

ALOMETRÍAS INTERTAXÓNICAS Y ONTOGENÉTICAS ENTRE EL ÁREA DEL SEPTO Y EL VOLUMEN DEL FRAGMOCONO EN CEFALOPODOS CON CONCHA ESPIRAL ACTUALES Y EXTINTOS

J. A. Pérez-Claros¹, P. Palmqvist¹, B. Figueirido¹ y F. Olóriz² A.

¹ Depto. de Ecología y Geología. Fac. de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos s/n. 29071. Málaga. Spain. Johnny@uma.es. ppb@uma.es. fracas@uma.es.

² Depto. de Estratigrafía y Paleontología. Fac. de Ciencias. Universidad de Granada. Campus de Fuentenueva s/n. 18002 Granada. foloriz@ugr.es

RESUMEN

La interpretación funcional del replegamiento periférico de los septos de los ammonoideos constituye todo un reto dada la inexistencia de representantes actuales del grupo y, por consiguiente, la imposibilidad de experimentación directa. Por tal motivo las líneas de evidencia se han de basar en gran medida en comparaciones con otros cefalópodos camerados actuales. En este trabajo se comparan las alometrías ontogenéticas que siguen el área septal respecto al volumen del fragmocono en cefalópodos con concha espiral (interna o externa) con las obtenidas para ammonoideos adultos del Jurásico tardío. Las similitudes entre los coeficientes alométricos indican que el aumento de superficie que supone replegar los septos no aparenta ser muy diferente en las primeras etapas del crecimiento de los ammonoideos del de otros cefalópodos con concha espiral. Por el contrario, las discrepancias con los coeficientes alométricos para los ammonoideos adultos parecen apuntar a que la complejidad septal no se alcanza por una mera extrapolación de la ontogenia.

Palabras clave

Alometría, cefalópodos, ammonoideos, septos

ABSTRACT (EPÍGRAFE DE NIVEL 1)

The functional explanation of the marginal corrugation of ammonoid septa is a challenge given the lack of extant representatives and hence the impossibility of direct experimentation on them. For this reason, the lines of evidence must be based on comparisons of ammonites with other extant cephalopods. Here, we study the ontogenetic allometries of septal area on phragmocone volume for a set of cephalopods with spiral shells (internal or external) and the intertaxonic allometry for Late Jurassic adult ammonoids. Ammonoid septa are very similar to other cephalopod septa at early ontogenetic stages. Conversely, the allometric coefficient for adult ammonoids shows that the septal complexity is not achieved by simple ontogenetic scaling.

Key words

Allometry, cephalopods, ammonoids, septa

INTRODUCCIÓN

Los cefalópodos ammonoideos son uno de los grupos fósiles mejor estudiados, debido en gran medida a su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica, la última en tanto que interpretada de acuerdo con la dinámica ecológica subyacente (Olóriz y Villaseñor, 2010). Aún así, persisten numerosos aspectos enigmáticos concernientes a su paleobiología, entre ellos el del significado funcional del repliegue periférico de sus septos, lo que se refleja en la complejidad de sus suturas.

El *bauplan* de los cefalópodos ammonoideos y nautiloideos incluye una concha con una cámara de habitación (anterior) y un fragmocono (posterior), este último dividido en cámaras mediante septos; las cámaras se conectan entre sí y con el animal mediante el sifúnculo. La conexión de la periferia de los septos con la superficie interna de la concha da como resultado la línea de sutura, que sólo se hace visible en los moldes internos. Las conchas septadas de *Nautilus* (y esto se acepta también para los ammonoideos y otros grupos extintos) tienen una función hidrostática (flotación). Dicha función se logra en *Nautilus* manteniendo cámaras estancas rellenas de gas; cada nueva cámara formada está llena de agua, que es evacuada por el sifón y sustituida pasivamente por gas a menos de una atmósfera de presión. Con ello el animal mantiene una flotabilidad neutra, pese al incremento de peso debido al crecimiento.

Si bien es esta la función primaria aceptada ampliamente para el septo, la polémica está servida si tratamos de explicar qué requerimiento o función concreta cumpliría el repliegamiento del mismo. Así, se han propuesto diversas hipótesis (para una revisión sobre el tema, véase Klug y Hoffmann, 2015), las cuales se pueden esquematizar en: (i) aumento de la resistencia estructural de la concha (vg., Hewitt y Westermann, 1997); (ii) control activo o pasivo de la flotabilidad por diversos mecanismos (vg., Seilacher y LaBarbera, 1995; Mutvei 1967; Kulicki, 1979; Reyment, 1958); (iii) anclaje de las partes blandas a la concha (vg., Lewy, 2002); y (iv) mejora de alguna función fisiológica, tal como la respiración (vg., Newell, 1949; Pérez-Claros, 2005).

En anteriores trabajos hemos presentado evidencias a favor de un significado fisiológico, aunque no asociado a un mecanismo concreto (Pérez-Claros, 2005), basándonos para ello el exponente alométrico que relaciona la superficie del septo con el volumen de concha y, por ende, con el tamaño del organismo. A fin de esclarecer el significado funcional de tal exponente, en este trabajo comparamos los exponentes alométricos derivados de distintas series ontogenéticas de cefalópodos actuales y fósiles con concha interna y externa.

MATERIAL Y MÉTODOS

En Olóriz *et al.* (1997) se detalla el origen de la inmensa mayoría de los datos de superficies septales y volúmenes del fragmocono de ammonoideos adultos empleados en este trabajo. La base de datos comprende principalmente representantes de las superfamilias Haploceratoidea, Phylloceratoidea y Perisphinctoidea, complementados con algunos representantes de Lytoceratoidea y Stephanoceratoidea, todos ellos del Jurásico tardío. Las áreas septales se han aproximado mediante el cuadrado del perímetro de la sutura externa (Pérez-Claros, 2005). Los datos correspondientes a las series ontogenéticas provienen de Lemaniš *et al.* (2016), quienes los obtuvieron mediante tomografías computerizadas, por lo que son medidas directas. Dichos datos abarcan series de cefalópodos actuales con concha espiralada externa (*Nautilus* y *Allonautilus*) e interna (*Spirula*), así como ammonitinos del Jurásico (*Cadoceras*, *Amauroceras* y *Kosmoceras*) y un goniatitino del Carbonífero (*Arnsbergites*). Como medio de ajuste se ha optado por la regresión mínimo-cuadrática de los logaritmos decimales del área frente al volumen (en mm² y mm³, respectivamente).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En la Figura 1 se representan gráficamente las nubes de puntos provenientes de ambas bases de datos, así como el ajuste de sus respectivas rectas mínimo-cuadráticas. Se constata que los valores de superficie del septo en aquellos nautiloideos actuales que alcanzan tamaños de fragmocono comparables al de los ammonoideos adultos son parecidos a los de los ammonites con suturas más simples, lo cual respalda la aproximación del área del septo mediante el cuadrado del perímetro de sutura en el caso de los ammonoideos del Jurásico tardío.

En el caso de las series ontogenéticas, el ajuste rinde un exponente alométrico de 0,679, con un intervalo de confianza al 95% de [0,675 , 0,683], el cual resulta sorprendentemente estrecho dada la diversidad taxonómica y morfológica de los cefalópodos que componen dichas series. Como se puede observar, este coeficiente es muy próximo a $2/3$, aunque resulta estadísticamente distinto ($p < 10^{-5}$). En el caso de los ammonoideos del Jurásico tardío, el valor obtenido para la pendiente es de 0,750 [0,698 , 0,801]. La diferencia con la pendiente de las series ontogenéticas es de nuevo estadísticamente significativa ($p = 0,002$), con lo que se puede concluir que el aumento del área que supone el replegamiento septal no se consigue mediante la simple extrapolación de la ontogenia temprana a fases más tardías de la misma.

Es un hecho que, en términos generales, los ammonoideos fueron complicando cada vez más sus septos desde la aparición del grupo en el Devónico temprano hasta aproximadamente el inicio del Jurásico, mostrando una de las tendencias más remarcables del registro fósil. Dicha tendencia se ajusta mejor a un modelo dirigido (Saunders *et al.*, 1999) que a uno de mera difusión desde una condición inicial simple (Boyajian y Lutz, 1992). Al mismo tiempo, el aumento de complejidad se verifica de forma iterativa en varias líneas independientes y con distintas morfologías de concha, lo que apoya la hipótesis de que realmente existió una presión de selección subyacente a la tendencia, hecho que demanda una interpretación funcional para el repliegue de los septos. Clásicamente, la complejidad de los septos se había relacionado con un refuerzo estructural del fragmocono frente a la presión hidrostática (vg., Hewitt y Westermann, 1997). Sin embargo, los trabajos de Olóriz y Palmqvist (1995) y Olóriz *et al.* (1997) han puesto de manifiesto que, tras caracterizar la complejidad sutural mediante su dimensión fractal (Pérez-Claros *et al.*, 2002), no existe una relación clara entre la complejidad y la profundidad potencial del hábitat (estimada por el carácter epicontinental o epiocéanico del medio de depósito); se aprecia, incluso, una mayor complejidad sutural en los fragmoconos procedentes de plataformas someras que en los de ambientes epiocéanicos. Igualmente, se observó que, pese a que los distintos tipos de fragmocono muestran diferencias estadísticamente significativas en sus valores medios de dimensión fractal (Olóriz *et al.*, 2002), los valores de complejidad sutural no se ajustan en general a los estilos de vida y profundidades de hábitat inferidos por Westermann (1996) para tales morfologías. Sin embargo, la pregunta ¿cuál sería la función de la complejidad septal? queda aún por contestar.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se inscribe dentro del marco Campus de Excelencia Internacional Andalucía Tech de la Universidad de Málaga y los grupos RNM-146 y RNM-178 de la Junta de Andalucía.

REFERENCIAS

- Boyajian, G. E. & Lutz, T. 1992. Evolution of biological complexity and its relation to taxonomic longevity in the Ammonoidea. *Geology*, 20(11), 983-986.
- Hewitt, R. A. & Westermann, G. E. G. 1997. Mechanical significance of ammonoid septa with complex sutures. *Lethaia*, 30(3), 205-212.
- Klug, C., & Hoffmann, R. 2015. Ammonoid septa and sutures. In: C. Klug, K. De Baets, I. Kruta & R. H. Mapes (Eds.), *Ammonoid paleobiology, Volume I: from anatomy to ecology. Topics in Geobiology 43* (pp. 45-90). Dordrecht: Springer.
- Kulicki, C. 1979. The ammonite shell, its structure, development and biological significance. *Palaeontologica Polonica 39*, 97-142.
- Lemanis, R., Korn, D., Zachow, S., Rybacki, E., & Hoffmann, R. 2016. The Evolution and Development of Cephalopod Chambers and Their Shape. *PloS one*, 11(3), 1-21.
- Lewy, Z. 2002. The function of the ammonite fluted septal margins. *Journal of Paleontology*, 16(1), 63-69.
- Mutvei, H. 1967. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 129(2), 157-166.
- Newell, N. O. 1949. Phyletic size increase, an important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution*, 3(2), 103-124.
- Olóriz, F. & Palmqvist, P. 1995. Sutural complexity and bathymetry in ammonites: fact or artifact?. *Lethaia*, 28(2), 167-170.
- Olóriz, F., Palmqvist, P. & Pérez-Claros, J. A. 1997. Shell features, main-colonized environments, and fractal analysis of sutures in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, 30(3), 191-204.
- Olóriz, F., Palmqvist, P. & Pérez-Claros, J. A. 2002. Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites. *Lethaia*, 35(2), 158-168.
- Olóriz, F., & Villaseñor, A. B. 2010. Ammonite biogeography: from descriptive to dynamic, ecological interpretations. In K., Tanabe, Y., Shigeta, T. Sasaki, & H. Hirano (Eds.), *Cephalopods – Present and Past* (pp. 253–265). Tokyo: Tokai University Press.
- Pérez-Claros, J. A. 2005. Allometric and fractal exponents indicate a connection between metabolism and complex septa in ammonites. *Paleobiology*, 31(2), 221-232.
- Pérez-Claros, J. A., Palmqvist, P. & Olóriz, F. 2002. First and second orders of suture complexity in ammonites: a new methodological approach using fractal analysis. *Mathematical Geology*, 34(3), 323-343.
- Reyment, R. A. 1958. Some factors in the distribution of fossil Cephalopods. *Stockholm contributions. Geology*, 1, 97–184
- Saunders, W. B., Work, D. M. & Nikolaeva, S. V. 1999. Evolution of complexity in Paleozoic ammonoid sutures. *Science*, 288(5440), 760-763.
- Seilacher, A. & LaBarbera, M. 1995. Ammonites as Cartesian Divers. *Palaios*, 10(6), 493-506.
- Westermann, G. E. G. 1996. Ammonoid life and habitat. In: N. H. Landman, K. Tanabe & A. Davis (Eds.), *Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology 13* (pp. 607-707). New York. Plenum Press.

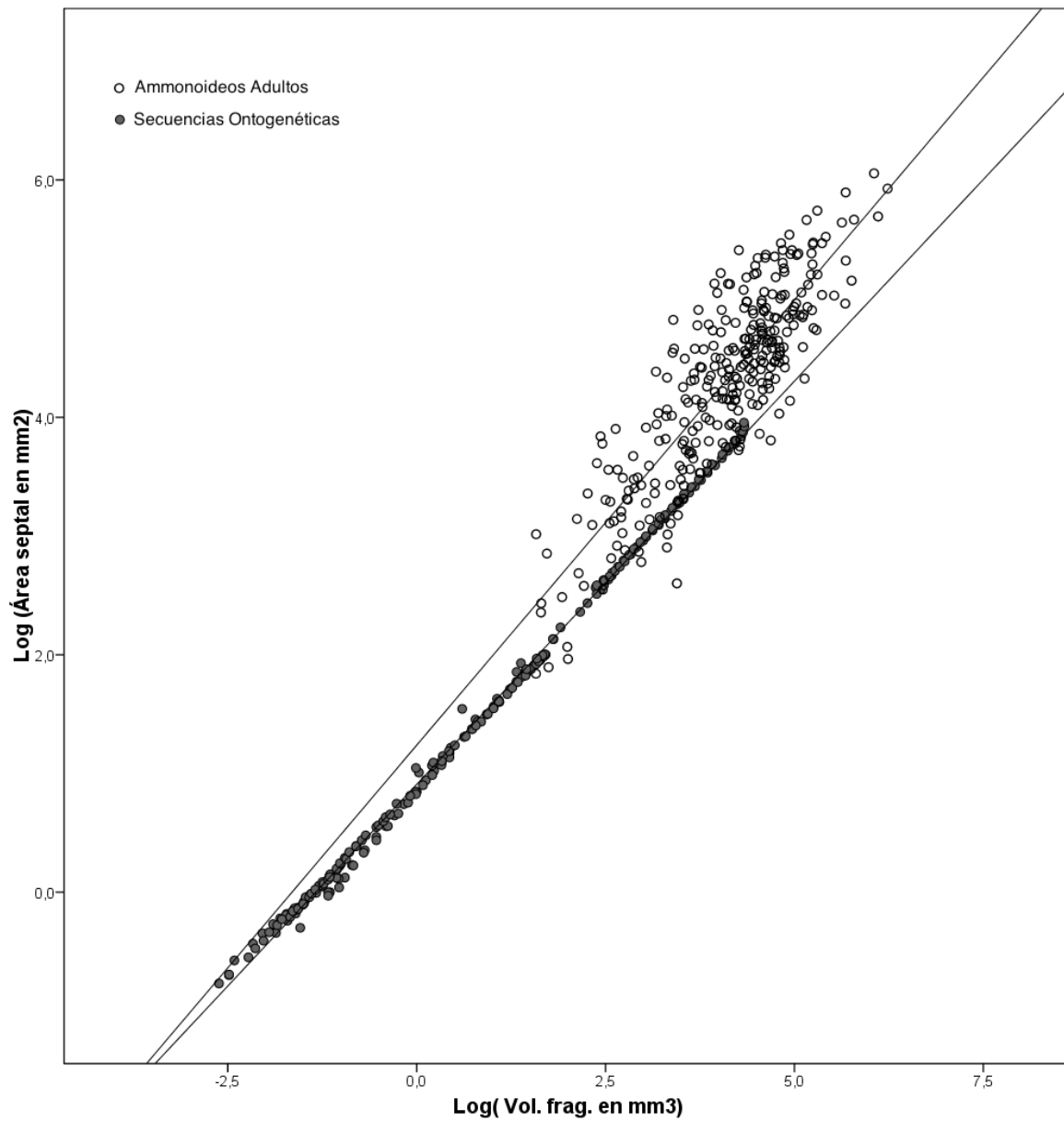


Figura 1. Logaritmos decimales del área septal (en mm^2) frente al volumen del fragmocono (en mm^3) para las series ontogenéticas en cefalópodos con concha espiral y ammonoideos adultos del Jurásico tardío.