

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL Y RELACIÓN ENTRE ORGANISMOS FÓSILES. BREVE SÍNTESIS PALEOECOLÓGICA de *Toxaster colombianus* y *Thalassinoides*

Cruz Guevara L. E.¹, Jerez Jaimes J. H.², Narváez Parra E. X.², Franco Blanco R. A.¹

RESUMEN

En un estrato de los niveles más superiores de las bioesparuditas de la Formación Rosablanca que aflora sobre la carretera que conduce desde Bucaramanga hasta Zapatoca a 1430 msnm, se realizó el conteo de los organismos que contenía la capa empleando como unidad de muestreo una cuadrícula de 1 m² dividida en cuadrantes de 20x20 cm. La cuadrícula en mención se usó en un transecto de 5 metros de largo sobre el techo del estrato. Con los datos obtenidos se determinó que el patrón de distribución espacial de *Toxaster colombianus* corresponde a un modelo uniforme. Utilizando el paquete estadístico Ludwig y el método paried - quadrant variances (PQV), se planteó inicialmente la hipótesis en la que se sugiere la existencia de una asociación entre *T. colombianus* y los *Thalassinoides*, pero, aplicando un cuadro de contingencia de 2x2 se comprobó que no existe ningún tipo de asociación entre estos organismos, por el contrario, el valor del índice de intensidad de asociación sugiere un tipo de interacción negativa entre ellos.

Palabras clave: Distribución espacial, Paleoecología, *Toxaster colombianus*, *Thalassinoides*, Formación Rosablanca, Paleontología.

ABSTRACT

In a strata from the upper bioesparudite from the Rosablanca Formation that outcrops by the Zapatoca-Bucaramanga road at 1430 meters sea level, a counting of organisms was carried out using a grid of 1 m² divided into squares of 20X20 centimeters as sample units. The grid in mention was placed in a 5 meters long transect over the top of the strata. With the obtained data, using the Ludwig statistic package and the paried - quadrant variances method (PQV), it was determined that the spatial distribution patterns of the *Toxaster colombianus* correspond to an uniform model. Initially, a hypothesis was presented suggesting the existence of an assembly between the *T. colombianus* and the *Thalassinoides*. But applying a contingency frame of 2X2, it was proved that there was no such assembly between these two organisms. On the contrary, the value of intensity index suggests some sort of negative interaction between them.

Key Words: Space distribution, Palaeoecology, *Toxaster colombianus*, *Thalassinoides* Rosablanca Formation, Paleontology.

¹Escuela de Geología. Universidad Industrial de Santander. Correo electrónico: leacruz@uis.edu.co

²Biólogos. Universidad Industrial de Santander. Correo electrónico: javjerez@hotmail.com

INTRODUCCIÓN

La distribución de las especies dentro de los ecosistemas se rige por factores tales como la dispersión, la conducta, las relaciones con otros organismos, la temperatura, la humedad y factores físico - químicos, que son condiciones que varían a través de las épocas del tiempo geológico y han condicionado además de la distribución, las relaciones entre las especies en la conquista de nuevos hábitats. Dichas relaciones entre los organismos se han venido perfeccionando y son características de cada comunidad.

Si bien es cierto que se conocen las dispersiones de algunos grupos de organismos actuales, muy poco se conoce acerca de la distribución de organismos invertebrados fósiles y mucho menos de las relaciones de dichos organismos en su comunidad. En los fondos blandos, muchas especies intermareales, en particular especies de anélidos, crustáceos y lamelibranquios, se han convertido en excavadores para protegerse. La evidencia de que tales especies vivieron en un determinado lugar puede proporcionarla el registro fósil gracias a la conservación de las galerías construidas por dichos organismos (Raup y Stanley, 1978).

En este artículo se continúan y profundizan los estudios paleoecológicos del equinoideo *Toxaster colombianus* (Lea) (Cooke, 1955), ampliamente conocido en los registros estratigráficos del periodo Cretácico Colombiano y suramericano, y se establece la relación con respecto a los crustáceos decápodos a partir de sus galerías fosilizadas denominadas Thalassinoides, elaborando así una breve síntesis del modo de vida de estos organismos.

METODOLOGÍA

Área de Estudio

El sitio de muestreo fue realizado sobre un estrato de los niveles más superiores de las bioesparuditas de *Thalassinoides* y *Toxaster colombianus* que infrayacen la secuencia de lodolitas intercaladas con bioesparuditas descritas por Guzmán (1985); ambos segmentos pertenecen a la Formación Rosablanca de

edad Aptiano según Etayo (1964). El sitio del yacimiento fosilífero es conocido como la Virgen con coordenadas geográficas con origen en Bogotá X= 1°25.100 Y= 1°094.000, aproximadamente unos seis km al norte-este del municipio de Zapatoca (Departamento de Santander), a una altura de 1430 msnm (FIGURA 1).

Toma de datos

Cuando la dispersión de individuos de una especie es continua en un área de estudio, tal como sucede en el área escogida para este trabajo, arbitrariamente las unidades de muestreo (Sus) pueden ser empleadas para obtener una muestra, utilizando una cuadrícula, donde el patrón espacial de los individuos puede ser al azar, agrupado o uniforme, dependiendo de las variaciones en las observaciones de los individuos por cuadrante, así como variaciones en la media y la varianza.

Para la colección de la información se utilizó una cuadrícula de 1 m² dividida en cuadrantes de 20 cm de lado, la cual se estableció como unidad de muestreo tomando como referencia el tamaño de los *T. colombianus*. Se seleccionó sobre el techo del estrato un transecto diagonal al buzamiento de cinco metros de longitud, el cual se utilizó por presentar un mejor estado de conservación de la comunidad fosilífera. La cuadrícula se ubicó sobre el estrato y se realizó el conteo de los organismos incluidos dentro de cada cuadrante, para un total de 125 cuadrantes.

Determinación del patrón de distribución de *T. colombianus*

Para determinar el patrón de distribución espacial se utilizó el paquete estadístico Ludwig y el método Paired - quadrate variances (PQV), el cual utiliza los cambios en el espaciamiento de los cuadrantes para determinar el patrón de distribución.

Los pares de cuadrantes son seleccionados en espacios específicos o distancias a lo largo del transecto para determinar la varianza. En este método las varianzas son calculadas para todos los posibles pares de cuadrantes en un espacio dado.

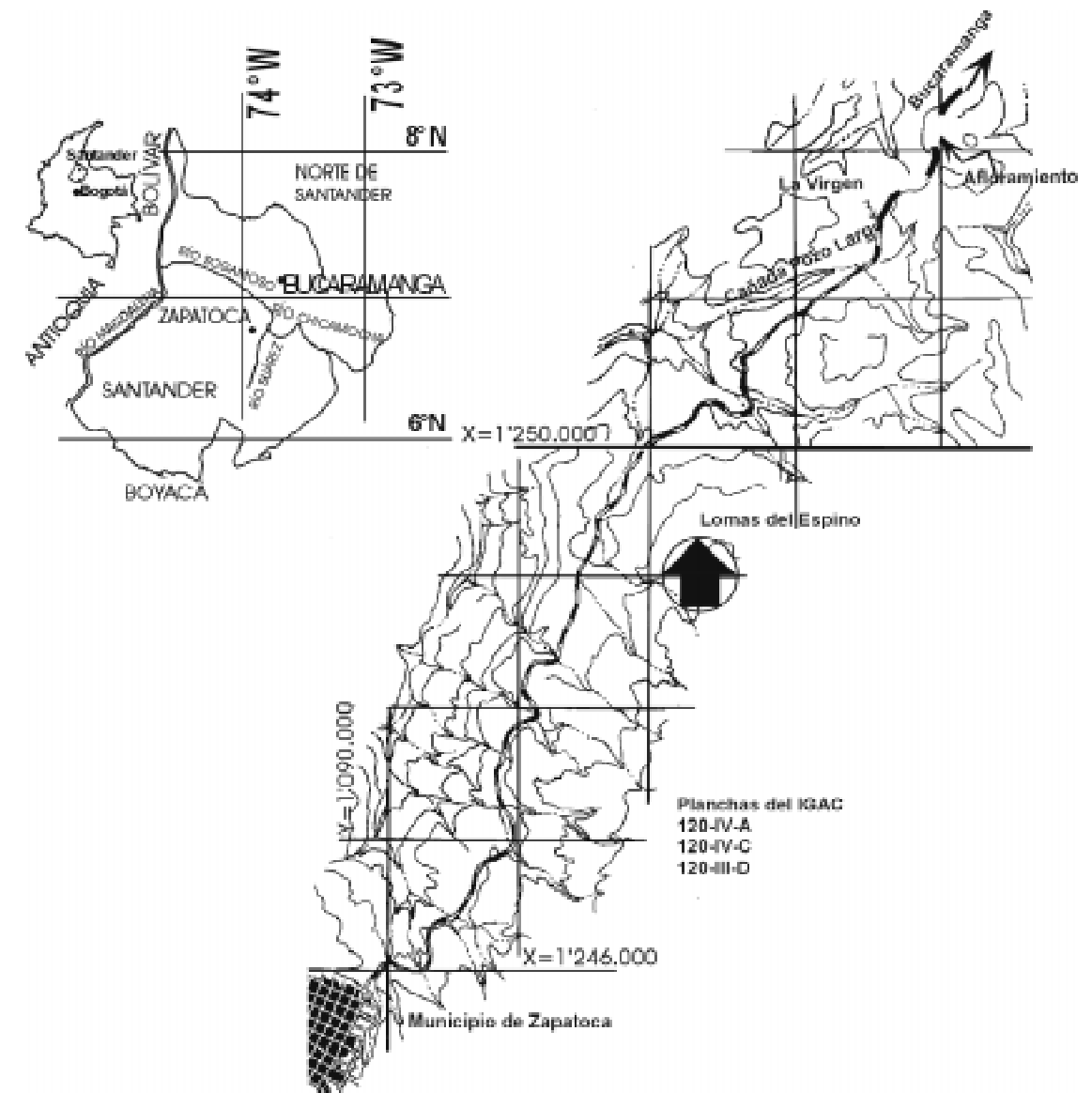


FIGURA 1. Localización del afloramiento de la Formación Rosablanca donde se recolectó la información, carretera Bucaramanga Zapatoca.

Para interpretar los resultados del PQV, se graficaron las varianzas contra el número de bloques equivalentes al 10% del total.

Análisis de la relación *T. colombianus* y *Thalassinoides*.

Para determinar el tipo de relación existente entre *T. colombianus* y los *Thalassinoides*, se utilizó una

tabla de contingencia de dos por dos basados en los datos de presencia-ausencia obtenidos a partir del muestreo con la cuadrícula donde se plantean las siguientes hipótesis:

Ho: Las especies no se encuentran asociadas.

Ha: Las especies se encuentran asociadas

TABLA 1. Presencia de individuos de la comunidad fosilífera por cuadrículas de 1 m² y cuadrantes de 20 X 20 cm: Bv, Bivalvo; Cg, *Cucullae gabrielis*; Sp, Sérépula sp.; Cr, Corvula; Ex, Exogiras; Gp, gastrópodo; L, *Lima*; Pc, Pectínido; Tc, *Toxaster colombianus*; (Tc), *Toxaster colombianus* invertidos de su posición natural; Th, Thalassinoides.

Cuadrícula # 1				
	Th	Th	Th	Th
Th, Tc	Tc, Tc,Tc,Tc			Tc, Tc
Th, Tc	Th	Tc, Tc	Th,Ex	(Tc),Th,Bv
Th	Th	Th	Th	Th, (Tc)
Th	Tc,Th	Th	Th, Tc	Th
Cuadrícula # 2				
Th		Sp, Th, Tc	Th, Ex	Th, Ex
Th, (Tc)	Th, Tc, Tc,Tc	Th, Ex	Th, Ex, Pc	Th, Ex
Tc,Tc, Pc	Th, Ex	Th,Ex,Cr	Th, Ex	Th, Ex
Th	Th, Pc	Th	Th, Ex	Th,Tc
L		Ex	Ex	Ex
Cuadrícula # 3				
Ex, Pc	Ex,Cr	Tc,Tc,Cr, Gp	Ex	Ex
Ex	Ex	Ex,Gp,Cg	Ex	Ex
Ex	Tc, Ex	Ex	Cg	Ex, Tc
Tc,Ex	Ex	Ex,Cr	Cg	Th,Bv
Gp,Bv,Ex	Ex	Ex,Sp,Th	Bv,Th	Th,Ex
Cuadrícula # 4				
(Tc),Th,Sp	Th,Gp,Bv	Th,Sp,Ex	Th,Bv	
Th,Cg	Tc,Bv	Th,Pc,Bv		Ex
Th,Ex	Th,Ex,Bv	Ex,Bv,Cg	Bv,Ex	Th,Bv,Tc
Th,Sp,Bv	Th,Ex	(Tc), Ex	Th,Bv,Ex	Th, Ex
Tc, Th	Th,Gp,Pc,Sp	(Tc), Bv	Ex, Th	
Cuadrícula # 5				
Th,(Tc)	Th		Th	Th
Th, Ex	Th	Ex	Th, Ex	(Tc), Cr
Th, Sp, Ex	Ex	Ex, Bv	Th, (Tc)	Ex
Cr	Ex	Ex, Tc	Ex, Tc	Tc, Bv
Th, Bv, Ex	Ex	Th, Ex	Tc, Bv, Ex	

RESULTADOS

Los datos obtenidos con el método de muestreo de la cuadrícula se presentan en la Tabla 1, donde además de la presencia de *T. colombianus* y los *Thalassinoides* se reportan otros organismos encontrados en la comunidad.

La FIGURA 2 muestra el tipo de distribución de *T. colombianus*, la cual se ajusta a un modelo uniforme ya que los individuos están regularmente dispersos, las varianzas son bajas y no fluctúan en los diferentes tamaños de bloque o espaciamento.

Nèraudeau, D. y Mathey, B. (2000). Biogeography and diversity of South Atlantic Cretaceous echinoids: implications for circulation patterns. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 156, pp. 71-88.

Raup, D y Stanley, S. (1978). Principios de paleontología. Editorial Ariel. p. 456.

Rhoads, D. C. (1967). Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts, *Jour. Geol.* No 75. Pp. 461-476.

Seilacher, A. (1964). Biogenic sedimentary structures, en J. Imbrie y N. D. Newell, Eds: *Approaches to paleoecology*, Wiley, New York. pp 296-316.

Smiser, J.S. (1936). Cretaceous Echinoids from Trans-Pecos Texas. *J. Paleontol.* 10, pp.449-480.

Telford, M; Mooi, R. y Ellers, O. (1985). A new model of podial deposit feeding in the sand dollar, *Mellita quinquiesperforata*: The sieve hypothesis challenged. *Biol. Bull.*, 69: pp.431-448. Dispersión de *T. colombianus*.

Trabajo recibido: agosto 2 de 2001
Trabajo aceptado: septiembre 5 de 2001

Según lo planteado por Seilacher (1964) y Rhoads (1967), quienes compararon galerías profundas intermareales con galerías horizontales someras de especies de aguas profundas, nuestras galerías de *Thalassinoides* típicas galerías horizontales indican que la zona de estudio era de aguas profundas, sugiriendo así un ambiente de baja energía, con concentraciones de alimento, temperatura y oxígeno bajas. Seilacher (1964), sugiere que tal como se esperaba, la mayoría de las galerías de aguas profundas pertenecen a sedimentívoros y siguen caminos que permiten el cubrimiento sistemático de las capas de sedimento que contiene alimento (Raup y Stanley, 1978).

Toxaster colombianus vs *Thalassinoides*

Mediante el método de muestreo utilizando la cuadrícula, se logró determinar que no existe algún tipo de asociación entre estos organismos, y que existe una intensidad de asociación negativa que nos permite sugerir cierto grado de competencia por alimento, ya que la competencia por espacio ha sido descartada según los análisis realizados de distribución y asociación. La probabilidad de que esté presente *Toxaster colombianus* en un cuadrante es de 31/125, es decir 0,248 y la correspondiente probabilidad para los *Thalassinoides* es de 68/125= 0,544, ahora bien si estas dos especies no están asociadas, es decir son independientes, la probabilidad de que ambas estén presentes en un cuadrante debe ser igual a la probabilidad conjunta que es: 0,248* 0,544= 0,1349, lo que supone esperar que ambas especies estén presentes en 16 de los 125 cuadrantes, dicho valor es cercano al del cuadro de contingencia (Tabla 2), para el cual el valor es de 15.

CONCLUSIONES

Toxaster colombianus en el área de estudio presentó una distribución espacial uniforme, los valores de densidad fueron de ocho individuos por m² y se determinó que cada individuo requería un espacio de aproximadamente 1250 cm². Así mismo se demostró que no existe ningún tipo de asociación

entre *T. colombianus* y los *Thalassinoides*, aunque se aprecia una intensidad negativa producida muy probablemente por la competencia por alimento.

REFERENCIAS

Agassiz, L; Desor, E. (1847). Catalogue raisonne des familles, des genres et des especes de la classe des echinodermes. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris. 3 (8), pp.5-35.

Barnes, R. D. (1989). Zoología de los Invertebrados. Interamericana. México. p.957

Brusca, R., Brusca, G. (1990). Invertebrates. Sinauer Associates, Inc. USA. p.922

Clark, W. B. (1893). The Mesozoic Echinodermata of the United States. US Geol. Surv. Bull. 97, pp.1-207.

Cooke, C. W. (1955). Some Cretaceous Echinoids from the Americas. Geol. Surv. Prof. Pap. 264 -E, pp.83-112.

Cruz Guevara L. E., Jerez Jaimes J. H., Narvaez Parra E. X., y Franco Blanco R. A. (2000) Análisis de variables morfométricas de *Toxaster roulini* Agassiz (echinoides : toxasteriidae) de la formación Rosablanca, Municipio de Zapatoca (Santander, Colombia). Boletín de Geología, Univ. Ind. Sant. Vol. 22, N° 37, pp.7 - 17

Etayo, S. F. (1964). Posición de las faunas en los depósitos cretácicos colombianos y su valor en la subdivisión cronológica de los mismos. Boletín de Geología, Univ. Ind. Sant. Números 16-17. pp.5-142.

Guzmán O. G. (1985). Los gliféridos infracretácicos *Aetostreon couloni* y *Ceratostreon boussingaulti*, de la Formación Rosablanca, como indicadores de oscilaciones marinas. En Etayo, S. F. y otros. Proyecto Cretácico, contribuciones. Publicaciones especiales del Ingeominas. N° 16, capítulo XII. pp.1 - 14.

Krebs, C. J. (1985). Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Harla. México. p.753.

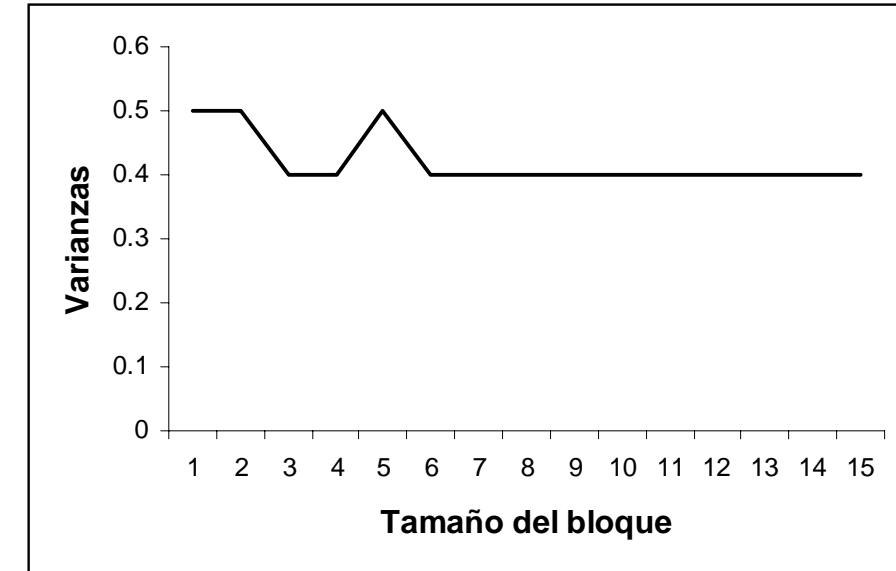


FIGURA 2. Análisis del patrón espacial de la dispersión de *T. colombianus*.

TABLA 2. Cuadro de Contingencia de 2 X 2.

<i>Toxaster colombianus</i>	<i>Thalassinoides</i>		
	PRESENTE	AUSENTE	TOTAL
PRESENTE	15 (a)	16 (b)	31
AUSENTE	53 (c)	41 (d)	94
TOTAL	68	57	125 (n)

Se elaboró la tabla de contingencia (Tabla 2), para establecer el tipo de relación entre *T. colombianus* y los *Thalassinoides*, partiendo de ésta se aplicó la siguiente fórmula según Krebs (1985), para probar la hipótesis propuesta:

$$X^2 = \frac{n(ad - bc)^2}{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}$$

reemplazando tenemos:

$$X^2 = \frac{125(615 - 848)^2}{11294664}$$

$$X^2 = 0.60 \text{ (gl 1, } \alpha 0,05 \text{)}$$

$$0,25 < P < 0,5$$

Índice de Intensidad de Asociación (V)

$$V = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(c+d)(a+c)(b+d)}}$$

$$V = -0,0693$$

El valor del índice de intensidad de asociación (V) oscila entre -1 a +1, y es de cero cuando no existe asociación. Tomando el valor encontrado V= -0,0693, podemos decir que las especies están distribuidas independientemente y no existe una asociación directa entre ellas, pero por el contrario existe una intensidad negativa entre estas dos especies (Krebs, 1985), que manifiesta un tipo de interacción negativa.

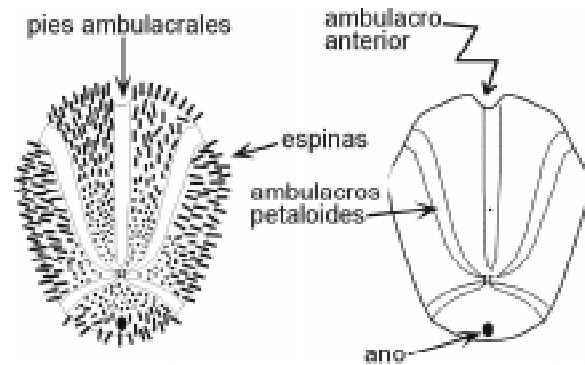


FIGURA 3. Reconstrucción esquemática de *Toxaster colombianus*.

DISCUSIÓN

Toxaster colombianus (Lea) (Cooke, 1955) (FIGURA 3) es considerado una forma típica americana la cual es común nombrarla erróneamente como *Toxaster roullini* Agassiz (Agassiz y Desor, 1847; Cooke, 1955), también corresponde a parte de los espatangoides de Texas atribuidos a *Epiaster whitei* (Clark, 1893) o *Pliotoxaster whitei* (En Smiser, 1936). (Néraudeau y Mathey, 2000).

Toxaster colombianus es uno de los erizos más característicos del periodo Cretácico temprano y medio (Néraudeau y Mathey, 2000). Habitó nuestro océano enterrado en los sedimentos lodosos de las regiones que corresponden hoy a la parte norte, central y oriental de Colombia sumergidas para ese entonces (Etayo, 1985).

Sobre la forma de vida del *T. colombianus* se ha podido determinar que existen diferencias en los hábitos de los estados juveniles y adultos de acuerdo a la información aportada por la posición del ano (Cruz y otros, 2000), lo que sugería que individuos juveniles vivieran de manera más superficial que los adultos que se enterraban algunos centímetros más. Esta diferencia en el modo de vida también implica diferencias en la dieta alimenticia, lo que hace suponer que los juveniles se alimentaran de material en suspensión que incluiría no sólo partículas orgánicas sino muy posiblemente diatomeas y pequeños crustáceos que caían entre las espinas y eran capturados por los pedicelarios. Respecto a la

manera como se alimentaban los adultos de *T. colombianus*, se creía erróneamente que se nutrían de las pequeñas partículas que caían entre las espinas aborales y que éstas eran transportadas por cilios hasta el surco alimentario oral. Telford y otros (1985) lograron demostrar que a diferencia de lo que se pensaba acerca del mecanismo de alimentación de los equinoideos irregulares, éstos se alimentaban exclusivamente de partículas orgánicas en el sedimento, y dichas partículas eran recogidas por los pies ambulacrales de la superficie oral, pasando de un pie a otro hasta llegar a los surcos alimentarios por los cuales van a dar a la boca.

El movimiento de los erizos está relacionado con la actividad alimentaria (Barnes, 1989) por lo tanto las velocidades y las distancias recorridas por *T. colombianus* dependían de la abundancia o escasez de alimento. Cuando *T. colombianus* excavaba lo hacía inclinando su extremo anterior hacia abajo con ayuda de espinas en el extremo posterior y removiendo el sedimento con unas espinas especialmente modificadas en forma de paleta, situadas a los lados anteriores del cuerpo.

Consideramos que la capacidad de *T. colombianus* para voltearse se facilitaba para los individuos juveniles que se encontraban más superficialmente expuestos a ser arrastrados por alguna corriente o removidos por algún otro animal; de hecho los lóbulos del ambulacro anterior están menos desarrollados lo que hace que el individuo tenga más forma de cuña en la parte anterior (FIGURA 4), que permitiría

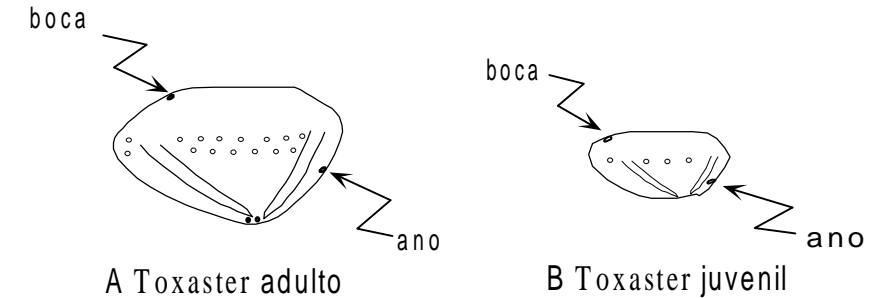


FIGURA 4. Esquema que ilustra las diferencias entre los *Toxaster colombianus* adultos (A) y los juveniles (B) en lo referente a la forma del ambulacro anterior, vista lateral boca arriba.

mayor superficie de contacto con el sustrato al estar bocarriba permitiendo que un mayor número de espinas ayudaran a levantar el individuo. Para lograrlo entierran su extremo anterior y elevan poco a poco su extremo posterior hasta que finalmente puede dejarse caer sobre su lado oral con la ayuda de las espinas laterales. Esto, sin descartar que los individuos adultos también lo pudieran hacer.

Sobre la distribución espacial de *Toxaster colombianus* en el área de estudio, ésta se ajusta a un modelo uniforme (FIGURA 2), ya que la varianzas son bajas y no presentan fluctuaciones, la densidad era de 8 individuos por metro cuadrado lo que implica que cada individuo requeriría de 1250 cm² de espacio, aproximadamente un cuadrado de 35cm de lado; lo que confirma que realmente los recursos no eran muy abundantes, puesto que si éstos lo fueran se esperaría encontrar una densidad más elevada y una distribución espacial agrupada de estos organismos. De igual forma las galerías horizontales muy ramificadas de los *Thalassinoides* se traducen en una gran actividad de estos organismos en la búsqueda de alimento.

Sobre Los *Thalassinoides*

Desde el punto de vista paleontológico, al hablar de *Thalassinoides* nos referimos simplemente a madrigueras o bioperturbaciones que se encuentran en los estratos, en este caso asociados a *Toxaster colombianus*. Crustáceos como *Callianassa*, que vive actualmente a lo largo de litorales arenosos

intermareales han dejado huellas de sus galerías en el registro fósil, por lo menos hasta el Cretácico, es un indicador excelente de depósitos intermareales en toda su distribución geológica vertical (Raup y Stanley, 1978).

En realidad, los organismos que formaron los *Thalassinoides* son decápodos comúnmente denominados camarones excavadores del fango o camarones fantasma como *Callianassa*, *Upogebia* y *Thalassinia*; habitan aguas someras o litorales y viven en agujeros largos o profundos excavados en arena o lodo. Existen varias especies comunes en las costas tropicales y templadas. El exoesqueleto de estos decápodos es blando y flexible y por lo general con colores claros (Barnes, 1989); los quelípodos que corresponden al primer o segundo par de patas engrosados son estructuras de los cangrejos y de otros decápodos que reflejan a menudo los hábitos alimenticios de éstos.

Los decápodos actuales son filtradores de corrientes de agua (Barnes, 1989) y se alimentan de partículas en suspensión dentro de sus madrigueras, de igual forma como lo hicieron los decápodos que habitaron las madrigueras de este estudio. El proceso alimenticio, consistía en dirigir el agua a través de la madriguera por el batir de sus pleópodos, y los dos primeros pares de pereópodos que removían el alimento mediante la dirección de los peines setales, las partículas capturadas eran peinadas por los maxilípedos y dirigidas hacia la boca en un proceso similar al planteado por Brusca y Brusca (1990), para los decápodos actuales.