

ALGUNOS ASPECTOS DE LA VARIABILIDAD DE LOS OOGONIOS EN POBLACIONES ACTUALES DEL GENERO *CHARA* (CHAROPHYCEAE). APLICACION PALEONTOLOGICA

J. Pedrola (*) y J. D. Acuña (*)

RESUMEN

Se hace una revisión crítica de algunos criterios taxonómicos de uso habitual en paleontología de carofitas. Sus resultados, basados en cuatro poblaciones actuales (*Chara aculeolata*, *Chara* aff. *baltica*, *Chara delicatula* y *Chara globularis*), permiten hacer algunas serias objeciones a estos criterios. Dichos resultados se relacionan con tres aspectos principales: el significado de las magnitudes absolutas del girogonito, el comportamiento de su variación conjunta y la variabilidad morfológica durante el proceso de calcificación. De modo general y para cada una de las cuatro poblaciones, se observa una falta de influencia de la posición del girogonito en el filoide sobre sus dimensiones, cosa que no ocurre cuando se considera el verticilo como fuente de variación. Estas diferencias biométricas que son equivalentes a algunas de las que han sido utilizadas para diferenciar especies fósiles, no son debidas a un proceso de calcificación progresivo o heterogéneo en la secuencia de verticilos de la planta. Se exponen diferentes argumentos en contra del uso indiscriminado de cocientes entre magnitudes absolutas (p. e. el índice de isopolaridad) como descriptores de interés sistemático. Asimismo se hacen objeciones al uso como criterios taxonómicos de la forma de las células espirales calcificadas, la prominencia del poro basal y algunos aspectos de la forma del ápice; todo ello resulta variable en el seno de una misma población e incluso dentro de una misma planta cuando existen diferencias en el grado de calcificación de los girogonitos.

Palabras clave: Carofitas actuales y fósiles, Taxonomía, Biometría, Variabilidad del girogonito.

ABSTRACT

A critical revision of some useful taxonomic criteria in paleontology of Charophytes is carried out. The results are based in four modern populations (*Chara aculeolata*, *Chara* aff. *baltica*, *Chara delicatula* y *Chara globularis*) and they permit to make some serious objections to these criteria. The results are related with three principal aspects: the meaning of the absolute magnitudes of the girogonite, the behaviour of his joint variation and the morphological variability during the calcification process. In general, and for each one of the four populations, an absence of influence of the position of the girogonite over their measurements is observed. This doesn't happens when the verticil is considered as source of variation. These biometrical differences which are equivalent to some of those that has been used to distinguish fossil species, are not due to a process of progressive or heterogenous calcification in the secuencia of verticils of the plant. Several arguments against the indiscriminate use of cocients between absolute magnitudes (e.g. the polarity index) as detectors of systematic interest are showed. In the same way, some remarks to the use of the morphology of the spiral calcificated cells, the prominence of the basal pore and some aspects of the apex shape, as taxonomic criteria are made. All this are variable within the same plant when there are differences in the calcification degree of the girogonites.

Key words: Recent and fossil Charophytes, Taxonomy, Biometry, Girogonite variability.

Introducción

El trabajo que ha dado origen a este artículo ha pretendido el estudio de ciertos aspectos de la variabilidad biométrica de los oogonios de algunas poblacio-

nes de carofitas actuales. Con este estudio se pretende, a su vez, apoyar un juicio crítico sobre algunos procedimientos usados para la diferenciación de especies fósiles de este grupo. La elección del tema, al igual que la decisión de abordarlo con ayuda de datos

(*) Departamento de Geología. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad de Valencia. 46071 Valencia.

neontológicos, tiene que ver con las circunstancias que a continuación exponemos.

En Paleontología es frecuente que, a consecuencia de las limitaciones del registro fósil, las especies antiguas de un grupo taxonómico no sean diferenciadas mediante los mismos criterios que sus emparentadas actuales. Aunque es cierto que al amparo de las mencionadas limitaciones han trascendido a la bibliografía tratamientos sistemáticos poco defendibles en el marco de una Paleontología bien comprendida, no es menos cierto que esta dualidad de criterios tiene que ser aceptada en la mayoría de los casos. Esta aceptación no impedirá, sin embargo, efectuar una valoración de los caracteres seleccionados en los fósiles, único modo de estimar la naturaleza de la clasificación que originan y, a veces, alcanzar otras alternativas que ofrezcan resultados más naturales. Indudablemente, el trasplante de los métodos paleontológicos al estudio de las especies actuales ofrece un muy eficaz medio de conseguir esta valoración.

El grupo de las carofitas ilustra ampliamente esta problemática. La discrepancia entre paleontólogos y neontólogos a la hora de elegir caracteres de utilidad sistemática es muy clara: mientras los neontólogos basan su sistemática en caracteres morfológicos de toda la planta, menospreciando la morfología del oogonio, los paleontólogos atienden únicamente a la forma de este órgano (girogonito, en la bibliografía correspondiente) e ignoran las partes vegetativas, poco preservables por su fragilidad y afectadas por otros problemas de tipo bioestratigráfico.

A nuestro modo de ver, el interés del tema abordado viene dado por la coincidencia de la problemática apuntada con otra circunstancia relacionada con la diversidad reconocida para el grupo en el pasado geológico y en la actualidad. Hoy en día las carofitas suelen dar lugar a vegetaciones monoespecíficas a causa de su naturaleza clonal o a asociaciones muy limitadas (Prosper, 1910; Corillón, 1957; Comelles, 1981, 1984a, 1984b); por el contrario, en la bibliografía paleontológica son frecuentes las referencias a un importante número de especies y géneros en un mismo nivel sedimentario o formación (Castel, 1967; Gutiérrez y Robles, 1976; Grambast y Gutiérrez, 1977; Soulié-Marsché, 1979; Karczewska y Ziembinska-Tworzydło, 1981). Hemos de admitir que el hecho no representa argumentación alguna en favor de la necesidad de una revisión de criterios sistemáticos, pero también que resulta muy sugerente. Probablemente, la idea de encontrar en el origen de la discrepancia descrita una cierta dosis de tipologismo y una limitada interpretación de la variabilidad intrapoblacional ha participado de modo importante en la elección del tema desarrollado.

Material y métodos

El material estudiado corresponde a cuatro poblaciones del género *Chara* (*Chara aculeolata*, *Chara* aff. *baltica*, *Chara delicatula* y *Chara globularis*) muestreadas en otras tantas localidades situadas dentro de los límites administrativos de la provincia de Valencia (Ullal del Piñón en Cullera, Barranco del Saludo en Llanera de Ranes, Laguna de Els Terrers en Alcedia de Crespins y charcas del Clot dels Morets en Liria, respectivamente). El conjunto de estaciones incluye ambientes de aguas dulces temporales (Alcedia de Crespins), dulces permanentes (Liria), salobres temporales (Llanera de Ranes) y salobres permanentes (Cullera).

El muestreo de las poblaciones, desarrollado durante los meses de julio y agosto de 1983, se ajustó a un esquema aleatorio simple bidimensional sobre sus coberturas (Krumbein y Graybill, 1965). Esta técnica parece la más adecuada, dado que no se supone la existencia de ningún tipo de heterogeneidad controlada, tal como gradientes o áreas de variabilidad discreta. La elección de las posiciones a muestrear se realizó mediante pares de números aleatorios que representaban coordenadas en el plano cartesiano constituido por todas las cuadrículas de 25×25 cm.² superponibles a las manchas de vegetación. Del conjunto de todas las plantas existentes en cada cuadrícula elegida se seleccionó una al azar, procurando asegurar su unicidad (es decir, que no fueran talos secundarios o poliembrionías) mediante la observación de sus rizoides. En cada localidad se obtuvo también un conjunto de muestras destinado al examen de elementos depositados.

Una vez en el laboratorio, se procedió a la separación de todos los oogonios de cada planta, precisando su situación en una clasificación que contemplaba como fuentes de variación: el taxon, el verticilo, el filoide y la posición en dicho filoide. El resultado final de esta fase de preparación fue un conjunto de 624 girogonitos ordenados en portaobjetos especiales, dispuestos para ser estudiados. Dichos girogonitos pertenecían a tres plantas de *Chara aculeolata*, una de *Chara* aff. *baltica*, dos de *Chara delicatula* y dos de *Chara globularis* y representaban sólo una parte del material recogido.

La fase más importante en el estudio de este material biológico consistió en su medida. Los parámetros valorados en cada girogonito mediante un micrómetro ocular, cuyas divisiones equivalían a 18.3 micras, fueron seis que podrían definirse del siguiente modo:

Longitud (L): Distancia entre los polos apical y basal del girogonito. Anchura (W): Diámetro de la sección circular mayor perpendicular a la longitud, observada desde el polo basal y que pasa por unos de los ángulos del pentágono que constituye el poro basal y por el centro del lado opuesto. Tamaño de la espira (TE): Distancia entre las suturas intercelulares de una célula a su paso por la posición ecuatorial. Tamaño del poro basal (TP): Longitud de un lado del pentágono basal. Número de espiras (N): Número de células que se observa lateralmente. Anchura de la oospora (WO): Parámetro equivalente a la anchura, pero medido sobre la oospora. Su situación se conseguiría de la misma forma que en el girogonito pero, en este caso, a partir de las impresiones del poro basal sobre la pared de la oospora.

Frente a las cinco primeras medidas, que podrían obtenerse mediante la observación microscópica de los oogonios completos, la anchura de la oospora, por tratarse de una estructura interna, necesitó de una preparación previa particular. Cada uno de los oogonios, objeto de la primera fase de medida, era ahora sometido a un tratamiento con ácido clorhídrico diluido al 10%, que eliminaba el carbonato cálcico del interior de las células espirales y permitía, tras una fijación en alcohol abso-

luto y una minuciosa separación de los restos de las células espirales, dejar al descubierto la oospora.

En torno a las variables descritas aparece un problema que conviene apuntar. Se relaciona con la estandarización de las medidas. Es obvio que tal como han sido definidos algunos parámetros como la anchura del girogonito o el tamaño del poro basal, sólo pueden originar medidas homologables si se posee la certeza de que las secciones transversales del oogonio presentan simetría radial y de que el pentágono que forma el poro basal es regular. Dado que este hecho no puede darse por válido de antemano, se creyó conveniente proceder a algunas verificaciones al respecto. Para ello se sometieron a análisis de la varianza los cinco diámetros y las longitudes de los cinco lados del pentágono basal obtenidos en una prueba preliminar de medida (tabla 1). Situándonos aún en el peor de los casos, es decir, agrupando en una misma posición los valores más altos de cada serie de medidas, los resultados apoyaron la simetría radial del oogonio, pero no la regularidad del poro basal; dada esta última circunstancia, se consideró conveniente una redefinición de este último parámetro como «longitud del lado mayor del pentágono basal».

Como otro paso importante en el estudio del material biológico cabe mencionar la observación al microscopio electrónico de barrido de algunos girogonitos de plantas vivas y del sedimento, lo que permitiría poner de manifiesto algunos fenómenos que más adelante serán descritos y que se relacionarán, sobre todo, con el proceso de calcificación.

Tabla 1.—Resultados del análisis de la varianza encaminado a probar la simetría de la sección del girogonito y la regularidad de su poro basal. La prueba no se ha realizado para el poro basal de *Chara delicatula* y *Chara aff. baltica* por mostrar una clara desviación respecto a la hipótesis

	Anchura			Longitud poro basal		
	n	g. l.	F	n	g. l.	F
<i>Chara aculeolata</i> ..	60	4,295	2.27	60	4,295	25.03
<i>Chara aff. baltica</i> ..	60	4,295	1.66	—	—	—
<i>Chara globularis</i> ...	60	4,295	2.24	20	4,95	3.23
<i>Chara delicatula</i> ...	60	4,295	1.57	—	—	—

Resultados

En esta exposición de resultados distinguiremos tres partes. En la primera, se presentan los relativos al significado de las magnitudes absolutas del girogonito; en la segunda, se aborda el estudio de la forma mediante un planteamiento algo más amplio que contempla la variación conjunta de los parámetros que definen la esfericidad del oogonio (longitud y anchura); finalmente, en la tercera, se revisan los resultados de una primera observación del proceso de calcificación cortical del girogonito, aspecto que constituye el objeto de un trabajo en realización.

Sobre el significado de las dimensiones absolutas

Aunque no puede considerarse frecuente que la distribución de tamaños de una estructura biológica sea

considerada, sin ninguna limitación, como un carácter taxonómico relevante, el hecho se produce y el caso de las carofitas fósiles constituye un claro ejemplo (Grambast y Gutiérrez, 1977; Karczewska y Ziembinska-Tworzydło, 1981). Probablemente hay dos causas principales para este hecho. La primera parece ser la confianza en que el girogonito calcificado (generalmente el único preservable), por tratarse de una estructura cuya biomineralización acontece al final de un proceso de crecimiento previo, no presente una ontogenia registrable. La segunda tal vez tenga que ver con la escasez de elementos descriptivos que pueden definirse sobre esta estructura. Sin embargo, quizás estos planteamientos fallen en varios puntos; por una parte parecen olvidar que el proceso de calcificación, registrable en su mayor parte, puede manifestarse en las dimensiones absolutas (Tongiorgi, 1956); por otra, no tienen en cuenta que los factores del medio físico puedan tener una repercusión sobre la morfología y, en consecuencia, sobre sus magnitudes (Griffin, 1963); finalmente, ignoran el hecho de que, asociada a la posición del oogonio en la planta (p.e. en uno u otro verticilo o posición del filoide), pueda existir una variabilidad que repercuta sobre las distribuciones de tamaños, lo que pretendemos probar.

Los resultados obtenidos por nosotros parecen confirmar algunas de estas suposiciones. Los primeros proceden de un análisis multivariante de la varianza, en el que se ha considerado, en cada taxón, el comportamiento de las variables morfológicas frente a dos de las fuentes de variación contempladas en la clasificación de los girogonitos: verticilo y posición en el filoide. Los resultados que muestra la tabla 2 resultan muy indicativos y permiten esbozar ya algunas interpretaciones. La primera de ellas puede ser la falta de influencia de la posición del girogonito en el filoide sobre sus dimensiones. La igualdad de tamaños en los girogonitos de un mismo verticilo puede ser aceptada, sin excepción, para todos los táxones y para una gran parte de las variables manejadas. Otro comportamiento que parece quedar claro a la vista de estos resultados es el efecto del verticilo. En este primer proceso, el verticilo aparece como una fuente de variación efectiva para un elevado número de variables en cada uno de los cuatro táxones.

Llegados a este punto y teniendo en cuenta la regularidad con que parece presentarse el efecto del verticilo sobre las medidas procesadas, parece conveniente profundizar algo más en este fenómeno. Para ello, nos ha parecido conveniente estudiar el efecto que pudiera deberse a las repeticiones en la toma de datos, es decir, estudiar por separado las distintas plantas que constituyen las repeticiones muestrales en cada población.

La tabla 3 muestra los resultados de la repetición del manova en las nuevas circunstancias. En este análisis se ha prescindido de la variable posición en el

Tabla 2.—Resultados del primer manova (considerando como fuentes de variación la posición y el verticilo). Las distribuciones cumplen la hipótesis de homocedasticidad, pero alguna de ellas no se ajusta a la normalidad. En el proceso no se han considerado los girogonitos que carecían de alguna medida

	<i>Chara aculeolata</i>			<i>Chara aff. baltica</i>			<i>Chara globularis</i>			<i>Chara delicatula</i>		
	g. l.	F	p	g. l.	F	p	g. l.	F	p	g. l.	F	p
Gran media												
Todas las variables	5,125	60892.81	0.00	5,32	24615.46	0.00	5, 85	54253.83	0.00	5,109	38799.01	0.00
L	1,129		0.00	1,36	33304.48	0.00	1, 89	67334.35	0.00	1,113	41556.21	0.00
W	1,129		0.00	1,36	29572.60	0.00	1, 89	57352.53	0.00	1,113	39505.46	0.00
TE	1,129	11439.15	0.00	1,36	11079.80	0.00	1, 89	4533.71	0.00	1,113	56290.53	0.00
N	1,129	59836.46	0.00	1,36	10063.32	0.00	1, 89	42018.55	0.00	1,113	90220.78	0.00
WO	1,129		0.00	1,136	44193.01	0.00	1, 89	99317.29	0.00	1,113	36243.57	0.00
Verticilo												
Todas las variables	5,125	6.16	0.00	5,32	11.19	0.00	10,170	8.63	0.00	20,362	2.62	0.00
L	1,129	0.71	0.40	1,36	4.84	0.34	2, 89	13.41	0.00	4,113	5.17	0.00
W	1,129	21.33	0.00	1,36	25.92	0.00	2, 89	12.29	0.00	4,113	6.52	0.00
TE	1,129	6.93	0.01	1,36	1.34	0.26	2, 89	8.16	0.00	4,113	0.91	0.46
N	1,129	1.90	0.17	1,36	6.48	0.02	2, 89	3.08	0.05	4,113	2.03	0.09
WO	1,129	18.61	0.00	1,36	33.32	0.00	2, 89	1.30	0.28	4,113	8.23	0.00
Posición												
Todas las variables	10,250	0.82	0.61	10,64	0.73	0.70	10,170	1.31	0.23	10,218	0.60	0.81
L	2,129	0.24	0.79	2,36	1.03	0.37	2, 89	1.82	0.17	2,113	0.59	0.56
W	2,129	1.45	0.24	2,36	0.18	0.84	2, 89	3.15	0.48	2,113	0.48	0.62
TE	2,129	0.90	0.41	2,36	0.90	0.42	2, 89	1.52	0.22	2,113	0.15	0.86
N	2,129	0.41	0.67	2,36	2.36	0.11	2, 89	0.21	0.81	2,113	0.83	0.44
WO	2,129	0.30	0.74	2,36	0.15	0.86	2, 89	1.09	0.34	2,113	0.44	0.65
Interacción												
Todas las variables	10,250	0.82	0.61	10,64	0.48	0.90	20,283	0.95	0.53	40,478	0.70	0.92
L	2,129	0.27	0.77	2,36	1.34	0.27	4, 89	1.54	0.20	8,113	0.59	0.79
W	2,129	0.97	0.38	2,36	0.09	0.91	4, 89	0.61	0.65	8,113	0.80	0.61
TE	2,129	0.25	0.78	2,36	0.90	0.42	4, 89	1.08	0.37	8,113	0.18	0.99
N	2,129	2.75	0.07	2,36	0.80	0.46	4, 89	0.55	0.70	8,113	0.62	0.76
WO	2,129	0.55	0.58	2,36	0.43	0.56	4, 89	0.64	0.64	8,113	0.75	0.65

filoidé por haberse descartado su efecto a nivel global. No se ha considerado en este caso a *Chara aff. baltica* por no poseer repeticiones. Los resultados son muy uniformes: en todos los táxones existen diferencias entre las repeticiones muestrales. Dicho de otro modo, las dimensiones de los girogonitos varían con los verticilos en una misma planta, pero estas variaciones no siguen tendencias iguales en las distintas plantas de una misma población.

Para intentar intuir tendencias generales en el cambio de las dimensiones se ha confeccionado una tabla de valores medios para las variables anchura del girogonito y anchura de la oospora a nivel de cada uno de los verticilos de cada una de las plantas (tabla 4). Las diferencias que se observan a lo largo de las series de verticilos, por afectar, tanto a las variables que reflejan el tamaño total como a la variable que dimensiona la oospora, no parecen debidas a un efecto de calcificación progresiva o heterogénea en la

secuencia de verticilos. A este respecto sirve de apoyo un tercer grupo de promedios que cuantifica en cierto modo esta calcificación (diferencia entre la anchura total del girogonito y de su oospora) y que deja fuera de toda duda la ausencia de una secuencia gradual de esta medida en función de la edad de los verticilos.

A título de hipótesis a contrastar en el futuro, podría hacerse una primera interpretación general de los fenómenos observados que contemplaría las diferencias entre verticilos como el efecto de moldeo durante la construcción de sus elementos por parte del medio físico. Tal presupuesto no es gratuito. La observación del material biológico depositado en el sedimento de la mayor parte de las estaciones estudiadas ha permitido distinguir un rango de oscilación de tamaños de girogonitos muy superior al detectado por los manovas, lo que puede interpretarse como el efecto de las mayores diferencias ambientales a nivel anual o polianual que a nivel del corto espacio de

Tabla 3.—Resultados del segundo manova (considerando como fuentes de variación el verticilo y la muestra). Las condiciones de aplicación del análisis son las mismas que en el primer manova

	<i>Chara aculeolata</i>			<i>Chara globularis</i>			<i>Chara delicatula</i>		
	g. l.	F	p	g. l.	F	p	g. l.	F	p
Gran media									
Todas las variables	6,124	82815.19	0.00	6,61	38808.21	0.00	6,104	47034.65	0.00
L	1,129		0.00	1,66	57085.99	0.00	1,109	76034.65	0.00
W	1,129		0.00	1,66	45572.58	0.00	1,109	57606.41	0.00
TE	1,129	14824.91	0.00	1,66	4282.88	0.00	1,109	66253.64	0.00
TP	1,129	12620.96	0.00	1,66	3470.61	0.00	1,109	29118.59	0.00
N	1,129	76949.85	0.00	1,66	51951.93	0.00	1,109	98449.34	0.00
WO	1,129		0.00	1,66	90123.11	0.00	1,109		0.00
Verticilo									
Todas las variables	6,124	9.00	0.00	12,12	4.61	0.00	24,364	4.80	0.00
L	1,129	2.45	0.12	2,66	9.23	0.00	4,109	7.16	0.00
W	1,129	33.44	0.00	2,66	6.30	0.00	4,109	7.28	0.00
TE	1,129	8.34	0.00	2,66	7.65	0.00	4,109	2.02	0.97
TP	1,129	0.81	0.37	2,66	2.84	0.07	4,109	2.01	0.99
N	1,129	4.46	0.04	2,66	3.06	0.05	4,109	2.01	0.99
WO	1,129	30.68	0.00	2,66	1.29	0.28	4,109	18.38	0.00
Muestra									
Todas las variables	12,248	17.73	0.00	6,61	11.28	0.00	6,104	44.46	0.00
L	2,129	63.93	0.00	1,66	6.80	0.01	1,109	57.97	0.00
W	2,129	6.33	0.00	1,66	4.23	0.04	1,109	23.38	0.00
TE	2,129	11.80	0.00	1,66	5.13	0.03	1,109	2.02	0.16
TP	2,129	45.18	0.00	1,66	14.60	0.00	1,109	0.15	0.70
N	2,129	13.12	0.00	1,66	27.08	0.00	1,109	1.77	0.19
WO	2,129	1.29	0.28	1,66	5.24	0.03	1,109	190.99	0.00
Interacción									
Todas las variables	12,248	7.42	0.00	12,122	2.97	0.00	24,264	1.86	0.01
L	2,129	0.32	0.73	2,66	0.56	0.58	4,109	0.54	0.70
W	2,129	20.55	0.00	2,66	0.79	0.46	4,109	4.20	0.00
TE	2,129	1.43	0.24	2,66	4.91	0.01	4,109	2.02	0.10
TP	2,129	4.09	0.02	2,66	7.86	0.00	4,109	2.56	0.04
N	2,129	3.29	0.04	2,66	2.83	0.07	4,109	0.10	0.98
WO	2,129	29.09	0.00	2,66	1.87	0.16	4,109	2.06	0.09

Tabla 4.—Valores medios de algunas variables relevantes en las distintas muestras, verticilos y táxones. Las cifras indican unidades de micrómetro

		Muestra 1			Muestra 2			Muestra 3		
		W	WO	W-WO	W	WO	W-WO	W	WO	W-WO
<i>Chara aculeolata</i>	Verticilo 7	41.30	30.37	10.95	41.70	30.70	11.00	40.46	29.83	10.61
	Verticilo 8	40.87	29.70	11.18	39.24	29.00	10.24	40.44	30.27	10.14
<i>Chara aff. baltica</i>	Verticilo 7	33.46	22.88	10.58						
	Verticilo 8	35.50	24.17	11.33						
<i>Chara globularis</i>	Verticilo 8	25.39	20.72	4.67	25.80	21.33	4.61			
	Verticilo 9	25.06	21.07	3.87	25.75	21.00	4.64			
	Verticilo 10	26.40	21.05	5.32	26.44	21.47	5.00			
<i>Chara delicatula</i>	Verticilo 6	23.56	20.00	3.56	22.93	18.25	4.58			
	Verticilo 7	24.41	19.55	4.88	22.00	18.09	4.00			
	Verticilo 8	23.32	19.18	4.16	21.94	17.28	4.75			
	Verticilo 9	22.50	18.69	3.83	22.27	17.70	4.56			
	Verticilo 10	21.75	18.41	3.29	21.71	17.33	4.50			

tiempo que reflejaría el crecimiento de los verticilos examinados. Ha de aceptarse, sin embargo, que la falta de paralelismo en el comportamiento de verticilos equivalentes en distintas plantas de una misma población ha impedido contar con un argumento que hubiera podido dar bastante luz al problema. En cualquier caso ha de pensarse que otros factores como la aleatoriedad en el momento de la fecundación de la oospora (momento en el que se detiene el crecimiento y se inicia la calcificación) puedan jugar un papel importante en la génesis de diferencias. También que quizás la coincidencia en el número de orden de los verticilos no constituya una garantía de estricta sincronía. En cualquier caso y sea cual fuera su origen, consideramos que el fenómeno descrito constituye un resultado verdaderamente importante. Teniendo en cuenta que una buena parte de las máximas diferencias existentes entre los promedios de una serie de verticilos son del mismo orden que las que han servido para diferenciar especies fósiles (recordemos que las unidades de los promedios de la tabla 4 equivalen a 18.3 micras), el hecho puede poner en un serio aprieto a muchas interpretaciones paleontológicas. Sería fácil imaginar factores tafonómicos capaces de hacer predominar a elementos de unos determinados verticilos en una asociación fósil (p.e. un ritmo inundación-deseccación rápido en charcas efímeras) y estos factores constituirían un serio problema, especialmente si, como se sospecha, nuestros resultados son sólo una manifestación muy discreta de un fenómeno de mucha más envergadura. El riesgo de estar interpretando como diferencias específicas las debidas a los verticilos tendrá que contemplarse como una posibilidad real.

Sobre la variación conjunta de magnitudes

En el estudio de las carofitas, como en muchos otros casos, ha sido frecuente el uso de cocientes entre magnitudes como descriptores de valor sistemático. Tal es el caso del llamado índice de isopolaridad (ISI), definido como el cociente entre la longitud y la anchura del girogonito multiplicado por 100 (Horn af Rantzien, 1959) y cuyo rango se asocia a grados de esfericidad. El tema es realmente trascendente. Disponemos de pruebas suficientes en favor de una importante variabilidad individual e intrapoblacional en estas magnitudes y sin embargo no podemos garantizar que la variación conjunta de las mismas cumplan los requisitos que permitirían conceder valor a los cocientes respectivos. Estas magnitudes como una gran parte de las que ofrecen los seres vivos, pueden mostrar una correlación al modificarse conjuntamente, ajustándose a una regularidad descrita hace mucho tiempo por Cuvier. En estas circunstancias, sólo si las relaciones que se desprenden de esta correlación son isométricas (relaciones lineales del tipo $y=Ax$) podría garantizarse la constancia de los cocientes a lo largo del cambio bivariante de los pares de variables. Cualquier otra situación, lo que se ha llamado alometría (relaciones potenciales del tipo $y=Ax^b$), haría de estos índices algo variable con las dimensiones (Margalef, 1953).

La tabla 5 muestra los resultados del análisis bivariante de los parámetros longitud y anchura del girogonito en *Chara delicatula*, población que presentó la más alta correlación entre estas variables. Los datos se presentan en un cuadro de doble entrada por haberse analizado exhaustivamente las fuentes de variación

Tabla 5.—Análisis de la variación conjunta de las variables longitud y anchura del girogonito en *Chara delicatula*. a: $y=ax^b$; b: Coeficiente de alometría en la misma potencial; r: Coeficiente de correlación; F: Valor del estadístico utilizado en el contraste de hipótesis de isometría (De Renzi y Martinell, 1979)

		Verticilo 6	Verticilo 7	Verticilo 8	Verticilo 9	Verticilo 10	Todos los verticilos
Muestra 1	a	22.98	7.22	2.19	1.69	0.38	1.68
	b	0.01	0.32	0.61	0.68	1.07	0.68
	r	0.01	0.53	0.49	0.58	0.65	0.59
	F	42.24	28.62	2.12	1.12	0.00	8.62
	g.l.	18	17	19	12	16	82
Muestra 2	a	15.82	5.03	2.36	11.78	2.24	4.25
	b	0.10	0.39	0.59	0.17	0.61	0.44
	r	0.07	0.34	0.46	0.14	0.45	0.35
	F	6.21	3.64	2.13	6.66	1.32	16.40
	g.l.	15	14	17	15	14	75
Muestra 1	a	12.15	0.76	1.23	5.70	2.97	1.39
	b	0.17	0.89	0.77	0.36	0.53	0.73
Muestra 2	r	0.22	0.78	0.63	0.35	0.45	0.67
	F	38.93	0.78	2.36	11.29	6.35	23.76
	g.l.	33	31	36	27	30	157

que constituyen el verticilo y la planta (muestra). Estos resultados indican que, en la mayor parte de los casos y en especial cuando se cuenta con los tamaños muestrales más elevados, la relación isométrica entre las variables no puede ser aceptada.

En la tabla 6 se muestran los valores medios del ISI para cada verticilo de cada una de las dos muestras de la población junto a las medidas de anchura correspondientes. Como puede comprobarse, los valores del cociente cambian con las dimensiones absolutas de manera inversa. Alarmantemente, el orden de magnitud del cambio llega a ser de casi 10 unidades, lo que representa un 10% del rango del índice, aproximadamente. El hecho parece importante. Si bien es cierto que esta variabilidad coincide con la que algunos autores han descrito y considerado como típica de poblaciones naturales (Bonnet y Soulié-Marsche, 1971), también lo es que existen fundadas sospechas de que nuestro material no detecta el máximo orden de variación de las dimensiones de los girogonitos en las poblaciones estudiadas. A la espera de más datos sobre el tema parece una medida de mínima prudencia el adoptar las mayores garantías posibles en el uso de índices como los manejados.

Tabla 6.—Valores medios de anchura y de ISI en muestras y verticilos de *Chara delicatula*

	Muestra 1		Muestra 2	
	ISI	W	ISI	W
Verticilo 6	200.88	23.56	193.42	22.93
Verticilo 7	193.51	24.41	199.16	22.00
Verticilo 8	197.27	23.32	197.76	21.94
Verticilo 9	199.04	22.50	193.38	22.27
Verticilo 10	203.09	21.75	194.91	21.71

Sobre la forma de las células espirales

El estudio morfológico de la calcificación en los girogonitos examinados ha permitido obtener algunos resultados que pretendemos dar a conocer en una próxima publicación. Sin embargo, por su trascendencia taxonómica, anticiparemos ahora algunos referentes al significado de la forma de las células espirales y del poro basal. A menudo se ha creído que la concavidad o convexidad externa de las células espirales constituía un carácter de interés taxonómico por encontrarse bajo riguroso control genético en las poblaciones (Horn af Rantzen, 1959; Daily, 1975). Los resultados encontrados por nosotros no permiten, sin embargo, mantener esta afirmación. Se ha observado girogonitos con células cóncavas y girogonitos con células convexas dentro de una misma población y dentro de una misma planta, pareciendo ello estar asociado al grado de calcificación. La figura 1 mues-

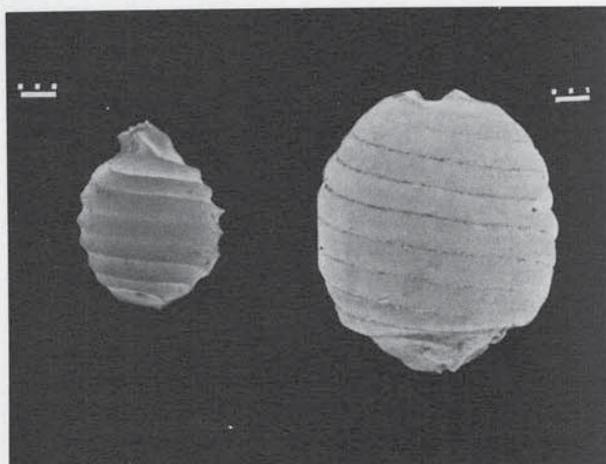


Fig. 1.—Variabilidad morfológica del girogonito en *Chara aff. baltica* de Llanera de Ranes (X300).

tra los extremos de una de estas series de variabilidad en las que progresivamente el perfil externo de las células cambia de cóncavo a convexo. El proceso podría haber quedado reflejado incluso en las dimensiones sometidas a estudio biométrico en apartados anteriores. Si en contra de lo que cabría esperar, los girogonitos basales no mostraron un «grado de calcificación» (W-WO) superior al de los apicales, probablemente se debió a una circunstancia concreta asociada a la técnica de medida: las crestas laterales que aparecen en los ejemplares escasamente calcificados aproximan las anchuras de las secciones transversales de los girogonitos en distintos grados de calcificación haciendo pasar inadvertido el proceso.

En lo referente al poro basal, puede hacerse también alguna observación. En algunos géneros fósiles (p.e. *Harrisichara*) el poro basal actúa como carácter taxonómico definitorio por su importante prominencia. Sin embargo, al leer diversas diagnósticos (Feist-Castel, 1977; Massieux y Plaziat, 1978), observamos junto a este carácter, con frecuencia, otros dos: la delgadez del cortex del girogonito y la forma cóncava de sus células. Teniendo en cuenta lo dicho anteriormente sobre el significado de la forma de las células espirales, hemos de mostrar ya nuestra desconfianza respecto a este criterio. Desconfianza que cuenta, además, con el apoyo de algunas observaciones transcendentales: en *Chara aff. baltica*, al menos, las formas escasamente calcificadas muestran un poro basal prolongado exageradamente que desaparece por completo en los oogonios completamente calcificados (fig. 1). El conjunto de todo lo expuesto en este apartado, fundamenta, a nuestro modo de ver, la conveniencia de considerar el efecto del proceso de calcificación sobre los caracteres que se han considerado de interés taxonómico, evitando así situaciones que pueden llevar a falsas decisiones sistemáticas.

Síntesis

El conjunto de los resultados expuestos parece haber puesto de manifiesto algunos importantes puntos de debilidad en los criterios taxonómicos sometidos a estudio. A nuestro modo de ver, existen razones suficientes para recomendar, al menos, un uso muy prudente de los mismos. Probablemente no sea fácil establecer las condiciones bajo las cuales las dimensiones absolutas de los girogonitos adquirieran un valor taxonómico indiscutible. Se trataría de evitar el riesgo de confundir la variabilidad discreta debida a los verticilos con la debida a las poblaciones y ello no parece fácil en el registro fósil, dado que los oogonios, usualmente, se desprenden y mezclan antes de su enterramiento. Respecto al uso de relaciones entre los parámetros (el ISI, por ejemplo), la alternativa al planteamiento convencional podría parecerse bastante al desarrollo seguido en el apartado en que se hace la crítica correspondiente. La comprobación de la relación isométrica sería la única garantía absoluta; en otra circunstancia (alometría), las potenciales de regresión podrían suplir con ventaja a estas relaciones. Finalmente, y en relación con la calcificación de los girogonitos, parece lógico el abandono de todo criterio que pueda otorgar un valor sistemático a la variabilidad que acompaña a este proceso (concavidad-conconvexidad de las células espirales y prominencia del poro basal, por ejemplo). La descripción del mismo en cada especie sería, sin embargo, muy interesante desde distintos puntos de vista y quizás, entre ellos, el taxonómico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Dr. Francisco Montes y a D. José Villalobos su asesoramiento en el tratamiento estadístico de los datos. También a D. J. L. López Sancho y al Dr. F. Robles su constante colaboración a lo largo del desarrollo de este trabajo.

Referencias

- Bonnet, L. y Soulié-Marsche, I. (1971): Méthodes quantitatives en Paléontologie. Quelques applications à l'étude des Charophytes. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse*, 107: 28-57.
- Castel, M. (1967): Charophytes de l'Oligocène Supérieur de Marseille. *Bull. Soc. géol. France*, 9: 514-519.
- Comelles, M. (1981): Contribució al coneixement de les caròfites d'Espanya. *Collectanea Botànica*, 12: 97-103.
- Comelles, M. (1984a): Noves citacions de Caròfites a Espanya. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 51 (sec. Bot., 5): 35-39.
- Comelles, M. (1984b): El gènere *Nitella* (Charophyceae) a Espanya. *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, 51 (sec. Bot., 5): 41-49.
- Corillon, R. (1957): Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale. *Travaux du Laboratoire de Botanique de la Faculté des Sciences d'Angers*. Reimpresión 1972. Otto Koeltz Verlag, 499 pp.
- Daily, F. K. (1975): A note concerning calcium carbonate deposits in Charophytes. *Phycologia*, 14: 331-332.
- De Renzi, M. y Martinell, J. (1979): Algunos aspectos de la problemática de la especie paleontológica: Aplicación al caso de la diferenciación biométrica de *Nassarius semistriatus* (Brocchi, 1814) y *Nassarius elatus* (Gould, 1845). *Studia Geológica*, 15: 7-36.
- Feist-Castel, M. (1977): Evolution of the Charophyte floras in the upper Eocene and lower Oligocene of the Isle of Wight. *Paleontology*, 20: 143-157.
- Grambast, L. y Gutiérrez, G. (1977): Espèces nouvelles de Charophytes du Cretace Supérieur terminal de la province de Cuenca (Espagne). *Paleobiologie Continentale*, 8: 1-34.
- Griffint, D. G. (1963): Variation in oospores of six species of *Chara*. *Bull. of Torrey Bot. Club.*, 90: 400-401.
- Gutiérrez, G. y Robles, F. (1976): Biostratigraphie du Sènonien Continental des environs de Villalba de la Sierra (province de Cuenca, Espagne). *Paleobiologie Continentale*, 7: 1-17.
- Horn af Rantzen, H. (1959): Morphological types and organ-genera of Tertiari Charophyte fructification. *Stockolm. Contrib. Geol.*, 4: 45-197.
- Karczewska, J. y Zieminska-Tworzydło, M. (1981): New Upper Cretaceous Charophyta from the Nemegt Basin, Gobi Desert. *Paleontologie Polonica*, 42: 97-146.
- Krumbein, W. C. y Graybill, F. A. (1965): *An introduction to statistical models in Geology*. Mc. Graw-Hill Ed. 455 pp.
- Margalef, R. (1953): Caracteres ligados a las magnitudes absolutas de los organismos y su significado sistemático y evolutivo. *Publ. Ins. Biol. Aplic.*, 12: 111-125.
- Massieux, M. y Plaziat, J. C. (1978): Characées du Thanétien et Sparnacien inférieur des Corbières Septentrionales (Aude). *Paleobiologie Continental*, 9: 1-15.
- Prosper, E. R. (1910): Las Carofitas de España. *Im. Art. Esp.*, 204 pp.
- Soulié-Marsche, I. (1979): Charophytes fossiles des formations Pliocènes de L'Isthme de Megara (Grèce). *Ann. Géol. Pay Hellén.*, 3: 1127-1136.
- Tongiorgi, M. (1956): Contributi allo studio dei bacini ligniferi della Toscana. 1-*Tectochara etrusca* n.sp. nelle ligniti miocenide di Baccinello (Grosseto). *Bull. Soc. Geol. Italiana*, 75: 1-18.

Recibido el 4 de noviembre de 1985
Aceptado el 25 de junio de 1986