trébol de dos hojas, lo que constituye una apreciación del alargamiento general del contorno. La amplitud del tercer armónico estima la similaridad del contorno con un trébol de tres hojas, proporcionando una apreciación de su triangularidad. En general, la amplitud del armónico de orden n estima la contribución a la forma del contorno de un trébol de n hojas. La amplitud del primer armónico proporciona una medida del error del ajuste. Por otra parte, los ángulos de fase, divididos por su orden armónico correspondiente, indican en qué lugar de la figura se localiza la influencia de los armónicos.

Aplicación al análisis de la forma de las cámaras, en vista espiral

El contorno de una cámara de foraminífero planctónico, en vista espiral, queda delimitado por cuatro

elementos (Fig. 2): **a**) una parte anterior, la sutura intercameral con la cámara siguiente, **b**) una parte externa, que en las formas carenadas corresponde a la carena cuando la cámara forma parte de la última vuelta de espira, **c**) una parte posterior, la sutura intercameral con la cámara precedente, y **d**) una parte interna, la porción de sutura espiral que la separa de la vuelta de espira anterior.

El análisis de Fourier de contornos cerrados, como ya se ha referido, no permite caracterizar aquellos contornos en que alguno de los radios intersecciona con la periferia más de una vez. Dado que los contornos de las cámaras de los foraminíferos planctónicos tienen a veces tal peculiaridad, se ensayaron una serie de procedimientos destinados a obviar este problema, consistentes en eliminar aquellas partes de la periferia cuya forma depende, al menos en parte, de la morfología de las cámaras anteriores, cerrando el resto del contorno artificialmente, de distintas maneras; además se desarrolló una modalidad de análisis para contornos abiertos. Las cámaras se orientaron en todos los casos analizados de manera equivalente, situando el punto de unión de las suturas intercameral anterior y espiral y el punto de unión de la carena con la sutura intercameral posterior de manera que ambos tuviesen el mismo valor de abscisas. Las modalidades ensayadas fueron las siguientes:

A) En primer lugar, el contorno delimitado por la sutura intercameral anterior y la carena se cerró mediante una línea recta que, dada la citada manera de orientar las cámaras, es una línea paralela al eje de abscisas (Fig. 2A).

B) Para la segunda opción de cierre del contorno se tomaron dos líneas rectas convergentes, una que corta los puntos extremos de la sutura intercameral posterior y otra que pasa por las uniones de la sutura espiral con las suturas intercamerales anterior y posterior (Fig. 2B).

C) Como tercera modalidad de cierre del contorno formado por la sutura intercameral anterior y la carena se utilizó su imagen especular (Fig. 2C). De esta manera, el contorno pasa a ser simétrico respecto al eje horizontal de orientación.

D) La cuarta modalidad sustituye en la opción B la primera de las líneas rectas por la sutura intercameral posterior (Fig. 2D). La forma de la sutura espiral se sigue simplificando con una línea recta debido a que es muy variable, al depender de que en la vuelta de espira precedente haya en esa posición una o dos cámaras.

E) Como quinta modalidad de análisis se adaptaron las ecuaciones de Ehrlich y Weinberg (1970) para permitir el estudio de contornos abiertos, con objeto de poder analizar exclusivamente la forma de la sutura intercameral anterior y la carena (Fig. 2E), sin interferencias.

Tras una serie de pruebas previas, dos de las modalidades de análisis propuestas tuvieron que ser desechadas. Concretamente, la opción D presenta el problema de que ciertas cámaras han de ser excluidas del análisis, pues algunos de los radios interseccionan más de una vez la periferia (Fig. 2F). De

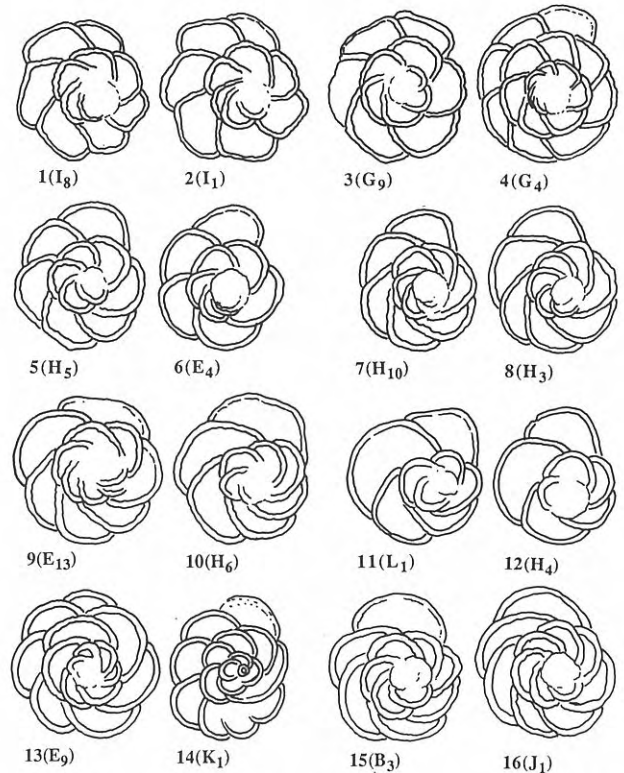


Figura 3. Ejemplares utilizados para someter a prueba las modalidades de cierre; el análisis se efectuó sobre la penúltima cámara en todos los casos.

manera similar, en la opción E no se pueden analizar aquellas cámaras en las que a un mismo valor en el eje de abscisas le correspondan más de uno en ordenadas (Fig. 2G).

Para tratar de decidir cuál de las tres modalidades restantes de análisis es la más adecuada, se tomaron de la bibliografía una serie de contornos de cámaras correspondientes a varias especies de *Globotruncanita*, género que reúne la mayor parte de las morfologías camerales que muestran los foraminíferos planctónicos en vista espiral. En una primera aproximación, y con objeto de simplificar el problema, se seleccionaron 16 de estas cámaras (Fig. 3), organizables en 8 parejas cuyos componentes nos parecieran morfológicamente más próximos entre sí que con cualquiera de los 14 restantes. Acto seguido, se pidió a siete especialistas en distintos grupos taxonómicos (foraminíferos planctónicos, gasterópodos, bivalvos, crustáceos, elasmobranquios y mamíferos) que los agrupasen entre sí por parejas, de acuerdo con sus semejanzas visuales. El resultado fue que todos, sin excepción, propusieron exactamente las mismas asociaciones.

En cada una de las cámaras seleccionadas, y según cada una de las tres modalidades de análisis de los contornos, se estimaron los valores de los coeficientes A y B (ver ecuación 1) y de las amplitudes armónicas (C en la ecuación 2) de los 20 primeros términos de la serie de Fourier. A continuación, las matrices de datos obtenidas para cada modalidad, utilizando como variables las amplitudes armó-

nicas y los coeficientes A y B por separado, se sometieron a: 1) análisis de grupos, según la técnica W.P.G.M.A. (en Sneath y Sokal, 1973) y empleando distintos coeficientes para establecer las similitudes (distancia euclídea de Sokal y correlación de Pearson, ambos con y sin datos tipificados), y 2) análisis de coordenadas principales en modo Q (en Reyment *et al.*, 1984).

La razón de no utilizar como variables los ángulos de fase divididos por el orden armónico correspondiente y de escoger los términos A y B fueron expuestas en Palmqvist *et al.* (1989): por ejemplo, si el segundo armónico está orientado en tres figuras a 1° , 89° y 179° , respectivamente, los dos primeros valores resultan numéricamente más próximos, cuando en realidad el primero y el tercero prácticamente coinciden en lo que respecta a la orientación de este armónico.

Los resultados obtenidos al utilizar los valores de las amplitudes armónicas como variables en los análisis multivariantes fueron, en todos los casos, totalmente incongruentes con las asociaciones de las cámaras por parejas previamente establecidas. Esto indica que las amplitudes armónicas no son suficientes para establecer las semejanzas entre los contornos camerales, pues no se puede prescindir de la información relativa a la orientación de los armónicos, representada por sus ángulos de fase; para obviar el problema, hay que recurrir a utilizar, como variables biométricas, los valores de los coeficientes A y B. Al repetir los análisis multivariantes utilizando estas variables los resultados mejoraron sensiblemente respecto a cuando se emplearon solamente las amplitudes armónicas.

Con objeto de establecer cuál de las modalidades de análisis propuestas resultaba la más adecuada para estimar las similitudes entre los contornos camerales, se procedió a comparar los resultados obtenidos en los diferentes análisis multivariantes con las agrupaciones de las cámaras en parejas según fueron previamente establecidas.

La mayor concordancia entre las asociaciones visuales y las asociaciones biométricas de las cámaras en parejas se logró cuando se empleó la modalidad A de análisis del contorno, consistente en cerrar, mediante una línea recta, los extremos del contorno abierto formado por la sutura intercameral anterior y la periferia externa de la cámara (ver Fig. 2A). Concretamente, en el fenograma correspondiente a la semimatriz de correlaciones entre las cámaras se consiguen reproducir 7 de las 8 parejas visuales definidas previamente (ver Fig. 4A). Las únicas cámaras que no se agrupan correctamente en el fenograma son I_1 e I_8 , cámaras con morfología de tipo *subspinosa* que, en realidad, sólo se asocian visualmente por presentar la típica lobulación posterior, cuando el resto del contorno cameral difiere bastante entre ambas (ver Fig. 3).

Las dos modalidades de análisis restantes brindaron resultados menos satisfactorios a la hora de asociar las cámaras según las parejas previas, pues con cada una sólo se consiguieron reproducir 5 de las mismas. En el caso concreto de la opción B, esto se debe a que a veces las cámaras pertenecientes a

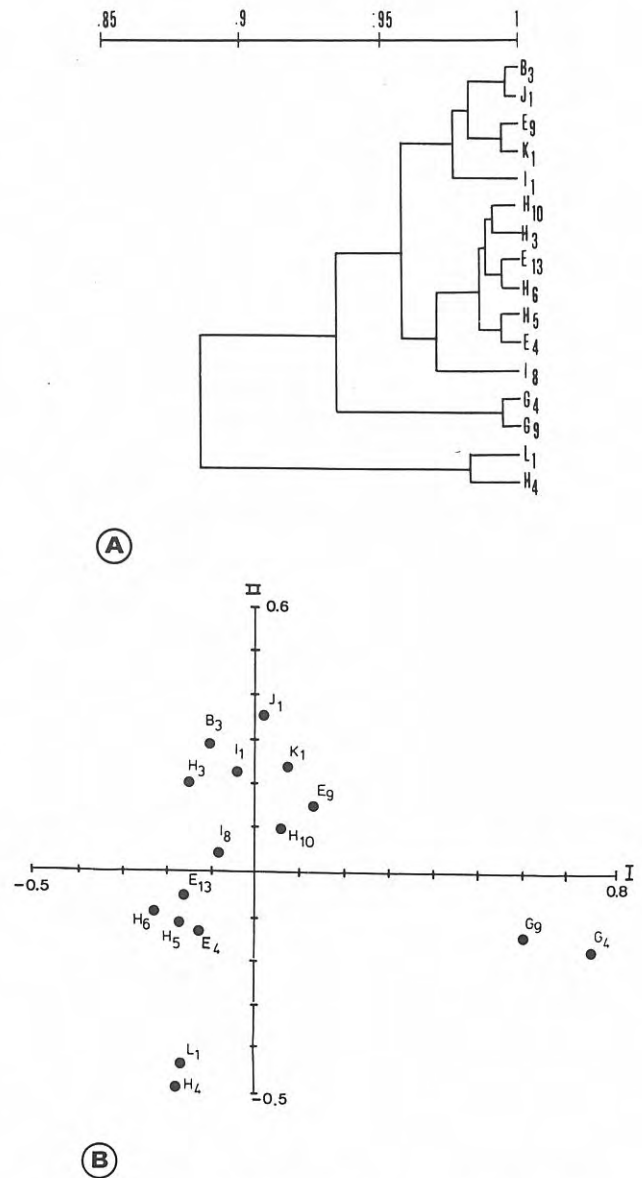


Figura 4. Resultados del análisis de grupos (A) y del análisis en modo Q (B).

parejas visuales diferentes muestran un ángulo muy parecido entre las dos líneas rectas utilizadas para cerrar el contorno. En la modalidad C los fallos en la asociación de las cámaras por parejas se pueden imputar, en buena medida, a que el análisis de Fourier tiende a tener más en cuenta las proporciones generales de los contornos, simétricos en esta opción, que sus morfologías particulares en determinadas regiones. Por el contrario, al establecer las parejas visualmente, los especialistas consultados quizás dieron mayor importancia —al menos para algunas formas— a los caracteres locales que a la forma global de los contornos.

Comparando los resultados obtenidos en los fenogramas con los que suministra el análisis en modo Q, se observó que con esta última metodología de análisis multivariante las asociaciones de las cámaras por parejas son menos similares a las establecidas previamente, pero que los diferentes grupos

de morfologías camerales que se pueden distinguir en el conjunto se separan mejor (ver Fig. 4B) que cuando se utilizan las técnicas secuenciales aglomerativas de agrupación; éstas últimas son, por tanto, más adecuadas que el análisis en modo Q para estimar la similaridad entre cámaras visualmente próximas, mientras que funcionan peor a la hora de establecer las relaciones entre grupos de cámaras de morfología netamente diferente, debido al artefacto que supone promediar y recalcular las similaridades conforme discurre el proceso de agrupación (una discusión más detallada, que se apartaría de los límites impuestos a este trabajo, sobre las ventajas e inconvenientes de las diferentes metodologías de análisis multivariante y su aplicación en biometría, se encuentra en Palmqvist, 1989).

Por último, conviene destacar que las medias de los términos A y B, obtenidos a partir del análisis de un conjunto de contornos camerales, además de caracterizar biométricamente dicho conjunto, también se pueden utilizar para lograr una representación por ordenador de la forma media teórica (visual y biométrica) correspondiente a estos contornos. Combinando esta posibilidad con las ecuaciones que describen el crecimiento en altura de las cámaras y la variación ontogenética de sus ángulos, resulta posible entonces simular, gráficamente, la vista espiral del organismo medio teórico de un conjunto de ejemplares.

POSIBLES APLICACIONES

El análisis de contornos cerrados por medio de series de Fourier, aplicado a la forma de las cámaras en vista espiral, promete resultados que pueden ser interesantes en relación con algunos de los objetivos que enumeramos al principio de esta nota.

A) En función de lo expuesto, parece obvia la posibilidad de aplicarlo a estudios de índole sistemática, utilizando como criterio taxonómico la forma de las cámaras, descrita en términos cuantitativos en lugar de cualitativos. Y, por supuesto, cabe la posibilidad de combinar estos descriptores con los de la forma, global o cameral, en otras vistas o cortes y/o con los parámetros de las ecuaciones del crecimiento de las cámaras. Ciertamente, tal tipo de estudios puede resultar laborioso y no es posible su aplicación a la práctica cotidiana de la determinación, pero su valor puede ser muy alto en casos conflictivos (véase Palmqvist *et al.*, 1989, para un caso de aplicación conjunta de parámetros del crecimiento y análisis de Fourier, pero realizado sobre el contorno axial de toda la concha). Y, en cualquier caso, queremos llamar la atención sobre el hecho de que, con las capacidades de los microordenadores actuales, no hay problemas para realizar el tratamiento de las grandes cantidades de datos que se procesan en estos estudios; la dificultad real radica en conseguir imágenes adecuadas (dibujos o fotografías), pues la obtención de coordenadas en las mismas consume relativamente poco tiempo, utilizando una placa digitalizadora conectada al ordenador u otro método equivalente.

B) Otras posibilidades interesantes derivan del hecho de que las medias de los términos A y B de los distintos armónicos, obtenidos por medio de los análisis de los contornos camerales de un conjunto de formas, se pueden utilizar, además de para caracterizar biométricamente dicho conjunto, para realizar la simulación mediante ordenador de la forma media teórica de las cámaras del conjunto. Combinando tales formas medias con ecuaciones del crecimiento, cuyos parámetros tengan por valores los de las medias correspondientes, resulta posible simular, gráficamente, la vista espiral del organismo medio teórico de un conjunto de ejemplares (morfotipo, población, etc.). Y, con las modificaciones pertinentes, también pueden simularse, por este procedimiento, las otras vistas o secciones de tal organismo teórico.

Una posible aplicación de esta información gráfica (que hasta el momento presente resultaba prácticamente inaccesible, dado el tiempo que consumirían las distintas fases de su realización) es la de complementar la información visual que suministran el holotipo y paratipos de una especie. Para la descripción de especies nuevas, esta metodología morfológica podría ayudar a efectuar una elección más objetiva del holotipo, tomando como tal un ejemplar que resulte próximo, visual y biométricamente, a la forma media obtenida para el conjunto de individuos analizados. De esta manera, el holotipo adoptaría una posición realmente intermedia dentro del espectro morfológico abarcado por la especie. Esta posibilidad se ilustra en la Fig. 5, en la que aparecen

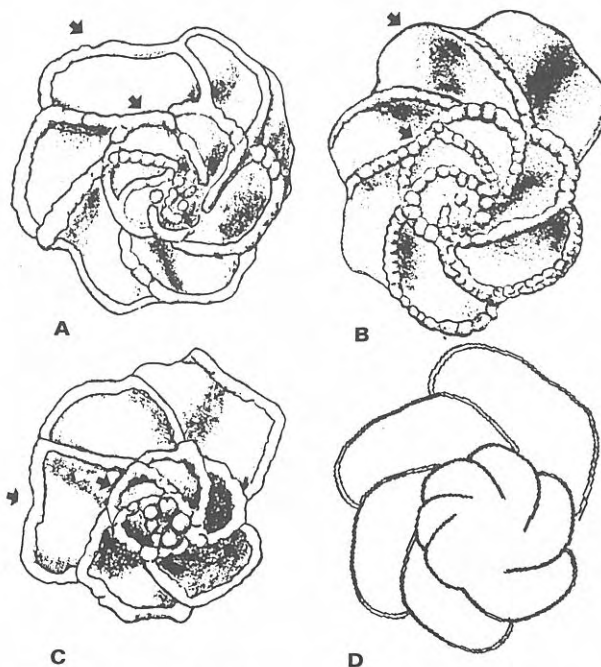


Figura 5. Holotipo (A) y paratipos (B, C) de *Globotruncana subspinoso* (Pessagno). Representación gráfica por ordenador de la forma media correspondiente a estos ejemplares (D). Las flechas indican las cámaras seleccionadas para efectuar el análisis de Fourier.

las figuraciones, en vista espiral, del holotipo y los dos paratipos de *Globotruncanita subspinosa* (Pessagno) (tomados de Pessagno, 1960); junto con la simulación gráfica por ordenador de la forma media correspondiente a los tres ejemplares. Para realizarla, aparte de las medias de los términos A y B de las cámaras que se indican en la figura, se ha utilizado, como $\alpha = f(n)$, la ecuación potencial $\gamma_i^* = \beta_1^* \cdot i^p$, donde β_1^* es el ángulo (recalculado) de la primera cámara analizable en el dibujo, y el ángulo espiral acumulativo de la cámara y P es la pendiente que relaciona los ángulos acumulativos con el número de orden de las cámaras; como $r = f(\alpha)$, se ha utilizado la ecuación exponencial $R_i^* = R_1^* \cdot W^{\varepsilon i/360^\circ}$, en la que R^* es el radio espiral (recalculado) de la cámara, ε el ángulo espiral acumulativo hasta la mitad de la cámara y W la tasa de expansión de la espira.

Otra posible aplicación de las formas medias

teóricas es la de facilitar las comparaciones entre poblaciones, morfotipos o especies de foraminíferos planctónicos, en estudios bioestratigráficos y evolutivos, al quedar plasmadas en ellas las diferencias morfológicas puestas de manifiesto mediante comparación visual o mediante las técnicas de análisis multivariante adecuadas (pues, en determinados casos, estas diferencias pueden no resultar aparentes a la inspección visual de los conjuntos de ejemplares comparados; véase González Donoso *et al.*, 1990, en este mismo número).

C) Por último, se pueden estudiar teóricamente las interrelaciones entre los diferentes parámetros de las ecuaciones del crecimiento y la forma de las cámaras, visualizando el efecto que produce cambiar el valor de unos u otros sobre la morfología de la concha, mediante su simulación por ordenador. A modo de ejemplo, en la Fig. 6A se muestra un ejemplar de *Globotruncanita stuartiformis* (Dalbiez)

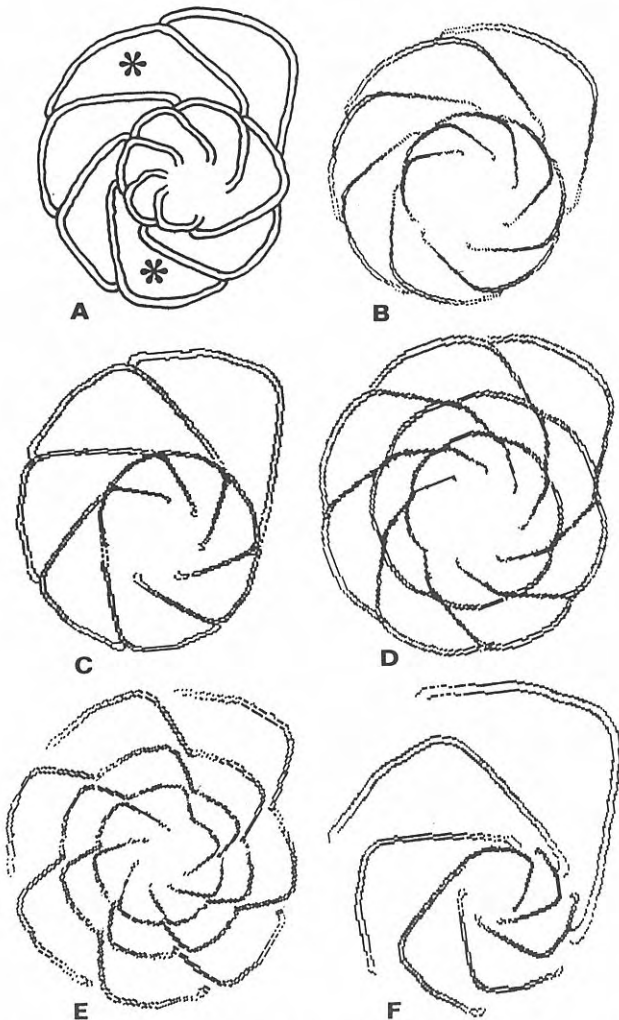


Figura 6. Ejemplar de *Globotruncanita stuartiformis* (Dalbiez) (A), dos simulaciones por ordenador del mismo (B, C) y otras tres simulaciones (D, E, F), obtenidas variando el valor del parámetro W (explicación en el texto). Los asteriscos indican las cámaras seleccionadas para efectuar el análisis de Fourier.

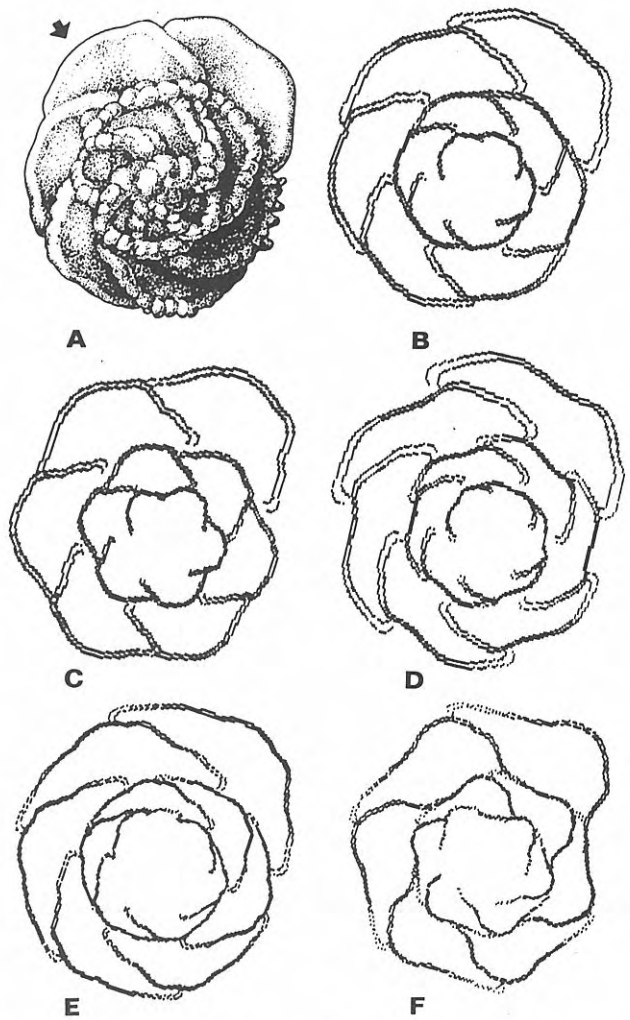


Figura 7. Holotipo (A) de *Globotruncanita atlantica* Caron, su simulación por ordenador (B) y otras simulaciones (C, D, E, F), obtenidas variando únicamente el valor de los términos A y B del segundo y tercer armónico. La flecha indica la cámara seleccionada para efectuar el análisis de Fourier (explicación en el texto).

(tomado de Linares, 1977), dos simulaciones diferentes de este ejemplar (Figs. 6B, C), obtenidas con el ordenador a partir de los valores ajustados para los parámetros de las ecuaciones del crecimiento (las mismas que en el epígrafe anterior) y la forma de dos cámaras de la última vuelta (indicadas con asterisco en la Fig. 6A; n-1 para 6B y n-4 para 6C), y otras tres simulaciones, obtenidas a partir de las anteriores variando el valor de la tasa de expansión en altura del radio espiral (W). Obviamente, al modificar el valor de W cambian las dimensiones de los radios espirales de las cámaras, lo que supone un cambio en la forma de las mismas (como ocurre en los casos representados) si no se realiza una modificación correlativa del ángulo espiral de las cámaras. Como puede observarse en la Fig. 6F (procedente de la transformación de la Fig. 6C), en la que W (4,5) es mayor que en el original (2,275), si se prolongase la carena hasta cerrarla, la cámara inicialmente triangular tendería a una configuración próxima a la de una *G. subspinoso* (Pessagno), mientras que al disminuir W a 1,5 (Figs. 6D, E) y eliminar las partes de sutura que se superponen a cámaras precedentes, la cámara tiende a una configuración próxima a la de una *Globotruncanita elevata* (Brotzen), en el caso de la Fig. 6D (procedente de la transformación de la Fig. 6B), o próxima a la de una *Globotruncanita stuarti* (de Lapparent), en el caso de la Fig. 6E (procedente de la transformación de la Fig. 6C); hay que notar que en las Figs. 6E y 6F, para acentuar el efecto, se ha girado un poco la cámara. En la Fig. 7 se ha representado el holotipo de *Globotruncanita atlantica* Caron (tomado de Caron, 1972), su correspondiente simulación por ordenador y otras simulaciones, obtenidas variando únicamente el valor de los términos A y B de distintos armónicos (C: 2° y 3°, x0,5; D: 2° y 3°, x1,5; E: 3°, x2; F: 2°, x0,5 y 3°, x2).

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los Profesores Doctores García Raso, Hergueta, Linares, Muñoz Chápuli, Salas, Sanz y Serrano, de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Málaga, la ayuda prestada en la asociación visual de las cámaras en parejas.

BIBLIOGRAFÍA

- Arnold, A.J. 1983. Phyletic evolution in the *Globorotalia crassaformis* (Galloway and Wisler) lineage: a preliminary report. *Paleobiology*, **9**, 390-397.
- Barr, F.T. 1972. Cretaceous biostratigraphy and planktonic foraminifera of Lybia. *Micropaleontology*, **18**, 1-46.
- Belyea, P.R. and Thunell, R.C. 1984. Fourier shape analysis and planktonic foraminiferal evolution: the *Neoglobobadrina-Pulleniatina* lineages. *Journal of Paleontology*, **58**, 1026-1040.
- Bookstein, F.L., Strauss, R.E., Humphries, J.M., Chernoff, B., Elder, R.L. and Smith, G.R. 1982. A comment upon the uses of Fourier methods in Systematics. *Systematic Zoology*, **31**, 85-92.
- Caron, M. 1972. Planktonic foraminifera from the Upper Cretaceous of Site 98, Leg. II. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, **11**, 551-559.
- Dalbiez, F. 1955. The genus *Globotruncana* in Tunisia. *Micropaleontology*, **1**, 161-171.
- Douglas, R.G. 1970. Planktonic foraminifera described from Upper Cretaceous of California. *Contributions Cushman Foundation Foraminiferal Research*, **21**, 18-28.
- Ehrlich, R. and Weinberg, B. 1970. An exact method for characterization of grain shape. *Journal of Sedimentary Petrology*, **40**, 205-212.
- Ehrlich, R., Pharr, B. and Healy-Williams, N. 1983. Comments on the validity of Fourier descriptors in Systematics: a reply to Bookstein *et al.* *Systematic Zoology*, **32**, 202-206.
- Gandolfi, R. 1955. The genus *Globotruncana* in northeastern Columbia. *Bulletin of American Paleontologist*, **36**, 1-118.
- Healy-Williams, N. and Williams, D.F. 1981. Fourier analysis of test shape of planktonic foraminifera. *Nature*, **289**, 485-487.
- Healy-Williams, N. 1983. Fourier shape analysis of *Globorotalia truncatulinoides* from Late Quaternary sediments in the Southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, **8**, 1-15.
- Healy-Williams, N., Ehrlich, R. and Williams, D.F. 1985. Morphometric and stable isotopic evidence for subpopulations of *Globorotalia truncatulinoides*. *Journal of Foraminiferal Research*, **15**, 242-253.
- Klasz, I. de 1953. Einige neue oder wenig bekannte Foraminiferen aus der helvetischen Oberkreide der bayerischen Alpen südlich Traunstein (Oberbayern). *Geologica Bavarica*, **17**, 233-244.
- Kennet, J. P. 1976. Phenotypic variation in some Recent and Late Cenozoic planktonic foraminifera. In: *Foraminifera* (R. H. Hedley and C. G. Adams, Eds.), Vol. 2, Academic Press, London, 111-170.
- Kuhry, B. 1970. Some observations on the type material of *Globotruncana elevata* (Brotzen) and *Globotruncana concavata* (Brotzen). *Revista Española de Micropaleontología*, **2**, 291-304.
- Linares, D. 1977. *Foraminíferos planctónicos del Cretácico superior de las Cordilleras Béticas (Sector Central)*. Tesis Doctoral, Publicaciones del Departamento de Geología de la Universidad de Málaga, 410 pp.
- Lohmann, G.P. 1983. Eigenshape analysis of microfossils: a general morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology*, **15**, 659-672.
- Lohmann, G.P. and Malmgren, B.A. 1983. Equatorward migration of *Globorotalia truncatulinoides* ecophenotypes through the Late Pleistocene: Gradual evolution or ocean change? *Paleobiology*, **9**, 414-421.
- Malmgren, B.A., Berggren, W.A. and Lohman, G.P. 1983. Evidence for punctuated gradualism in the Late Neogene *Globorotalia tumida* lineage of planktonic foraminifera. *Paleobiology*, **9**, 377-389.
- Palmqvist, P. 1989. *Análisis del crecimiento y la forma de los foraminíferos planctónicos, con fines biométricos*. Tesis Doctoral, Universidad de Málaga (Inédita), 296 pp.
- Palmqvist, P., González Donoso, J.M. y Serrano, F. 1989. Diferenciabilidad de turborotálidos del Serravallense y del Messinense mediante análisis multivariante. *Revista Española de Paleontología*, **4**, 53-66.
- Pessagno, E.A. 1960. Stratigraphy and micropaleontology of the Cretaceous and Lower Tertiary of Puerto Rico. *Micropaleontology*, **6**, 87-110.

- Pessagno, E.A. 1967. Upper Cretaceous planktonic foraminifera from the western Gulf Coastal Plain. *Paleontographica Americana*, 5, 245-445.
- Pharr, R.B. and Williams, D.F. 1987. Shape changes in *Globorotalia truncatulinoides* as a function of ontogeny and paleobiogeography in the Southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, 12, 343-356.
- Reyment, R.A., Blackith, R.E. and Campbell, N.A. 1984. *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, London, 233 pp.
- Robaszynski, F., Caron, M., González Donoso, J.M. and Wonders, A.A.H. (Eds.) and the European Working Group on Planktonic Foraminifers. 1984. Atlas of Late Cretaceous Globotruncanids. *Revue de Micropaléontologie*, 26, 305 pp.
- Robbins, L. 1988. Environmental significance of morphologic variability in open-ocean versus ocean-margin assemblages of *Orbulina universa*. *Journal of Foraminiferal Research*, 18, 326-333.
- Scott, G.H. 1974. Biometry of the foraminiferal shell. En: *Foraminifera* (R. H. Hedley and C. G. Adams, Eds.), Vol. 1, Academic Press, London, 55-152.
- Scott, G.H. 1980. The value of outline processing in the biometry and systematics of fossils. *Palaeontology*, 23, 757-768.
- Smith, Ch.C. and Pessagno, E.A. 1973. Planktonic foraminifera and stratigraphy of the Corsicana Formation (Maastichtian) North-Central Texas. *Cushman Foundation Foraminiferal Research, Special Publication n.º 12*, 1-68.
- Sneath, P.H.A. and Sokal, R.R. 1973. *Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 573 pp.
- Zahn, Ch.T. and Roskies, R.Z. 1972. Fourier descriptors for planed closed curves. *IEEE transactions on computers*, 21, 269-281.

Manuscrito recibido: 19 de diciembre, 1989
Manuscrito aceptado: 1 de marzo, 1990

ANEXO

(Procedencia de las ilustraciones utilizadas en la Fig. 3)

- 1 (I₈): *Globotruncanita subspinoso* (Pessagno), en Robaszynski *et al.*, 1984, Pl. 34, Fig. 2.
- 2 (I₁): *Globotruncanita subspinoso* (Pessagno), en Robaszynski *et al.*, 1984, Pl. 33, Fig. 1.
- 3 (G₉): *Globotruncana stuarti* (de Lapparent), en Pessagno, 1967, Pl. 81, Fig. 4.
- 4 (G₄): *Globotruncanita stuarti* (de Lapparent), en Robaszynski *et al.*, 1984, Pl. 31, Fig. 3.
- 5 (H₅): *Globotruncana stuartiformis* Dalbiez, en Pessagno, 1967, Pl. 92, Figs. 1-2.
- 6 (E₄): *Globotruncana elevata* (Brotzen), en Smith y Pessagno, 1973, Pl. 19, Figs. 1-3.
- 7 (H₁₀): *Globotruncana elevata stuartiformis*, *n. sp.*, en Dalbiez, 1955, Fig. Texto 10 (holotipo).
- 8 (H₃): *Globotruncanita stuartiformis* (Dalbiez), en Robaszynski *et al.*, 1984, Pl. 32, Fig. 4.
- 9 (E₁₃): *Globotruncana elevata* (Brotzen), en Kuhri, 1970, Pl. 1, Figs. 4-6 (topotipo).
- 10 (H₆): *Globotruncana stuartiformis* (Dalbiez), en Barr, 1972, Pl. 6, Fig. 4.
- 11 (L₁): *Globotruncana staurti parva*, *n. sp.*, en Gandolfi, 1955, Pl. 5, Fig. 7 (holotipo).
- 12 (H₄): *Globotruncana stuartiformis* (Dalbiez), en Smith y Pessagno, 1973, Pl. 19, Figs. 10-11.
- 13 (E₉): *Globotruncana elevata elevata* (Brotzen), en Dalbiez, 1955, Fig. Texto 9.
- 14 (K₁): *Globotruncana andori*, *n. sp.*, en de Klasz, 1953, Pl. 6, Fig. 1 (holotipo).
- 15 (B₃): *Globotruncana atlantica*, *n. sp.*, en Caron, 1972, Fig. Texto 2 (paratipo).
- 16 (J₁): *Globotruncana putahensis* Takayanagi y Douglas, en Douglas, 1970, Pl. 5, Fig. 1.