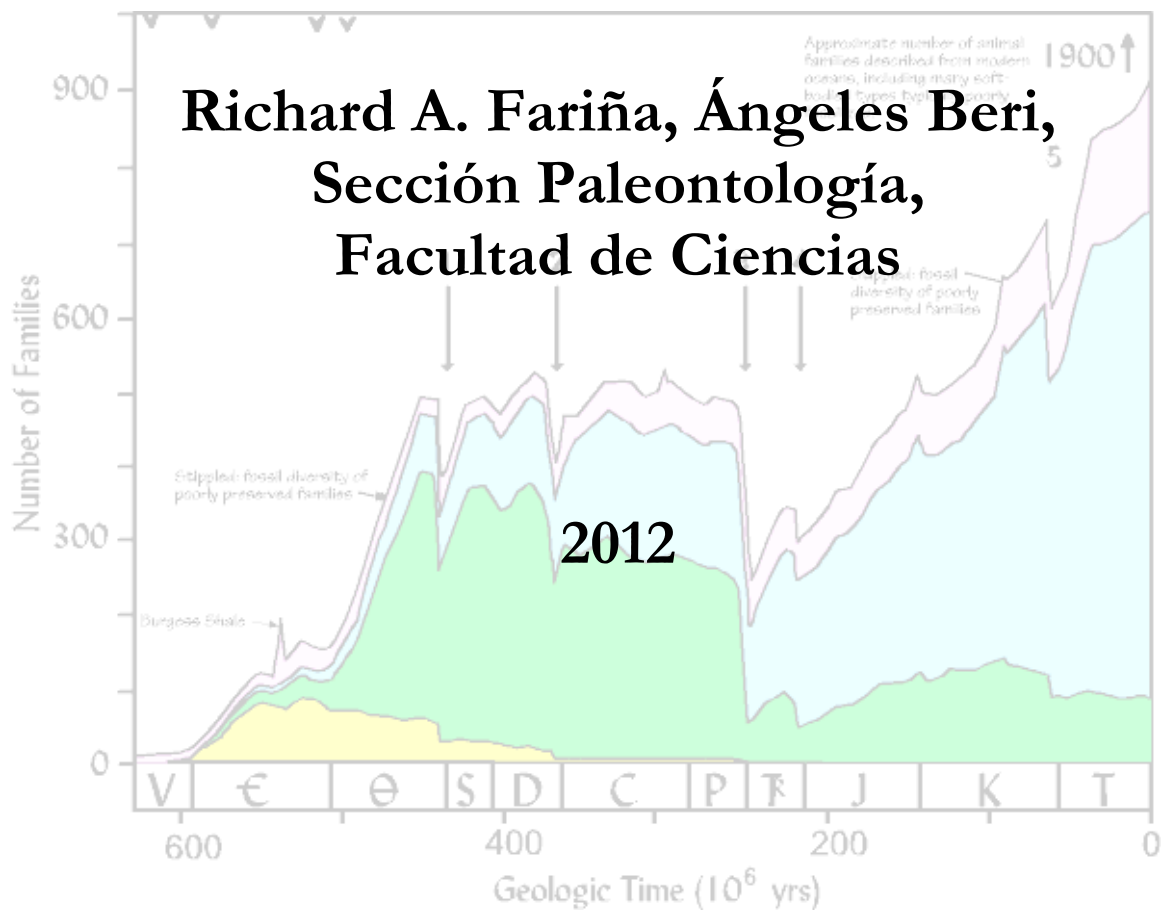


# CURSO DE PALEONTOLOGÍA

# A

## La Persistencia de la Memoria (segunda edición)



## Prefacio

La Paleontología es una aventura en la que se conjugan las dimensiones inabordables del tiempo, la existencia pasada de organismos tan extraños que parecen de otro planeta, la ocurrencia de fenómenos ajenos a la experiencia cotidiana y, por último pero no menos importante, la aventura del pensamiento que reconstruye la vida del pasado a partir de pequeñas y a veces equívocas evidencias.

En este primer ensayo hacia un libro del curso de Paleontología pretendemos dar un apoyo a quienes cursan esta disciplina, a quienes están dispuestos a maravillarse por los hechos del pasado y por las fluctuaciones de la diversidad sobre la Tierra. Se aventurarán, además, a través de las múltiples disciplinas que están en contacto con el estudio de los seres antiguos: Geología, claro, pero también Astronomía, Ecología, Evolución, Meteorología y hasta las artes plásticas y la música.

Esperamos que los estudiantes que lo usen se contagien de nuestro entusiasmo, y que aquellos que frecuenten las clases nos ayuden en el esfuerzo de hacer que no estén *comfortably numb* (cómodamente adormilados), como dice nuestro amado Pink Floyd, y se atrevan a participar en lo esencial de la vida del científico: la discusión, la crítica, la osadía de aceptar y proponer las nuevas ideas y el rigor para descartarlas.

Los autores

## Agradecimientos

Los textos están inspirados en las clases que se dieron en el Curso de Paleontología del año 2006 y siguientes. Por esa razón, queremos agradecer a Cristina Bertoni-Machado, Mario Bidegain, Héctor Botella, Álvaro Carranza, Ada Czerwonogora, Claudio Gaucher, Adrián Paris, Alejandra Pascale y Andrea Sánchez. Ada Czerwonogora y Mariana Di Giacomo fueron ágiles y eficientes revisoras. Dominique Mourelle participó en ediciones anteriores de este libro.



# MÓDULO I

INTRODUCCIÓN

## Capítulo 1

# Introducción

## Definiciones

A veces los humanos necesitamos partir de definiciones para empezar a entender, y el conocimiento científico no es la excepción. De hecho, la ciencia cultiva una afición a las definiciones claras y rigurosas, aunque sea como punto de partida sobre el que después se trazan las excepciones. Por eso, **Paleontología** es una palabra que denota su origen y colabora en su propia definición: los vocablos griegos *παλαιος* (*palaios*), *οντος* (*ontos*) y *λογος* (*logos*) en ella contenidos significan, bastante literalmente, el discurso, el estudio y la disciplina que trata de los seres antiguos. Se entiende por "seres" los seres vivos, naturalmente, y eso distancia a este campo del conocimiento de la arqueología, que entiende sobre los objetos de fabricación humana.



Figura 1.1. Representación del tiempo geológico.

Pero la cuestión crucial es qué quiere decir antiguo y aquí se llega a lo que tratará este libro como una de sus líneas argumentales: el **tiempo**. No el tiempo que se mide en dimensiones cotidianas, fácilmente abarcables por el intelecto humano, sino el tiempo profundo, medido en cifras que abisman. Un tiempo tan extraordinariamente distinto de la escala de una vida humana que requiere de

analogías para su comprensión, como la del Año de la Tierra que figura 1.1 en la ilustración de esta página.

O del genio de Dalí...

En efecto, la intuición del gran artista catalán (figura 1.2) nos instruye acerca de la importancia y la peculiaridad del tiempo en Paleontología y también en Geología, un tiempo que se estira en su duración, que se mide en millones de años o, más frecuentemente, en ciertas unidades apropiadas para este fin, categorías discretas que serán consideradas en el Capítulo 3. Ese tiempo se apoya en la vida que fue, en los restos que ésta dejó, en el árbol que podría ser el de la vida, imagen darwiniana del parentesco de todos los organismos vivos.

Esta poderosa imagen tiene su correspondencia, a los efectos de esta analogía, en el hecho de que es la vida, al evolucionar, lo que deforma el tiempo o nuestra percepción de él.

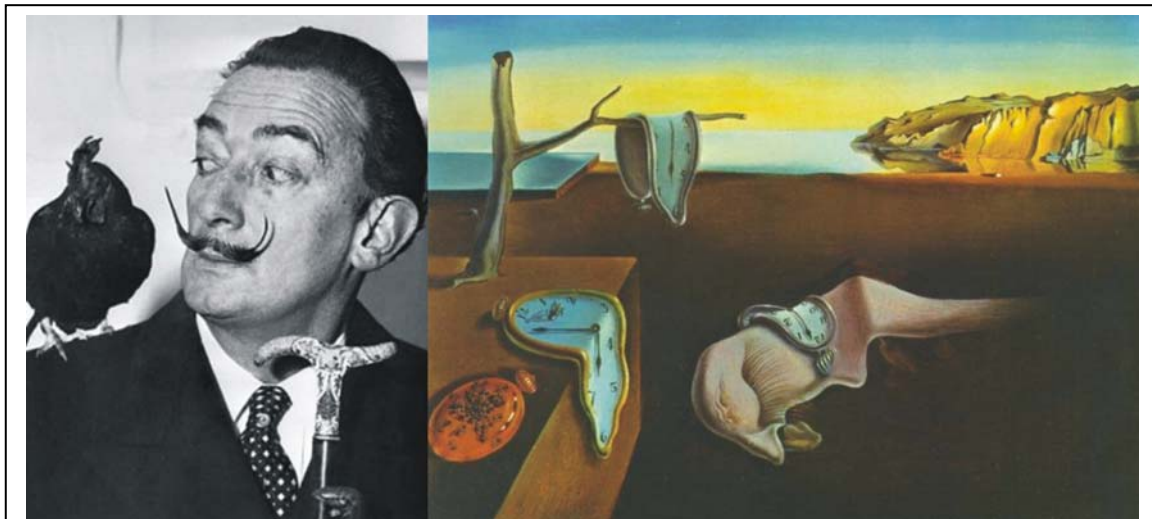


Figura 1.2. Salvador Domènec Felip Jacint Dalí i Domènec, 1<sup>er</sup> Marqués de Dalí de Púbol (1904 –1989), fue pintor, modista, cineasta y un personaje muy pintoresco. En sus cuadros revela influencias psicoanalíticas y científicas. La persistencia de la memoria (1931, 24 x 33 cm) de Salvador Dalí, óleo sobre lienzo de estilo surrealista conservado en el MoMA de Nueva York. Aparece la bahía de Port Lligat en la que hay tres relojes blandos y deformados, inspirados en el queso camembert. La cara con largas pestañas está inspirada en una roca del cabo de Creus. La paleontología está descrita aquí de manera estupenda (¿e involuntaria?).

Toda esa arquitectura de conceptos se basa en el objeto de estudio de la Paleontología, ya mencionado: los restos que dejan los organismos que habitaron en el pasado, es decir, los fósiles, esas pequeñas ventanas a la historia de la vida, por las cuales se recupera el extraño mundo que fue y ya no es, pero que dejó huellas todavía vigentes. Estos restos no se refieren apenas a los más famosos, como los huesos de grandes vertebrados, particularmente los dinosaurios. Claro que hay fósiles gigantes, e incluso son los más conocidos, pero los microscópicos son, por su propia naturaleza, mucho más numerosos. Además de los restos de los propios organismos, se incluye en este concepto a los restos de su actividad, los llamados icnofósiles, que serán tratados en el Capítulo 7. Queda definir, sin embargo, cuánto hay que desandar el tiempo hasta alcanzar ese pasado de que habla la definición de fósil. Por convención, se toma como límite más o menos arbitrario la antigüedad de 10.000 años, que convenientemente coincide bastante bien con el final de la última glaciación. En resumen, **fósil es todo resto de un organismo o de su actividad con una antigüedad mayor a 10.000 años**. Otras definiciones dicen que es el resto de un organismo extinguido, una sutileza válida para antigüedades recientes, como el Cuaternario pero cada vez menos relevante en edades más remotas.

Estas nociones y muchas otras, magistralmente representadas, están en “La persistencia de la memoria”. ¿Están claras las claves de este “Código Dalí”? Una idea más es la del vínculo con la Geología, que viene a continuación.

## Carácter interdisciplinario de la paleontología: Geología

Ninguna ciencia está sola. Deben concebirse los segmentos en los que está separada la realidad, y que llevan nombres que los identifican, como los esfuerzos de la mente humana para aprehender lo inaprehensible, lo incalculablemente diverso, lo intrincadamente complejo. Sin embargo, no debemos caer en nuestra propia trampa, porque la realidad es única. Por lo tanto, todo lo que se separa para entenderlo mejor está destinado, cuando percibimos la ventaja de la síntesis sobre el análisis, a volver a unirse con significados nuevos.

Como quedó dicho algunos párrafos más arriba, la primera y más amplia frontera de la Paleontología, la parte de las ciencias de la vida que narra la diversidad biológica desde que el mundo es mundo (o casi, ver capítulo 2), es con la Geología, por excelencia la disciplina de las ciencias de la Tierra. Además de significar lo que quedó de la Evolución en movimiento, retazos de la biósfera que fue, los fósiles son parte de la litósfera, el mundo pétreo de las rocas y se comportan como tales. El tránsito de aquel mundo a este último es el objeto de estudio de la Tafonomía, que veremos más adelante en este capítulo y también en el 6. Además, los fósiles son a la vez privilegiada herramienta con la que se nos revelan los cambios de la corteza terrestre, así como los organismos que los generaron son el producto de esos cambios geográficos (capítulo 8) y climáticos (capítulo 9).

### **Geología**

La Geología es una ciencia que estudia la estructura de la corteza terrestre, su moldeado externo y los procesos que le dieron origen y su ordenación temporal. En resumen, estudia la historia de esos procesos geológicos. Tiene relación con otras materias como geografía, química, y otras, particularmente con la biología a través de la paleontología (figura 1.3).



Figura 1.3. Relación de la Geología con otras áreas del conocimiento.

La historia da un orden relativo a los eventos del pasado, es decir, se refiere a los sucesos que ocurrieron antes o después de otros

pero no se conoce la edad exacta en que ocurrieron. En cambio la edad absoluta es la fecha exacta del suceso, como la que nos brinda el estudio de isótopos radiactivos en las rocas, como se verá en el capítulo 2.

## **Corteza terrestre**

La Tierra se compone de capas, diferenciables según su comportamiento químico o físico. Desde el punto de vista químico, la capa más profunda es el núcleo interno, que es sólido y compuesto de hierro. La capa siguiente es el núcleo externo, de estado líquido y compuesto de hierro y níquel, cuyas corrientes son responsables del campo magnético. A continuación, se presenta el manto inferior, compuesto por magnesio, hierro, calcio, potasio, sodio y sílice, y el superior, parcialmente en estado líquido, con similar composición pero en distinta proporción. Finalmente, la capa más superficial es la corteza.

Según el comportamiento físico, es decir, debido al comportamiento de las ondas sísmicas en profundidad, la estructura tiene límites que coinciden parcialmente con la estructura química. Consideremos la litósfera, integrada por la corteza y el manto superior y que es una capa sólida flotante sobre la astenósfera, más líquida. La litósfera se divide en grandes placas que se disponen como piezas en un puzzle móvil. Las interacciones son de tres tipos: las placas se separan (borde divergente, donde se forma corteza), chocan (borde convergente) o rozan (borde transformante). Existen dos tipos de corteza: oceánica (más delgada pero mucho más densa) y continental, y en los casos de choque de placas la corteza oceánica tiende a hundirse en el proceso llamado subducción en borde convergente. En los bordes divergentes se crea corteza y en los convergentes se destruye.

La Teoría de celdas convectivas o modelo pasivo explica por qué se mueven las placas; el mecanismo es similar al del agua en un recipiente al hervir, los fluidos calientes son menos densos y tienden a subir y luego se hunden al alejarse de la fuente térmica, como ocurre en el manto superior. También existe un modelo activo, que propone que la placa misma genera su movimiento por las fuerzas hacia arriba en el borde divergente y el peso hacia abajo en el borde convergente. Esta teoría surge porque existen placas que en su mayoría tienen bordes divergentes que no pueden ser explicados por la teoría de celdas convectivas.

## **Procesos Geológicos.**

Se refiere al ciclo de las rocas o ciclo geológico y se divide en ciclo endógeno (se da por dentro de la Tierra) y ciclo exógeno.

## **Rocas.**

Los objetos de estudio de la Geología son las rocas. Una roca es una sustancia sólida (no es ni líquida ni gaseosa) formada por procesos químicos, físicos y también biológicos. Otra definición es: conjunto o agregado de uno o más minerales, cohesivo y muchas veces heterogéneo. Un mineral es una sustancia química inorgánica formada por procesos geológicos naturales (es decir, sin intervención humana) con composición más o menos homogénea y que presenta un



cierto orden interno. Una sustancia química puede derivarse de elementos químicos aislados (por ejemplo, el oro) o compuestos más complejos (por ejemplo, el cuarzo, que es óxido de silicio). Una de sus características es el orden interno definido; los átomos (cationes y aniones y los enlaces) se ordenan de tal forma que forman una red cristalina, aunque entre la red pueden existir ciertas impurezas. Que aportan coloración.

Las rocas se pueden dividir en tres grandes grupos: ígneas, metamórficas y sedimentarias.

**En rocas ígneas** son importantes tres conceptos: magma (líquido rojo comúnmente llamado lava), cristalización (cuando el magma por diversos procesos se solidifica o cristaliza, formando primeros minerales y rocas ígneas) y altas temperaturas (el magma se encuentra a altas temperaturas). Dependiendo de dónde se enfríe el magma, las rocas ígneas se pueden clasificar en rocas **volcánicas**, que se forman en superficie cuando el magma se solidifica en contacto con la atmósfera provocando un desarrollo de cristales debido al enfriado rápido, **hipoabisales**, que se forman en nivel cortical intermedio con un enfriamiento relativamente lento y **plutónicas**, en las que el magma se enfría en niveles corticales profundos, con el consecuente gran desarrollo de los cristales por enfriamiento muy lento. También se clasifican en básicas y ácidas en base a los porcentajes de óxido de silicio (estos conceptos no se relacionan con el concepto de PH). Generalmente (tendencia) cuanto más oscura la roca, más básica es.

**Rocas metamórficas:** se forman a partir de rocas preexistentes debido a un aumento de presión y temperatura o también por un cambio en composición química. Estas transformaciones se dan en estado sólido (si se fundiera pasaría a ser un magma y luego originaría una roca ígnea). El protolito es la roca que sufre el metamorfismo (ejemplo: filitas -> piedra laja). Concepto de grado de metamorfismo, habla de tan "transformada esta la roca", alto grado -> mayor transformación, en general se puede ver de forma práctica en el aumento del tamaño de los cristales (mayor aumento en alto grado).

**Rocas sedimentarias:** están formadas por fragmentos de otras rocas o precipitados. Debido a que se forman en presiones y temperaturas ambientales en el ciclo exógeno, los minerales que originados a altas temperaturas y presiones se vuelven inestables. Así, las estructuras tienden a alterarse para alcanzar una nueva estabilidad en las condiciones de temperatura y presión ambientales. Las rocas sedimentarias son las ideales para contener fósiles, principalmente las rocas de clastos más finos, aunque pueden llegar a ocurrir en rocas metamórficas de bajo grado. Las etapas de la formación de las rocas sedimentarias son la **hipergénesis**, que corresponde a la meteorización o intemperismo por acción física o química, la **sedimentogénesis**, esto es la erosión, el transporte y la depositación y la **diagénesis**, que son los procesos que producen como resultado la roca sedimentaria propiamente dicha.

## **Clasificación de rocas sedimentarias**

Existen tres grandes grupos: clásticas, químicas y organógenas.

**Clásticas:** aquellas que se forman por partículas llamadas clasto, es decir los fragmentos de roca o mineral transportados (por ejemplo, un grano de arena). Son típicos los conglomerados, las areniscas y las pelitas. Otro componente fundamental es el cemento, es decir, la materia de origen químico que aglutina a la roca y que le da cierto grado de tenacidad. Se reconocen cuatro tipos básicos de cementos: óxido de hierro, óxido de silicio, carbonatos y sulfatos. Las rocas sedimentarias clásticas se clasifican por el tamaño en mm de diámetro de los clastos. Las psefitas (más de 2 mm) son los conglomerados y brechas dependiendo del grado de redondez, las psamitas (entre 2 y 0,62 mm) son las areniscas, y las pelitas son las limolitas y arcillitas, en las que el diámetro es menor a 0,62 mm y 0,004, respectivamente. Existe una relación entre el agente de transporte, su energía y el tamaño de los clastos que transporta, que imprime ciertas características en las rocas. La presencia de clastos más finos implica menor energía).

Rocas **químicas** o de precipitación: se forman por precipitación de elementos altamente concentrados en una solución que sobrepasan la constante de precipitación (ejemplo BIFs y evaporitas, rocas que se forman por evaporación y precipitación de sales).

**Organógenas:** formadas por más del 50% de organismos en posición de vida, es decir, que no fueron transportados. Si sufren transporte se consideran bioclastos y la roca es clástica, para lo cual hay que buscar evidencia de transporte en los restos de los organismos.

Los elementos necesarios para la descripción de rocas sedimentarias son la textura (tamaño de grano, interacción entre minerales, color), estructura (disposición de los sedimentos en el espacio) y contenido fósil.

## **Carácter interdisciplinario de la paleontología: Otras disciplinas**

Como se ve en la ilustración de la figura 1.4, la Paleontología tiene contactos con la Matemática, cuyos formalismos permiten acceder a la interpretación de fenómenos de naturaleza estadística, geométrica y otros. La Física, que en los últimos siglos le dio prioridad a lo inanimado, vuelve a su esplendor newtoniano (después de todo, el objeto que cayó e inspiró al genio de Cambridge a concebir la gravitación universal no fue un cuerpo inerte, como una piedra o un libro, sino una muy viva manzana) a través de la biomecánica, que colabora en descubrir los movimientos y aptitudes de organismos extinguidos que de otra manera nos ocultarían sus tesoros. La Astronomía tampoco es ajena a esta confluencia, sea por los ciclos de la órbita terrestre que se verán en el capítulo 8 o por la reciente importancia del estudio de los impactos extraterrestres y

su consecuencia en las grandes extinciones (capítulo 4). Para completar esta breve selección, debe mencionarse a la Química, sea por su importancia en las dataciones absolutas (ver

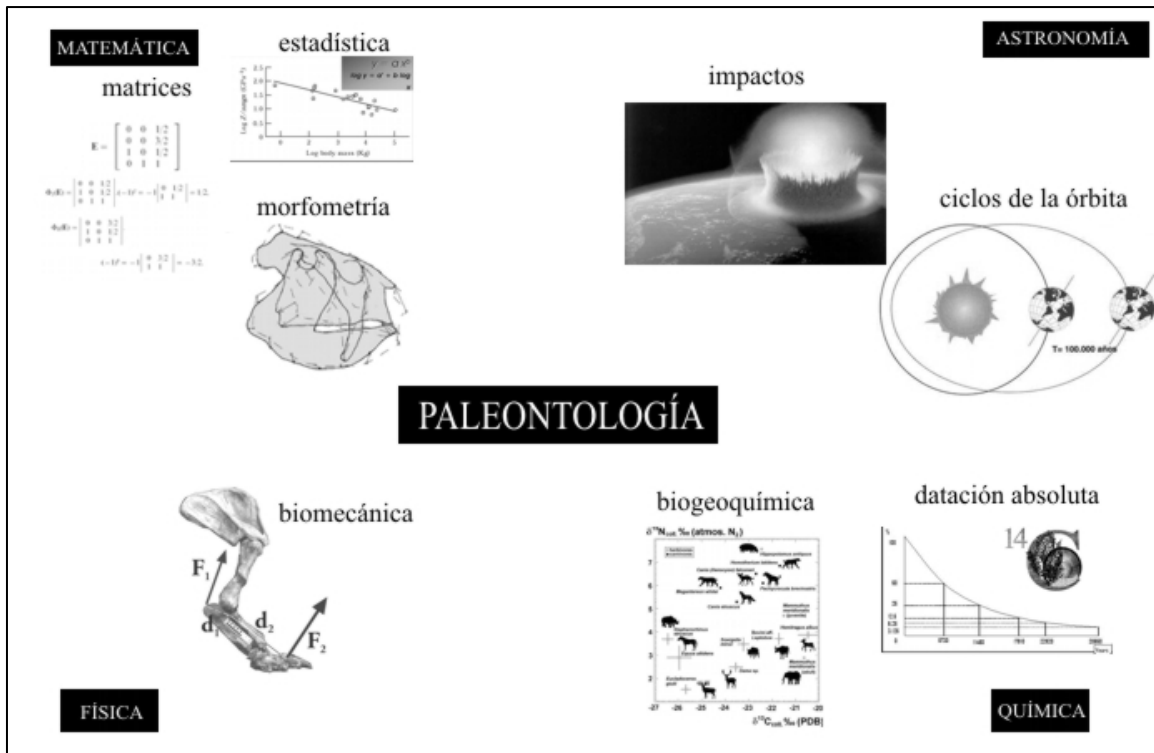


Figura 1.4. Relaciones de la Paleontología con otras disciplinas.

capítulo 3) como en el moderno enfoque de la biogeoquímica de utilidad en la reconstrucción paleoecológica (capítulo 6) y paleoclimática (capítulo 8).

**Actualismo**

Con este nombre se conoce un principio de amplia aplicación en Paleontología y Geología: puede enunciarse como el precepto metodológico que sostiene, como punto de partida, que las características físicas, químicas, biológicas y demás del pasado eran iguales que las presentes. Esto implica una enorme contradicción, pues toda la paleontología es una negación de este principio: si todo era exactamente igual, ¿para qué paleontólogos? Cabe afirmar entonces que la Paleontología es, paradójicamente, todo lo que no es actualismo.

**Impacto cultural de la Paleontología**

Como conviene en todo capítulo introductorio, es del caso recordar el valor que la sociedad le otorga a esta disciplina, como se observa a través de las manifestaciones culturales. Debido a la espectacularidad de su objeto de estudio más conocido, los dinosaurios, feroces gigantes extinguidos hace mucho, el cine le ha dedicado una gran importancia a la Paleontología, notablemente en la saga de *Jurassic Park*, basada en la obra de Michael Crichton.

Además de otras expresiones cinematográficas y literarias, hay que destacar el creciente número de artistas plásticos que encuentran en la Paleontología motivo para sus obras. El trabajo de reconstrucción, sea de pintura o escultura, está basado en una comprensión anatómica y ecológica de los organismos pasados y su ambiente y, a la vez, provee de elementos para que los investigadores vean sus preciados objetos de estudio bajo una luz nueva.

### La naturaleza de las inferencias en Paleontología

Desde que la Paleontología es la disciplina que estudia los fósiles a la luz de la Evolución, esto es, desde mediados del siglo XIX, cuando el mundo académico y la sociedad toda se vieron sacudidas por la obra de Darwin, se sostiene que el registro fósil es incompleto. Esto es obvio, porque la materia se recicla incansablemente y justamente la fosilización implica que algo se escapó de esos ciclos, por lo que es la excepción y de ninguna manera la regla. ¿Cuánto cabe decir que las inferencias paleontológicas son débiles? En gran medida, ciertamente: hay ejemplos de que un minúsculo fragmento de diente llevó a propuestas sobre la posición de masas continentales enteras. Hay a quien eso le suena exagerado, pero no es muy diferente de lo que pasa en otras áreas. Resulta curioso cómo hay quienes cuestionan la validez de los enfoques paleontológicos y, al mismo tiempo, están dispuestos a aceptar las muchas implicancias bioquímicas, evolutivas, sistemáticas y otras de tomar una pequeña mancha en un gel como la **absoluta verdad** sobre el fecundo ADN.

Así trabaja la ciencia, con pequeñas luces que van jalonando la inmensa oscuridad, con hipótesis que, como decía Vinicius de Moraes sobre el amor, son infinitas mientras duran. Y normalmente duran poco.

#### *Soneto da fidelidade*

*Vinicius de Moraes*

*De tudo, meu amor serei atento  
Antes, e com tal zelo, e sempre, e tanto  
Que mesmo em face do maior encanto  
Dele se encante mais meu pensamento.*

*Quero vivê-lo em cada vão momento  
E em seu louvor hei de espalhar meu canto  
E rir meu riso e derramar meu pranto  
Ao seu pesar ou seu contentamento.*

*E assim, quando mais tarde me procure  
Quem sabe a morte, angústia de quem  
vive  
Quem sabe a solidão, fim de quem ama*

*Eu possa me dizer do amor (que tive):  
Que não seja imortal, posto que é chama  
Mas que seja infinito enquanto dure.*

## Capítulo 2

# Estratigrafía

## Generalidades

La Paleontología, como ya se dijo, es la intersección entre las áreas del conocimiento de la Vida y las de la Tierra. Una parte sustancial de esa interfase, necesaria para comprender las relaciones entre las rocas, los seres vivos y el tiempo, es la Estratigrafía.

Esta rama de la Geología estudia las rocas estratificadas, esto es, principalmente las de origen sedimentario, desde un punto de vista espacial y temporal. Este tipo de enfoque implica la correlación de las unidades geológicas, los cuerpos de roca, de diferentes lugares. Para conseguir esta correlación, se usan distintos criterios:

### 1. Unidades de roca (Litoestratigrafía).

“Lito” proviene del griego, *λιθος*, que significa roca y, por lo tanto, este tipo de enfoque es el que aborda a las unidades de roca entre sí, por características tales como su granulometría, color, etc.

### 2. Fósiles (Bioestratigrafía).

Por supuesto, el prefijo “bio”, del griego *βίος*, alude a la vida. Gracias a la presencia de restos de organismos que estuvieron vivos, o sea, de fósiles, se puede decir que dos unidades de roca son correlativas porque comparten los fósiles de ciertos organismos que vivieron en un tiempo acotado. Esto indica que ambas rocas se depositaron a la misma vez.

### 3. Unidades de tiempo geológico (Cronoestratigrafía) y otros atributos.

La etimología es de nuevo muy clara: cronos, del griego *χρονος*, tiene que ver con el tiempo. En este enfoque, las rocas se datan y, si tienen la misma edad, entonces son correlativas.

Un concepto muy importante, ya mencionado, es el de la correlación, que puede definirse como el establecimiento de correspondencia entre unidades estratigráficas separadas, y puede ser de dos tipos. En primer lugar, la correlación espacial indica que las unidades correlacionadas tienen continuidad física. Sin embargo, el concepto de mayor utilidad es otro, el de la correlación temporal: las unidades correlacionadas se formaron en el mismo tiempo.

### ¿Pero, para qué sirve la Estratigrafía?

La Tierra es estratificada, incluso en su estructura química más general de núcleo, manto y corteza. La estratificación es un proceso que se puede dar por variadas causas. En el caso de la Tierra, se debe a que los materiales que la forman tienen densidad distinta y son atraídos diferencialmente por la gravedad.

En el caso de rocas sedimentarias, se da por un cambio en las condiciones por las que se depositaron cada una de sus capas. Son esas discontinuidades en la depositación, así como la erosión, las que permiten identificar las capas de roca que llamamos estratos. Que haya estratos implica que cambió alguna condición durante su depositación, como la energía del medio, la velocidad de la corriente, o la composición de los sedimentos, por citar algunos ejemplos.

### La Estratigrafía, ciencia de las cuatro dimensiones:

En efecto, la Estratigrafía tiene en cuenta las 3 dimensiones del espacio y le agrega la cuarta, el tiempo en que se formaron esas rocas (figura 2.1).

El espacio es, por supuesto, la extensión geográfica de esta unidad de roca, unido a su espesor.

Con respecto al tiempo, los estratos se van superponiendo en secuencia. A medida que se va subiendo en esa sucesión de estratos su posición en el tiempo varía.



Figura 2.1. Afloramiento de rocas estratificadas

### Importancia de la Estratigrafía

La importancia de la Estratigrafía se basa en diversos fundamentos. En primer lugar, las rocas estratificadas (principalmente sedimentarias) representan el archivo más completo de la evolución del planeta. En efecto, desde que se conocen rocas, hace 3.800 millones de años, se puede inferir la evolución atmosférica, de los seres vivos y de la corteza terrestre.

Por ejemplo, la demostración de que existen procesos evolutivos orgánicos fue posible gracias al conocimiento estratigráfico de las unidades de roca que contienen fósiles.

Este conocimiento permite decir qué fósiles son anteriores o posteriores a otros, lo que está en la base misma de la comprensión de la evolución de los seres vivos.

Por otra parte, la Estratigrafía tiene una enorme importancia aplicada, relacionada a la economía, pues es una herramienta esencial en la búsqueda de recursos minerales, como metales, carbón, petróleo, etc.

### Principios de la Estratigrafía

Estos principios fueron establecidos por Niels Stensen, cuyo nombre, como era común en su época entre académicos, fue latinizado. Por esa razón se lo conoce como Nicolaus Steno.

#### 1- Principio de la horizontalidad original

Las rocas sedimentarias se depositan, al ser observadas a gran escala, como estratos horizontales o casi horizontales. El fundamento de este principio es muy obvio, pues la sedimentación sigue la ley de la gravedad. Sin embargo, hay sutilezas, como en el caso de la oblicua depositación de las dunas, entre otros.



Figura 2.2. Niels Stensen, anatómo, geólogo y obispo danés. Copenhague, 1638 – Schwerin 1686.

#### 2- Principio de superposición de los estratos



Figura 2.3. Estratos horizontales

Los estratos se depositan secuencialmente, de manera que, en una secuencia sedimentaria no deformada, cada estrato es más joven que el estrato que está inmediatamente debajo. En el ejemplo del esquema mostrado en la figura 2.3 y 2.5, el estrato azul es posterior al rojo y el negro es posterior a ambos.



### 3- Principio de las relaciones de corte



Figura 2.4. Estratos cortados por un cuerpo de rocas

Toda estructura geológica (cuerpo de roca, falla, superficie, etc.) que corta a otra es más joven que ésta. En la figura 2.4, la estructura que corta, un filón de granito, representado con cruces, es más joven que toda la secuencia sedimentaria, pues atraviesa todos los estratos.



Figura 2.5. Secuencias no deformadas (Tandilia, Argentina): Dos litologías: areniscas cuarzosas (más modernas) y arcillitas (más antiguas). La erosión da forma de meseta a este conjunto de rocas.

Figura 2.6. Secuencias plegadas (Cinturón Damara, Namibia).



En la figura 2.6 se observa el buzamiento o inclinación de las rocas. Originalmente se trataba de un fondo marino, con estratos depositados horizontalmente, pero sufrió una compresión por movimiento de placas tectónicas que provocaron un plegamiento. Cuando hay secciones deformadas por plegamientos, normalmente debidos a movimientos tectónicos, surgen varios problemas a resolver, como se detalla a continuación.

**Problema 1:** Si no se conoce la polaridad de los estratos, no es posible determinar la Estratigrafía.

**Solución:** Criterios geopetales (ver más abajo).

**Problema 2:** Si no se conoce la estructura geológica, no es posible determinar la Estratigrafía, por las consecuencias que tienen los plegamientos, como el de la figura.

**Solución:** Confección de mapas geológicos y estudio de la geología estructural del área.

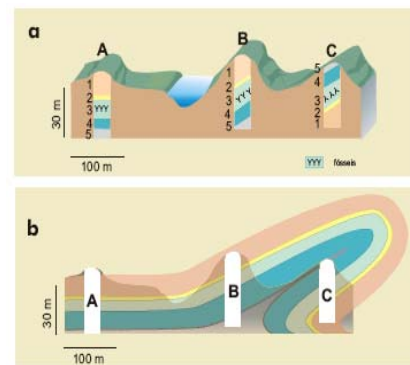


Figura 2.7. Estratos plegados

**Criterios geopedales:** mencionados más arriba, son los que permiten dar solución al problema de la polaridad de los estratos.

1) Gradaciones granulométricas.

Los estratos presentan partículas cada vez más finas porque va disminuyendo la energía, dada por la velocidad de la corriente que las transporta y deposita. Así, las partículas son mayores al comienzo del proceso, cuando hay más energía, y menores a medida que la energía disminuye. (figura 2.8) Como siempre, hay excepciones, como los casos de turbiditas e inunditas.



Figura 2.8 Gradación granulométrica

2) Bases erosivas.

A pequeña escala, el contacto entre los estratos no es plano, debido a la erosión que actuó sobre el antiguo antes de que el nuevo se depositase. Los estratos de la figura que acompaña este texto fueron cortados por base erosiva, por lo que la arenisca clara es posterior a pelita oscura. Entre la pelita y la arenisca, la energía de la corriente fue máxima y no hubo más que erosión, lo que impidió que hubiese depositación. Más tarde, la velocidad de la corriente tuvo que disminuir para depositar los primeros clastos y luego aún más para que se depositasen estos clastos cada vez más finos.

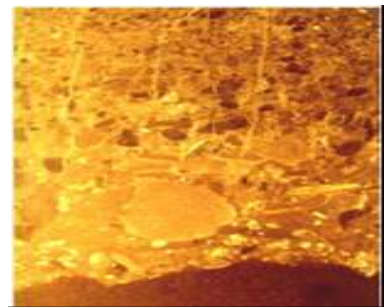


Figura 2.8. Granos de pelita incluidos en arenisca.

Otra manera de buscar esa evidencia es estudiando el sedimento de más cerca. En el caso de la figura 2.8, se ve que hay granos de pelita incluidos en la arenisca. Por lo tanto, se puede concluir que la pelita debió haber existido antes para poder ser incorporados a la arenisca.

3) Discordancias.

Se conoce por este nombre la situación en la que hay una gran superficie erosiva. En el ejemplo de la figura 2.9 de estratos plegados por una orogenia, la pelita (inferior) se



Figura 2.9. Superficie erosiva.

formó antes que la arenisca, ya que la pelita no pudo haberse depositado de punta sobre arenisca. Entre pelita y arenisca, hay una discordancia angular de casi 90° entre los estratos

Estructuras sedimentarias conocidas.

En estos casos, las superficies quedan definidas por estas estructuras. Véanse las ondulitas, llamadas también *ripples*. (figura 2.10)



Figura 2.10. Ondulitas



Figura 2.11. Estratificación cruzada

Otro ejemplo es el de la estratificación cruzada. Los estratos siempre son cóncavos hacia arriba.

Fósiles.



Los estromatolitos ya fueron mencionados como bioconstrucciones formadas por cianobacterias que avanzan en pos de la luz. Estas bioconstrucciones forman siempre curvas con su concavidad hacia arriba (figura 2.12)

Figura 2.12. Estromatolito

### Representación de formas estratigráficas.

Para la Estratigrafía es de gran importancia representar gráficamente las observaciones. Por supuesto, como es habitual en las ciencias de la Tierra, lo primero es ubicar los datos en un mapa, a veces complementados por secciones geológicas. Sin embargo, la principal forma de expresar gráficamente relaciones entre la sucesión de rocas es la de la columna estratigráfica. (figura 2.13)

Ésta se realiza una vez que están completos los cortes geológicos y que base y tope de la secuencia están determinados por los criterios geopetales recién mencionados. Véase el ejemplo del paquete representado en Cerro Las Ventanas.

### Unidades estratigráficas

#### 1. Litoestratigráficas

Las unidades estratigráficas son aquellos cuerpos de roca, ya sea sedimentaria, ígnea o metamórfica, que quedan definidos y son reconocibles en base a sus propiedades litológicas, esto

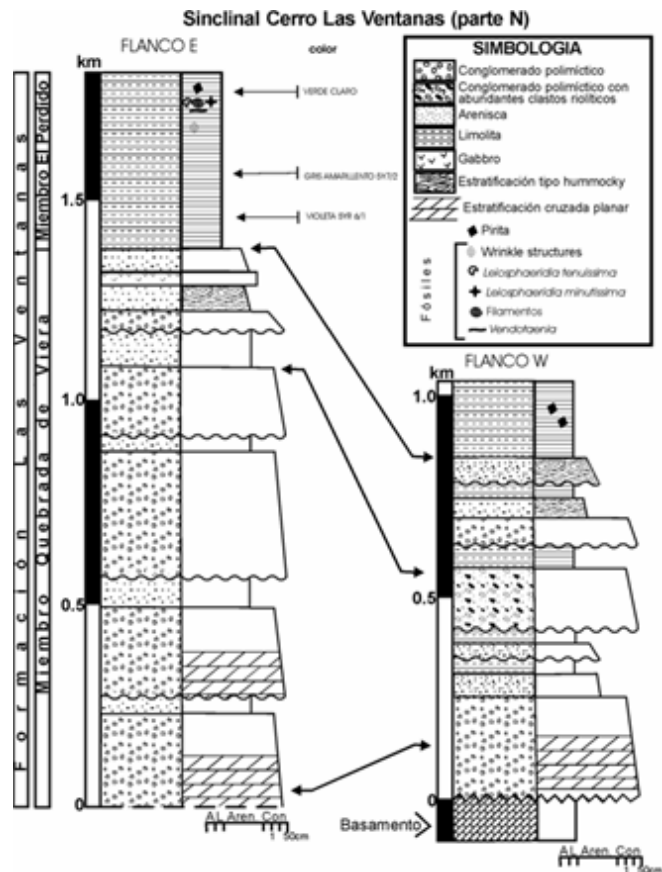


Figura 2.13. Columna estratigráfica

es, por su mineralogía, granulometría, textura, estructura, color, presencia de fósiles, etc., así como por sus relaciones estratigráficas.

Según la jerarquía, y de mayor a menor, estas unidades son: Supergrupo, Grupo, Formación, Miembro y Capa. La unidad básica es la Formación, que se define como el cuerpo de roca con atributos litológicos particulares, cartografiable a una escala razonable (1:10.000 o mayor).

#### 2. Bioestratigráficas

Unidades de roca caracterizadas y definidas por su contenido fósil, también llamadas biozonas. Es necesario, en este punto, pasar a definir algunos conceptos importantes. En primer lugar, se llama fósil guía al de importancia para la correlación temporal. Se trata de fósiles con biocrón corto, amplia distribución geográfica, abundante y fácil de identificar.

Se define biocrón como el tiempo en que vivió esa especie entre su aparición y su extinción. Son buenos ejemplos de fósiles guía, los graptolitos, los amonites, las acritarcas y los foraminíferos, entre otros.

Por otra parte, se le llama fósil de facies a los que están restringidos a ambientes particulares, o sea, que son dependientes del sustrato, de la temperatura o la luz, por ejemplo, y con largo biocrón. Los corales y los icnofósiles son buenos fósiles de facies.

Entre los tipos de biozonas, se encuentran las siguientes:

- 1-Zona de extensión. Biocrón de un fósil guía.
- 2-Zona de extensión concurrente. Superposición de biocronos.
- 3-Zona de intervalo. Intervalo entre extinción de dos taxones, o entre extinción y aparición.
- 4-Zona de linaje. Representa un segmento de un linaje evolutivo.
- 5-Zona de conjunto. Caracterizada por una asociación de 3 o más taxones.
- 6-Zona de apogeo o acmé. Caracterizado por el pico de abundancia de un fósil.

### 3. Cronoestratigráficas y geocronológicas

Las unidades cronoestratigráficas son cuerpos de roca formados en un intervalo de tiempo específico. Las unidades de tiempo geológico durante las cuales se formaron las unidades cronoestratigráficas se llaman unidades geocronológicas. ¿Difícil, no? Léase de nuevo y queda más claro.

Unidad cronoestratigráfica	Unidad geocronológica (tiempo)
Eonotema	Eón ("Fanerozoico")
Eratema	Era ("Mesozoico")
Sistema	Período ("Jurásico")
Serie	Época ("Jurásico Inferior")
Piso	Edad ("Toarciano")
Subpiso	Sub-edad

### Tablas de tiempo geológico y métodos de datación

En ninguna parte del planeta tenemos toda una secuencia de roca que abarque toda la historia de la Tierra, porque nunca hubo una cuenca que funcionase durante tanto tiempo. De hecho, debido a diversas causas, se calcula la vida media de las cuencas en unos 100 millones de años.

En primer lugar, las cuencas van recibiendo y acumulando sedimentos, hasta que se llenan, lo que se conoce como colmatación. Por otra parte, es importante el efecto de las placas tectónicas, por el cual el fondo marino, la cuenca por excelencia, es plegado y levantado en lo que se llama un orógeno.

### Métodos de datación relativos y absolutos

Puede decirse que la razón de ser de la Estratigrafía es la datación, es decir, la determinación de la antigüedad de las rocas. Para ello se apela a los métodos de datación, relativos y absolutos.

Entre los primeros se cuenta, seguramente como principal, la bioestratigrafía. Puesto que los mismos procesos físicos producen los mismos tipos de sedimento, los fósiles fueron y siguen siendo el origen de evidencia privilegiado para poner el número de página al libro de la historia de la Tierra. En tiempos más recientes, aparecieron otros métodos más sofisticados, como la quimioestratigrafía, que registra las variaciones temporales en la composición química o isotópica, o la magnetoestratigrafía, que estudia las inversiones del campo magnético. Los métodos relativos no indican la cantidad de millones de años de una roca, sino si es anterior o posterior a otra, inclusive en términos de a qué período pertenece. Entre sus ventajas se cuentan que permiten datar rocas sedimentarias y tienen gran confiabilidad y estabilidad. En cuanto a su precisión, normalmente es limitada, pero en circunstancias privilegiadas puede ser muy alta, como en el caso de las biozonas de ammonites en el Mesozoico de Europa, que representan períodos de tiempo tan cortos como 250 mil años.

### Métodos de datación absolutos

Se agrupan bajo el nombre de Radiocronología, pues están basados en el decaimiento de los isótopos radioactivos de ciertos elementos. El más conocido, por sus aplicaciones en arqueología, es el  $^{14}\text{C}$ , pero es válido solamente para los últimos miles o decenas de miles de años (ver cuadro) Ecuación fundamental de radiocronología:

$$\text{Tiempo} = (1/\lambda) \ln [1 + F/N]$$

donde  $\lambda$  es la constante de desintegración,  $F$  es la concentración del isótopo hijo, y  $N$  es la concentración del isótopo padre. Sin embargo, como habitualmente se data un mineral, y éstos se reciclan permanentemente en los procesos del ciclo geológico, hay que asegurarse de que el mineral se formó junto con la roca. Esto se cumple para las rocas ígneas y metamórficas de alto grado, pero no así en las sedimentarias. En este último

<u>Métodos y vida media (T) de algunos elementos</u>	
$^{238}\text{U}$ - $^{206}\text{Pb}$ .	T = 4,47 Ma. Se datan minerales, como el zircón.
$^{87}\text{Rb}$ - $^{87}\text{Sr}$ .	T = 48,800 Ma. Se data la roca total.
$^{40}\text{K}$ - $^{40}\text{Ar}$ .	T = 1,31 Ma. Se datan minerales y roca total.
$^{40}\text{Ar}$ - $^{39}\text{Ar}$ .	T = 1,31 Ma. Se datan minerales: .
$^{147}\text{Sm}$ - $^{143}\text{Nd}$ .	T = 106 Ma. Se data roca total.
$^{14}\text{C}$ .	T = 5.730 años. Se data materia orgánica y esqueletos.

caso, el resultado debe considerarse como una edad máxima del sedimento y debe apelarse a evidencias accesorias, como cuando se puede datar una capa de cenizas volcánicas o un filón, por ejemplo de granito, que corta la secuencia sedimentaria. Estos métodos son aplicables, como se vio, fundamentalmente a rocas ígneas y metamórficas de alto grado. Entre sus ventajas, proporcionan un valor numérico de edad en años y normalmente llegan a una gran precisión, del orden de medio millón de años para rocas muy antiguas y de cientos de años en el caso del  $^{14}\text{C}$ .

## Capítulo 3

# Historia de la Tierra antes del Fanerozoico

### El origen de la vida

La humanidad parece haber estado interesada en este tema desde siempre o, al menos, desde que hay testimonio escrito de su curiosidad, inventiva y otras andanzas intelectuales. Rompiendo el largo monopolio metafísico de las religiones, la ciencia pudo hacer su aporte hace relativamente poco tiempo. De los primeros esfuerzos actualísticos para recrear las condiciones primitivas de la vida en la Tierra, se destaca el experimento del biólogo norteamericano Stanley Miller en la década del '50 del siglo XX, inspirado en la teoría de la "sopa primordial" del científico ruso Aleksandr Ivanovich Oparin, según la cual un conjunto de moléculas orgánicas podría haber creado, en una atmósfera sin oxígeno y a través de la acción de la luz solar, moléculas más complejas que se incluirían en una gota de coacervado. Estas gotas, al fusionarse, irían creciendo para dividirse al alcanzar un tamaño apropiado, un primer ensayo de la muy diagnóstica reproducción.

En ese experimento (en realidad, una serie de ellos), se intentó simular la hipotética atmósfera anterior a la vida, con gases como metano, amoníaco e hidrógeno, en presencia de aminoácidos que, se piensa, se pueden formar espontáneamente pero sin las características propias de la materia viva, especialmente la capacidad de autorreplicación. El interesante resultado, que hace que el experimento mantenga su vigencia más de medio siglo después, fue que se produjeron sustancias más complejas gracias a la energía aportada por descargas eléctricas.

Existe una gran variedad de modelos, anteriores y posteriores a este experimento, entre los que se cuentan los que postulan que los genes estaban antes o los que proponen que el metabolismo, o algo así, tuvo lugar primero, que fue en el agua de la sopa primordial o en aisladas burbujas, en las bíblicas arcillas, en la profundidad de la cálida litósfera o incluso fuera de la Tierra.

Pero veamos cuáles son las evidencias que nos da el tiempo profundo del que trata este libro. ¿Cuáles son los aportes de la Geología y de la Paleontología a este clásico entre los temas de cuestionamiento humano?

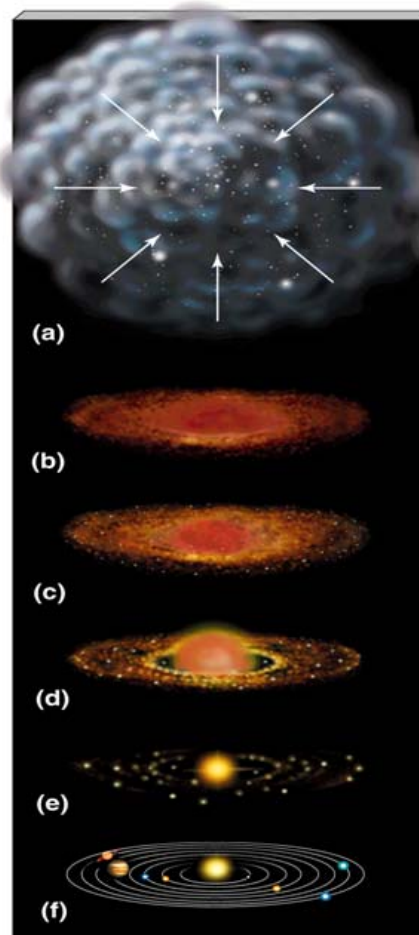


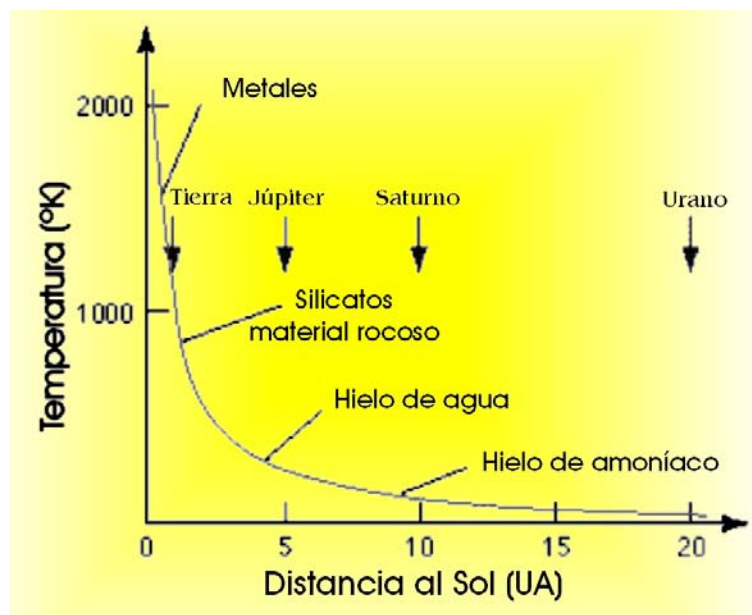
Figura 3.1. La formación del sistema solar.



De acuerdo a las propuestas de los astrónomos, la Tierra se formó hace 4.567 millones de años cuando el sistema solar era una nube rotatoria de gas, sobre todo helio e hidrógeno, y polvo, quizá consolidados en pequeños elementos llamados planetesimales (figura 3.1). Debido posiblemente a una explosión de una supernova cercana, la nube comenzó a girar más rápido y cobró la forma de un disco, en el que los protoplanetas y un centro mucho más caliente comenzaron a formarse, producto de la autogravedad. Ese centro emitía un viento solar que barrió con la materia no consolidada en los protoplanetas. No mucho después, aproximadamente hace 4.533 millones de años, se propone que se formó la Luna, por causa de un impacto con la Tierra de un objeto del tamaño de Marte. Este cuerpo hipotético fue llamado Theia, por el nombre de la mitológica madre de Selene, la Luna, entre los antiguos griegos. El mismo impacto puede haber provocado que la Tierra tenga su eje de rotación inclinado (y las consecuentes estaciones del año) y no perpendicular al plano de su órbita, como sería de esperarse en el modelo general propuesto, y de haber acelerado la rotación, causando la tectónica de placas que veremos más adelante. Y, además, es justamente la Luna la que estabiliza el eje terrestre, proporcionando las condiciones apropiadas para la vida.

El mismo proceso que formó a la Tierra fue el responsable de la formación de los restantes planetas que constituyen nuestro sistema solar. Cada planeta está aislado en el espacio y la distancia entre ellos aumenta a medida que nos alejamos del Sol. Todos ellos rotan en el mismo sentido que el Sol, en órbitas casi circulares y casi coplanares. El viento solar, ya mencionado, provocó que los planetas interiores quedasen libres de los gases más livianos, lo que permite diferenciarlos: los que están

más cercanos al Sol, es decir, Mercurio, Venus, Tierra y Marte, reciben el nombre de **planetas terrestres** debido a que son esencialmente sólidos, con un alto contenido en silicio, oxígeno, hierro y magnesio; mientras que los planetas más lejanos, es decir, Júpiter, Saturno, Urano



y Neptuno (pero no Plutón, recientemente degradado a planetoides), reciben el

Figura 3.2. Distancias al Sol y composición de los planetas

nombre de **jovianos**. Estos están compuestos por más de un 60% de gases, fundamentalmente hidrógeno y helio, rodeando a un núcleo sólido muy pequeño.

Una unidad astronómica (UA) son 150 millones de kilómetros, lo que corresponde a la distancia entre la Tierra y el Sol. A las 5 UA, donde está la órbita de Júpiter, se forma el hielo de agua (figura 3.2). Es por esto que las estructuras que están entre Marte y Júpiter, los asteroides, van a ser fundamentalmente rocosas; mientras que las que están por fuera de esta órbita, los cometas, serán fundamentalmente heladas. Esto tiene que ver con el hecho ya mencionado de que sus impactos contra la Tierra no siempre son negativos.

Aquella Tierra difería bastante de la que hoy conocemos. En aquel tiempo, a principios del eón Hádico (o Hadeano), no había océanos y se propone que su atmósfera original, como ya se dijo, compuesta de los muy livianos gases helio e hidrógeno, se voló por acción del viento solar. De hecho, la corteza parece haber estado completamente fundida, como consecuencia de su propio calor, pero también del tremendo bombardeo que parece haber habido entonces de objetos remanentes de aquel sistema solar todavía en formación. Aunque estas evidencias fueron borradas en nuestro planeta, se puede inferir que fue intensísimo por la maltrecha apariencia de la superficie lunar, que conserva las marcas por carecer de la recicladora atmósfera y de actividad de su corteza: si hubo vida en aquel momento sería la más antigua sobre la Tierra pero, de haber existido, pasó sin dejar registro alguno.

Sin embargo, abrumados ante la capacidad destructiva de los impactos, no debemos olvidar que no todos ellos son dañinos. El agua del planeta, casi inexistente al principio, y también su atmósfera secundaria, aparecieron como consecuencia del descomunal vulcanismo primitivo, que liberó los elementos correspondientes a partir de los minerales, pero sobre todo porque las trajeron los cometas que chocaron contra la Tierra primitiva.

Cuando la Tierra se enfrió lo suficiente, hace 3.800 millones de años, aparecieron océanos y una atmósfera de amoníaco, metano, vapor de agua, anhídrido carbónico y nitrógeno. Al carecer de oxígeno, no se formaba el protector ozono y la radiación ultravioleta llegaba hasta la superficie sin obstáculos. En ese contexto, y tal vez como la imaginaron Oparin y Miller, surgió la vida, quizá no por primera vez.

### **Rocas más antiguas**

Debido a aquel bombardeo, y a la consecuente y repetida fundición de la corteza primitiva, quedan escasísimas evidencias de las primeras rocas. Las más antiguas que se conservan están en el norte de Canadá con 4.000 millones de años, en un conjunto llamado Provincia Slave, milagrosas sobrevivientes de los fenómenos recién descritos. Por lo tanto, no hay

evidencia de los primeros 500 millones de años de la historia de la Tierra, o sea, la misma extensión temporal de **todo** el Fanerozoico.

### La evolución de los primeros 5 / 6 : la cuestión del oxígeno

Es hoy casi inconcebible la vida sin oxígeno.

Aquellos organismos que son capaces de vivir sin este elemento son una pequeña minoría del total de seres vivos, pues la amplia mayoría tiene un metabolismo aeróbico. Como ya se vio, esto era imposible en la Tierra primitiva, cuya atmósfera no solamente carecía de oxígeno, sino que éste, lejos de ser una condición indispensable para la vida que hoy concebimos, era (y en realidad todavía es) un poderoso veneno, un biocida absoluto. Cómo se transformó este veneno en una sustancia



Figura 3.3. En Uruguay, las rocas más antiguas se encuentran en el norte del departamento de Lavalleja. El zircón, un mineral muy resistente, se dató en 3.400 millones de años.

de la que la vida depende tanto es la más apasionante historia que encierran los primeros miles de millones de años de la historia de la Tierra.

Entonces, si en aquella atmósfera primitiva siempre hubiese existido la cantidad de oxígeno que existe hoy en día, no hubiera sido posible el surgimiento de la vida, puesto que aquellas primeras moléculas hubieran estado muy expuestas a la oxidación. Es ése el motivo por el cual se propone que en los inicios la atmósfera estaba prácticamente desprovista de  $O_2$ .

Sin embargo, por lo que se sabe, desde hace 3.500 millones de años el oxígeno ha ido aumentando progresivamente hasta alcanzar los niveles actuales. Ya en el Fanerozoico la composición de la atmósfera era bastante similar a la actual. Entonces, ¿de dónde sale ese oxígeno?

La llamativa respuesta a esa pregunta es que es de origen biótico. Las cianobacterias, primeros organismos fotosintéticos y responsables de la producción de oxígeno, fueron por ello atroces contaminantes, pues contribuyeron a eliminar a todos los seres que no se adaptaron a la nueva atmósfera.

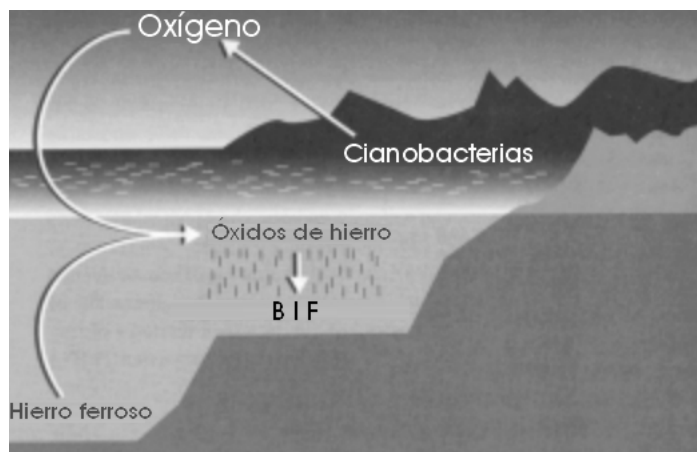


Figura 3.4. Formación de los *bifs*

Ese oxígeno progresivamente se transmitió al agua marina y fue transformando los iones ferrosos en férricos. Es decir, en aquel entonces, a medida que ese oxígeno se expandía por los océanos, el hierro presente se oxidaba, hasta la situación actual: hoy en día el océano es muy pobre en hierro.



Figura 3.5. Formaciones de hierro bandeado.

Estas variaciones en las concentraciones de los iones de hierro provocadas por el aumento del oxígeno quedaron registradas en ciertas rocas sedimentarias de origen marino. Las estructuras correspondientes reciben el nombre de formaciones de hierro bandeado, o BIFs por sus siglas en inglés. (figuras 3.4 y 3.5)

En estas rocas el hierro que estaba disuelto en el océano se precipitaba, ya sea de colores rojizos en su forma más oxidada, el ión férrico, o azul en su forma más reducida, el ión ferroso. Esta variación responde a los ciclos de las poblaciones de las cianobacterias.

Hasta hace 1.850 millones de años, estas formaciones eran comunes en los océanos. Algún tiempo antes de esto, hace 2.000 millones de años, comenzó un recambio en el registro geológico. Las BIFs comienzan a desaparecer y son sustituidas por las rocas rojas (conocidas también por su nombre en inglés *red beds*) de formación subacuática, pero lo suficientemente superficial como para estar completamente oxidadas. El oxígeno de la atmósfera alcanzaba a las rocas y las oxidaba completamente, transformando los iones ferrosos en férricos. El proceso se vio interrumpido mientras hubo hierro disuelto en los océanos. Una vez que este metal se precipitó en su totalidad, el fenómeno llegó a su fin.

### Primeros fósiles

Entre las primeras estructuras encontradas en el registro fósil atribuibles a la actividad orgánica están los estromatolitos (figura 3.6). Auténticos fósiles vivientes, puesto que se encuentran en la actualidad, son estructuras biogénicas, producto de la acción de colonias de cianobacterias que van atrapando en su mucílago partículas en suspensión. El primer registro data de hace 3.600 millones de años.

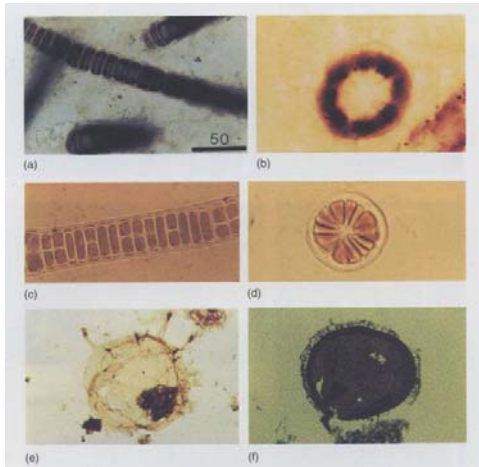
Los primeros organismos considerados eucariotas se encuentran en Bitter Springs, Australia, y datan de unos 830 millones de años, aunque hay posibilidades anteriores. ¿Qué características observables permiten determinar su pertenencia al grupo de organismos con células nucleadas?

Éste es un tema muy polémico. La característica diagnóstica de las células eucariotas es, por supuesto, la presencia de núcleo, cuyo potencial de fosilización es nulo, pues solamente se encuentran como fósiles las



Figura 3.6. Estromatolitos fósiles y recientes.

cubiertas celulares. Una característica de mayor importancia es el tamaño de las células; las



eucariotas suelen ser mayores que las procariotas. Sin embargo, esto es válido para los tamaños extremos pero resulta más confuso el caso de los intermedios. Las evidencias más fuertes provienen de la morfología de la cubierta externa, pues la de las eucariotas es compleja, dura y normalmente con ornamentaciones.

Figura 3.7. a, b, e y f fósiles de eucariotas proterozoicos. b y d formas de algas actuales.

### **Ediacara: Una ventana a la biodiversidad pasada**

En raras ocasiones, los organismos que no tienen partes duras fosilizables hacen su aparición en el registro fósil. Cuando el acúmulo de estas formas es suficiente se le llama *Fossilagerstätten* (término derivado de la jerga minera en alemán, que denota la parte más rica de un yacimiento), como es el caso de la llamada fauna de Ediacara, presente en rocas del Proterozoico tardío de Australia y otros lugares. Se trata de un conjunto de metazoarios, conservados por sus partes blandas, clasificados en Phylla hasta entonces desconocidos y con la inusual característica de ser organismos planos.

### **La explosión cámbrica y la diversidad fanerozoica**

A pesar de la inusual belleza conservada en los fósiles de Ediacara, es necesario destacar que en Paleontología la posibilidad de fosilización de un organismo y, por lo tanto, nuestro acceso a su existencia depende de la presencia de partes duras. En este punto, se conjugan los intereses

del paleontólogo, que intenta recuperar la información de la vida antigua por medio de estructuras más fáciles de conservar, y los del organismo, que se sirve de estas estructuras para su protección. Hasta la "Estaca Dorada" (*Golden Spike*) de principios del Cámbrico, hace 542 millones de años, las formas de preservación de los organismos eran más excepcionales.

La fauna más antigua, compuesta por pequeños organismos con exoesqueleto, se encuentra en el piso Tomotiense, así llamado por la localidad siberiana en la que fue descrita originalmente. Se la conoce también como *Small shelly fauna* y marca el comienzo de la gran diversidad biótica del Fanerozoico de organismos con exoesqueletos y, consecuentemente, fosilizables.

Las causas de esta explosión de la diversidad son variadas y serán tratadas separadamente. Cabe destacar, sin embargo, que, andando el Cámbrico, la presencia de una segunda ventana nos permite apreciar cómo era la vida más allá de lo mucho que nos indican los esqueletos. Esa segunda ventana, presente en rocas del Cámbrico medio, originalmente de Canadá pero después de muchos otros lugares es la llamada fauna de Burgess Shale (Figura 3.8). Conocida desde principios del siglo XX, los organismos que la componen fueron reinterpretados en los '80 y '90 como ejemplos de clados completamente desaparecidos, aunque más recientemente la clasificación se acercó un poco más a la tradicional.



Figura 3.8. Reconstrucción del mar fosilizado en Burgess Shale.

# MÓDULO II

DIVERSIDAD

## Capítulo 4

# Historia de la vida en el Fanerozoico

## Las faunas evolutivas marinas

Después de esta gran explosión de la diversidad, la vida siguió evolucionando por sus caminos. El entendimiento humano, en su afán de clasificarlo todo, hizo su esfuerzo para intentar poner orden en el caos de este estallido. Así fue como el gran paleontólogo J. John Sepkoski Jr. organizó estas variaciones y las agrupó en tres conjuntos a los que llamó faunas evolutivas, basadas en los fósiles marinos, que constituyen la gran mayoría de la materia prima paleontológica.

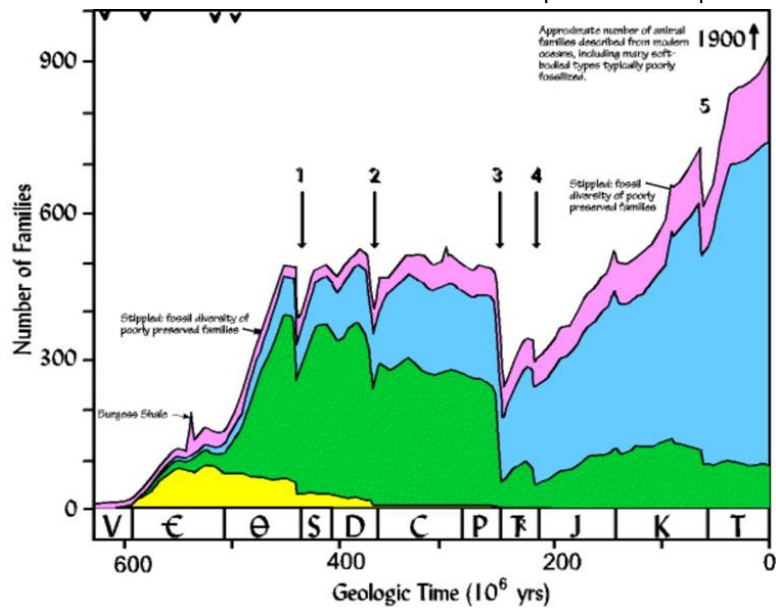


Figura 4.1. Gráfica de la diversidad marina (Sepkoski)

En la gráfica de la figura 4.1 puede verse cómo, después de la explosión cámbrica, la biodiversidad aumenta abruptamente hasta alcanzar una meseta que abarca un par de centenas de millones de años. El fin de este equilibrio está marcado por la más grande de las extinciones masivas, la del final del Pérmico (y, por ello, final del Paleozoico), en la que se extinguió el 95 % de las especies. Después de esta catástrofe, la diversidad se fue recuperando progresivamente hasta llegar a los altos valores presentes.

Otra información a destacar es que esta diversidad se encuentra marcada por los sucesivos episodios de extinciones masivas que tuvieron lugar durante los últimos más de 500 millones de años, aunque no se puede descartar que, durante el precámbrico, haya habido eventos de esta índole o quizá incluso mayores.

Se definen, además, tres faunas evolutivas: la Cámbrica, la Paleozoica y la Moderna.



La primera de ellas (figura 4.2) está compuesta por organismos de antigua estirpe y encuentra su auge durante el Cámbrico para ir decayendo paulatinamente a lo largo del Paleozoico. Algunos representantes de esta fauna son los famosos trilobites, los braquiópodos inarticulados y los moluscos monoplacóforos.

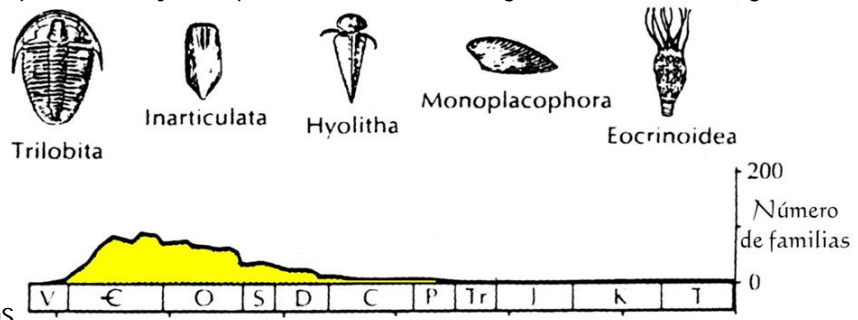
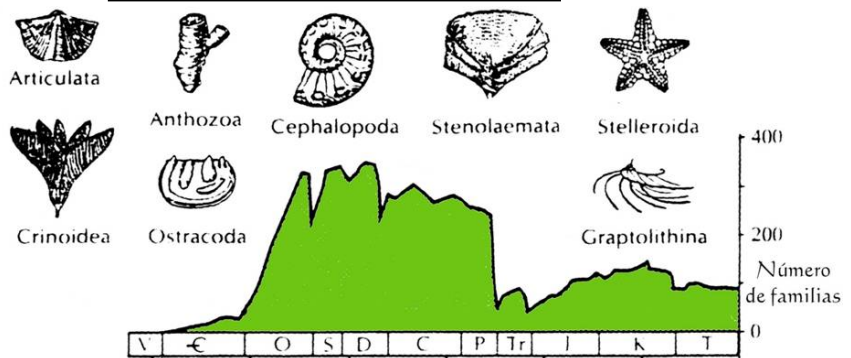


Figura 4.2. Fauna cámbrica.

La fauna paleozoica tiene otro comportamiento (figura 4.3). Se observa un gran incremento de su diversidad durante el



Ordovícico pero ésta decae levemente a lo largo del Paleozoico, y siente fuertemente la crisis al final del

Figura 4.3. Fauna paleozoica.

Pérmico, de la que nunca llega a recuperarse demasiado. Entre sus integrantes encontramos fundamentalmente a los braquiópodos articulados, los cefalópodos y las estrellas de

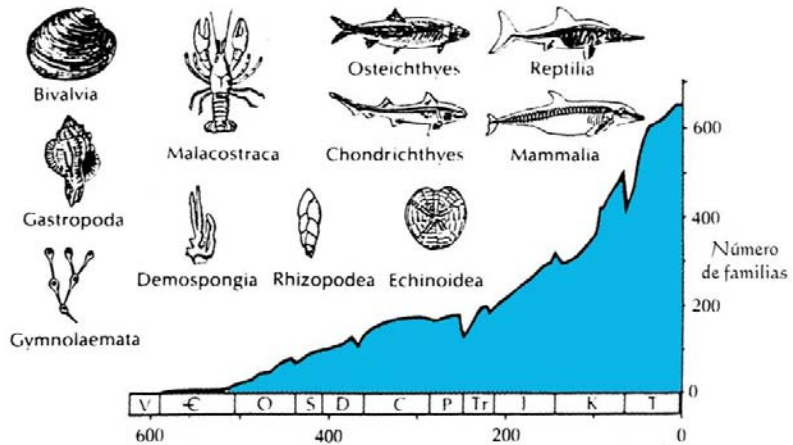


Figura 4.4. Fauna moderna.

La fauna moderna, que no ha cesado de crecer, está integrada por organismos que son comunes hasta hoy en los mares (figura 4.4). Entre ellos se incluyen los moluscos bivalvos y gasterópodos, los escudos de mar, los crustáceos malacostráceos y, entre los vertebrados, principalmente los peces óseos y cartilagosos.

En la gráfica conjunta (figura 4.1) se incluye con color magenta hallazgos raros de faunas escasas y que, por lo tanto, no son fáciles de incluir en los tres grupos anteriores. Uno de los

ejemplos más notables es, por supuesto, la fauna de Burgess Shale, cuya presencia se advierte a mediados del Cámbrico como un prominente pico.

**Flora**

En relación a la evolución de las plantas terrestres, se observa una pauta evolutiva que se corresponde con la observada en las faunas marinas, es decir, la biodiversidad de las plantas también aumenta a lo largo del tiempo. Durante el Fanerozoico hubo cambios en la composición de las floras. En el Paleozoico la vegetación

estaba compuesta fundamentalmente por Pteridofitas, durante el Mesozoico tuvieron su acmé las Gimnospermas y en el Cenozoico el surgimiento de las Angiospermas produce una extraordinaria radiación, que provoca la consecuente

Figura 46. Diversidad de plantas al final del Paleozoico y comienzos del Mesozoico.

disminución de Gimnospermas y las Pteridofitas. A continuación se analizan tres gráficas que demuestran la evolución de la diversidad vegetal.

Figura 4.7. Diversidad de plantas al final del Mesozoico y comienzos del Cenozoico.

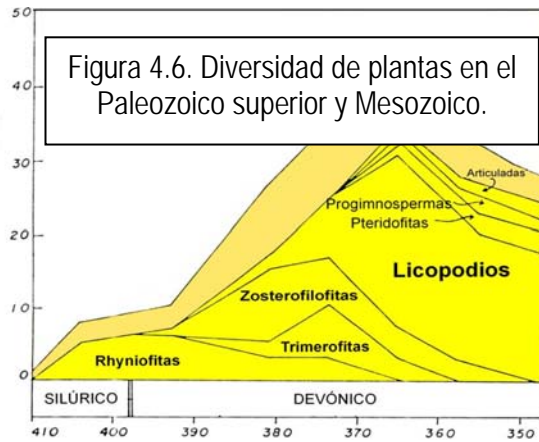
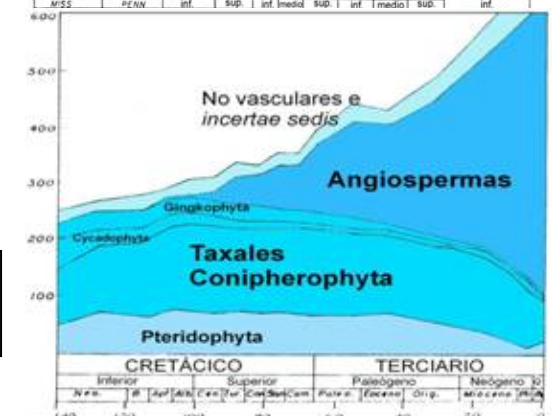
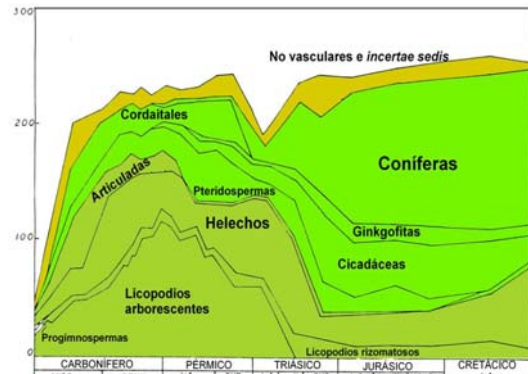


Figura 4.5. Diversidad de plantas en el Paleozoico inferior.



Grupo	Surge en	Apogeo en
Angiospermas	Jurásico Superior?- Cretácico Inferior	Cenozoico
Gimnospermas	Devónico Superior	Mesozoico
Pteridofitas	Silúrico Superior?	Paleozoico

Algunas reconstrucciones paleoambientales



Figura 4.8. Reconstrucciones del Paleozoico inferior.



Figura 4.9. Reconstrucción del Carbonífero europeo.

Figura 4.10. Reconstrucción del Pérmico en Brasil.

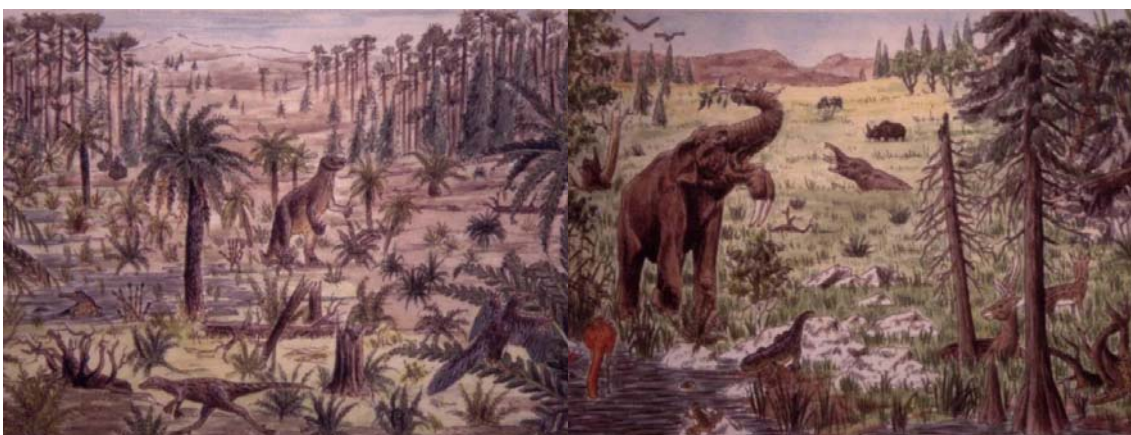


Figura 4.11. Reconstrucción del Mesozoico.

Figura 4.12. Reconstrucción del Cenozoico.

Como ya se mencionó anteriormente, la subdivisión del tiempo geológico está basada en el registro fósil, cuyos límites están definidos por los cambios que se observan en la biota, marcados por los diferentes eventos de extinción. Sin embargo, históricamente se ha tenido en cuenta mayoritariamente a la fauna. En efecto, si se observan las apariciones de los diferentes grupos vegetales, su diversificación y también los recambios ocurridos de las sucesivas paleofloras, es posible notar que las pautas evidenciadas en las faunas no corresponden exactamente con la de las floras, de manera que existe cierto desfase entre las subdivisiones de unas y otras. Este hecho puede deberse, entre otras cosas y como se verá más adelante, a que los vegetales no responden de la misma forma que los animales a los cambios producidos en el medio durante los eventos de extinción.

Los límites entre el Paleofítico y Mesofítico, y entre este último y el Cenofítico tienen lugar antes que los límites entre las eras convencionales, basadas principalmente en restos fósiles de animales, sobre todo marinos.

Si se analiza la evolución de las plantas terrestres se pueden establecer tres grandes eventos que marcan su historia:

- 1) Conquista al medio terrestre.
- 2) Aparición de la semilla.
- 3) Origen de Angiospermas.

#### Conquista al medio terrestre y la radiación temprana de las plantas vasculares

Sin duda uno de los más importantes eventos en la historia vegetal lo constituye el pasaje del medio acuático al terrestre, por lo que cabe preguntarse cómo era el ambiente en los continentes.

Para comprender el significado de esta etapa de la evolución de las plantas se debe tener en cuenta que en los primeros 3.000 millones de años aproximadamente la historia de la vida se desarrolló en el agua.



Figura 4.13. Paisaje que puede ser similar al del Ordovícico.

Esto significa que el ambiente terrestre estaba prácticamente virgen, es decir, que debemos imaginarnos la superficie de los continentes muy distinta de la actual, sin la influencia de la cubierta vegetal. Además, esta situación tendría como consecuencias, por ejemplo, la inestabilidad de los ambientes, suelos pobres, alta variación térmica, alta tasa de erosión, etc.

Tampoco se debe pensar en la existencia de suelos como existen en la actualidad. Algunos autores proponen diferentes estados del suelo a lo largo del tiempo, desde un suelo abiótico a uno microbiológico, probablemente antes del Ordovícico. Posteriormente se estableció un suelo briofítico en el Ordovícico Superior y finalmente un suelo de raíces en el Silúrico Superior.

Otro interesante elemento para considerar es el hecho de que, según estimaciones realizadas, los vientos al inicio del Paleozoico eran más fuertes debido a que la Tierra tenía una mayor velocidad de rotación que la actual. En este contexto ambiental, las primeras plantas terrestres debían desarrollar un arsenal mínimo para subsistir, estructuras capaces de evitar la desecación pero que no impidiesen el intercambio gaseoso, de sostenerse en el medio aéreo y de reproducirse en tierra. De esta forma, las características que nos permiten definir a una planta como adaptada al medio terrestre son la presencia de estructuras tales como una cutícula con estomas, un sistema vascular y esporas para la reproducción.

El registro fósil muestra que se encuentran plantas con estas características en sedimentos del Silúrico Superior, si bien se han encontrado restos que podrían ser interpretados como pertenecientes a plantas terrestres en el Ordovícico.

Un ejemplo clásico es el del género *Rhynia* que se puede ver en la página <http://www.abdn.ac.uk/rhynie/rhynia.htm>. Allí se puede encontrar un ejemplo de yacimiento con una preservación excepcional, en el que quedó fosilizada una gran parte del ecosistema. Pero además de *Rhynia*, que por mucho tiempo se consideró la primera planta terrestre, se han encontrado varias especies que muestran que ya en el Devónico existía una flora con una diversificación temprana con los diferentes grupos de Pteridofitas.



Figura 4.14. *Rhynia*

Después del gran suceso Pteridofítico,

ocurrido durante el Devónico y Carbonífero, aparece la novedad evolutiva de la semilla, que tiene como antecedente la condición heterosporada de muchas Pteridofitas. Así es que, si bien hay hallazgos de semillas en el Devónico Superior, en el Carbonífero Superior aparecen los grupos de plantas denominadas Gimnospermas que tendrán su esplendor durante la mayoría del Mesozoico.

¿Qué ventajas adaptativas tiene este nuevo grupo de vegetales? Básicamente, las Gimnospermas pudieron independizarse más del medio acuático y por lo tanto, conquistar hábitats en los que no competían con las Pteridofitas. Las estructuras que posibilitaron este paso están relacionadas fundamentalmente con la reproducción, pero también están presentes novedades vegetativas, asociadas al sistema vascular. La presencia de la semilla supone tejidos

protectores del embrión, pero además ocurrió un cambio en el ciclo reproductivo que permitió una mayor retención del embrión en la planta madre. Esto significa que los procesos de fecundación pasaron de ocurrir en el medio externo, como en la condición Pteridofítica, a desarrollarse sobre el esporofito. De esta forma, se dan las condiciones para un mayor suceso de la nueva generación.

La tercera etapa tiene que ver con el origen de las Angiospermas, el "abominable misterio" del que hablaba Darwin. Lo que Darwin clasificó como misterioso todavía mantiene esa condición en el sentido de que, por un lado, se han postulado diferentes grupos de Gimnospermas como origen de las Angiospermas y, además, el registro fósil no ofrece mucha evidencia al respecto. Si bien se han descrito restos como pertenecientes a Angiospermas en el Triásico, está mayoritariamente aceptado que el primer registro está presente recién en rocas del Jurásico superior.

Como siempre ocurre en Paleontología, es crucial definir qué estructuras son características de una Angiosperma, de forma que si se encuentran restos incompletos se pueda definir si pertenece al grupo o no. Entonces, es necesario contestar la pregunta: ¿qué es una Angiosperma?

Una Angiosperma tiene entre otras cosas: óvulos encerrados en carpelos, presencia de vasos, polen tectado, doble fertilización y ¡claro! la presencia de la flor. En relación a esta emblemática estructura se debe tener en cuenta que es una novedad que aparece, se diversifica y desarrolla en función de los diferentes agentes polinizadores, convirtiéndose en uno de los ejemplos más espectaculares de coevolución. Si un observador se detiene a analizar las estructuras florales como lo vería un polinizador encontraría numerosas señales o llamadores relacionados al color, forma, alimento y aroma que las haría irresistibles a la tentación de ir a buscar lo que muchas veces no es más que un engaño para que la planta sea polinizada.



Figura 4.15. Flor de mburucuyá,

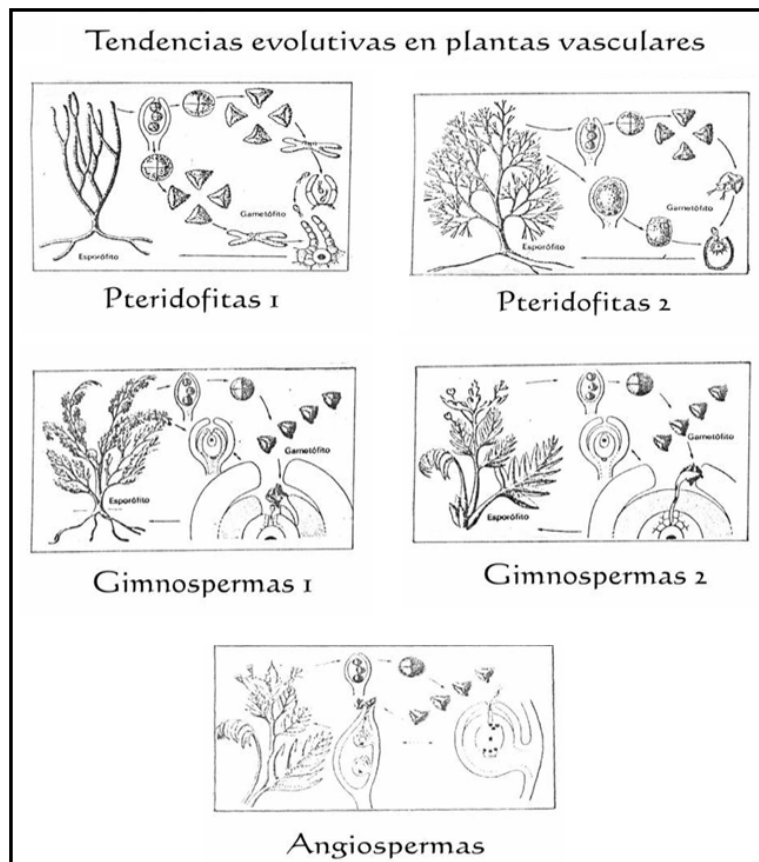
Debido probablemente a las ventajas adaptativas que presentan las Angiospermas, durante el Cretácico ocurrió una radiación tan extraordinaria de estas plantas que cambió completamente el paisaje de la vegetación terrestre. Actualmente constituyen el grupo más exitoso con

representantes en prácticamente todos los ambientes y con más de 250 mil especies. ¿Cuál será la clave para su éxito?

### Tendencias evolutivas

Es interesante analizar en su conjunto las novedades que surgen a lo largo de la historia de la vida de los vegetales después de su pasaje a los ecosistemas terrestres. Si se observa el ciclo de vida de las diferentes Pteridofitas, pasando por las Gimnospermas y terminando con las Angiospermas, como lo muestra la figura, se pueden definir tres tendencias evolutivas:

1. Una paulatina adaptación al medio terrestre reflejada mayoritariamente en una mayor eficiencia en la gestión hídrica y en una independencia cada vez mayor del medio acuático para la reproducción;
2. Un aumento de la protección del embrión que se observa en el pasaje de la condición homosporada-heterosporada de las Pteridofitas, después en la aparición del óvulo y la semilla en las Gimnospermas y, por último, el fruto en las Angiospermas;
3. Un cambio en la relación de importancia en el ciclo de vida entre la generación gametofítica y esporofítica a favor de esta última. Evidentemente resultó más selectiva la condición diploide, quizás porque permitió mayor variación génica.



# Capítulo 5

# Extinciones



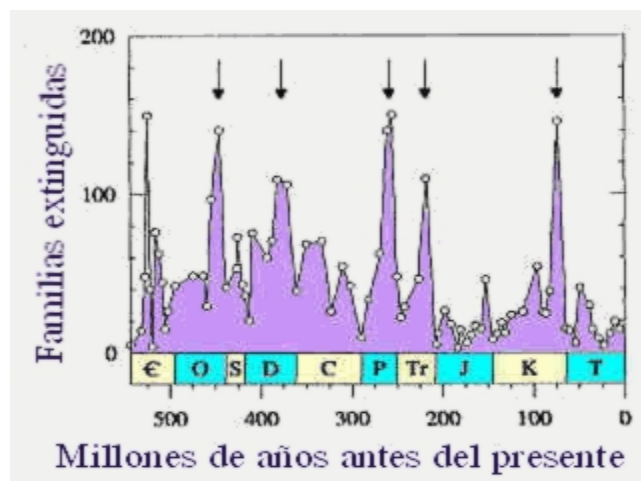
Según las acertadas palabras de David Raup, "en una primera aproximación, todas las especies están extintas". Sabido es el uso y abuso que se hace de las generalizaciones. Incluso en casos menos extremos, si una alta proporción de los casos manifiestan cierto comportamiento, suele tomarse este estado de cosas como el único posible.

Esta verificación de los prejuicios es de amplio uso en la vida cotidiana pero también en la ciencia. En este caso, la frase de efecto cumple apropiadamente su función, pues se calcula que el 99,9% de las especies que han existido ya no existen.

Puede decirse, asimismo, que vale para esos conjuntos que llamamos especies el mismo principio que rige para los organismos individualmente considerados: aparecen, se desarrollan y desaparecen. Por decirlo en otras palabras, todas las especies están condenadas a extinguirse. Sin embargo, conviene distinguir entre las extinciones que se producen permanentemente entre un intervalo de tiempo y el siguiente, a las que se les da el nombre de extinciones de fondo, y aquellos eventos bastante más catastróficos, en los cuales la tasa de extinción es mucho mayor, las así denominadas extinciones masivas.

El estudio de estos eventos mereció una importante publicación, también a cargo de John Sepkoski, que revela, como se puede ver en la gráfica, que existe una periodicidad en la ocurrencia de estos fenómenos, estimada en 26 millones de años.

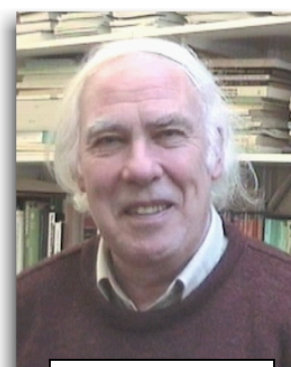
Figura 5.1. Gráfica de los cinco eventos mayores de extinción



Esta escala

de tiempo es tan grande que se ha propuesto su asociación con variables astronómicas. En efecto, no se conocen mecanismos biológicos o geológicos a los que se les pueda atribuir un período tan prolongado y esto ha sido el motor que llevó a la aceptación de los impactos de cuerpos celestes como causa de las extinciones. Sin embargo, también se ha propuesto la influencia de causas terrestres.

Por ejemplo, el cambio en el nivel del mar ha sido una explicación tradicional que no ha perdido vigencia. Como se ve en la gráfica de esta página, dos grandes extinciones, la del final del Pérmico y la del final del Cretácico, coinciden con bruscos descensos en el nivel del mar, mientras que la expansión de la biodiversidad en el



Tony Hallam

Ordovícico está acompañada por un gran aumento de éste, al menos de acuerdo al clásico trabajo del geólogo británico Tony Hallam (en verde en la gráfica), aunque es menos claro en la reconstrucción de la compañía petrolera Exxon (en azul en la gráfica).

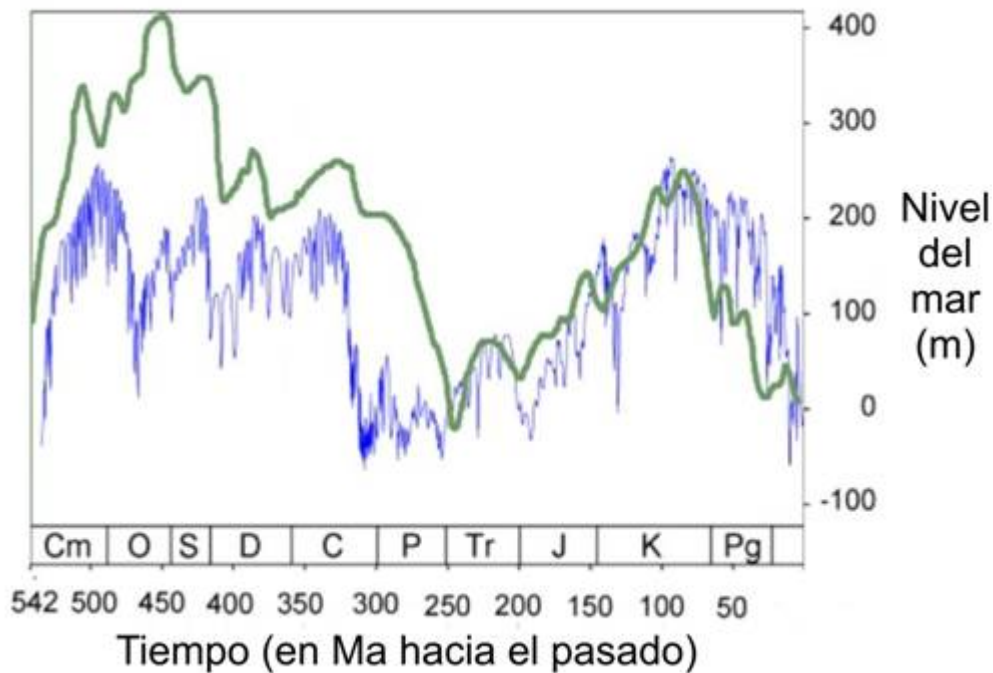
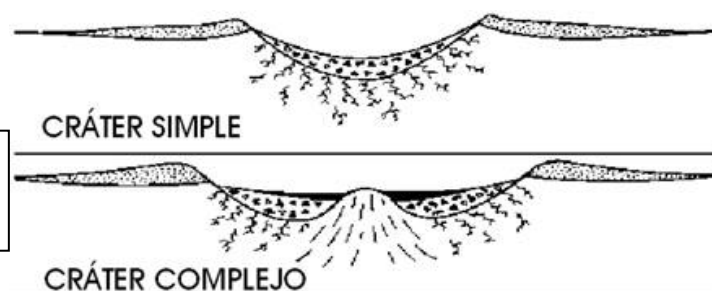


Figura 5.2. Ascensos y descensos del mar durante el Fanerozoico (de acuerdo a Hallam et al. 1983, en verde; reconstrucción de la compañía petrolera Exxon, en azul). Tiempo en millones de años, nivel con respecto al presente en metros.

### Causas extraterrestres

Desde hace algo menos de un par de décadas se considera la posibilidad de causas extraterrestres para explicar los fenómenos de extinciones masivas, al punto de que se transformó en el paradigma dominante. Antes de analizar esa posibilidad, veamos algunos conceptos astronómicos generales. Cuando los asteroides y cometas entran a la atmósfera terrestre, se llaman meteoritos. Si el meteorito tiene una composición helada, su estructura es esponjosa y, por esas razones, la fricción producida por el contacto con la atmósfera genera mucho vapor de agua, lo que hace probable que se desintegre antes de chocar. Sin embargo, cuando el meteorito tiene más componentes metálicos, si bien pierde algo de masa por fricción, difícilmente no llegue a impactar.

Figura 5.3. Esquema de cráteres

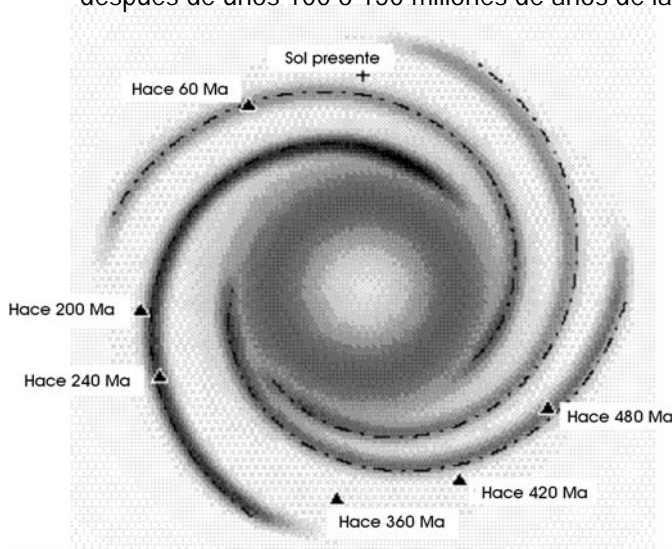


Los meteoritos producen dos tipos de cráteres, como se ve en la figura de arriba: los de estructura simple, que consisten en una concavidad en la corteza terrestre, y los complejos, que tienen una elevación en el medio. Esta estructura central se forma cuando los impactores tienen un diámetro superior a los 10 km. El cráter complejo que se forma tiene un diámetro mayor a 100 km.

Los impactos existen desde el sistema solar temprano. Cuando no había más que un Sol primordial y escombros, parte de ese material originó a los planetas, mientras que el resto fue absorbido por la gravedad del Sol o fue eyectado al exterior. En su viaje a través del sistema solar, cabe la posibilidad de que sean atraídos por la gravedad de alguno de los planetas, que sufren así impactos de diversa escala. Esto se puede ver con claridad en la superficie lunar. Puesto que, como ya se dijo, carece de atmósfera y de actividad en su corteza, los cráteres quedan preservados tal como se formaron, a diferencia de lo que ocurre en la Tierra.

Si bien es común asociar a los impactos como fenómenos negativos, como las extinciones masivas, sus consecuencias no siempre son catastróficas. Como primer aspecto positivo, debe recordarse la propia existencia de la Luna, que surge de un gran impacto en el sistema solar primitivo. Como se vio en el capítulo 2, se sostiene que un objeto del tamaño de Marte chocó con la Tierra, barriendo con el manto terrestre y conformando la Luna. Este evento, de dimensiones inimaginables, es de gran importancia; sin la Luna, la inclinación del eje terrestre variaría constantemente debido a que la Tierra se encuentra en una zona llamada caótica.

También debe repetirse acá que, como los restos de agua presentes en la Tierra antes de este impacto probablemente deben de haber sido eyectados, el planeta debe de haber quedado sin agua. Otros impactos deben de haberla traído desde las regiones del sistema solar donde sí hay abundante agua, es decir, más allá de las 5 UA. Los océanos se formaron con agua que llegó después de unos 100 o 150 millones de años de la formación del sistema solar.



Pero, ¿de dónde vienen esos cuerpos una vez que el sistema solar se formó? Según los astrónomos, de los suburbios espaciales. Nuestra galaxia es de tipo espiral, con un núcleo densamente poblado rodeado por brazos.

Figura 5.3. La posición del sistema solar en la vía láctea durante el Fanerozoico.

El Sol está en uno de ellos y gira en torno al centro galáctico de la misma manera que los planetas giran alrededor del Sol. A medida que va girando, el Sol va subiendo y bajando, lo que hace que atraviese los planos espirales. Esto quiere decir que no hace una órbita en un mismo plano, sino que sube y baja ligeramente respecto al plano medio cada 26 millones de años. Esta región del plano medio de los brazos espirales es una región de gas, polvo y otras estrellas que pueden perturbar, con su gravedad, el delicado y dinámico equilibrio de los cuerpos que giran en torno a la estrella, el Sol.

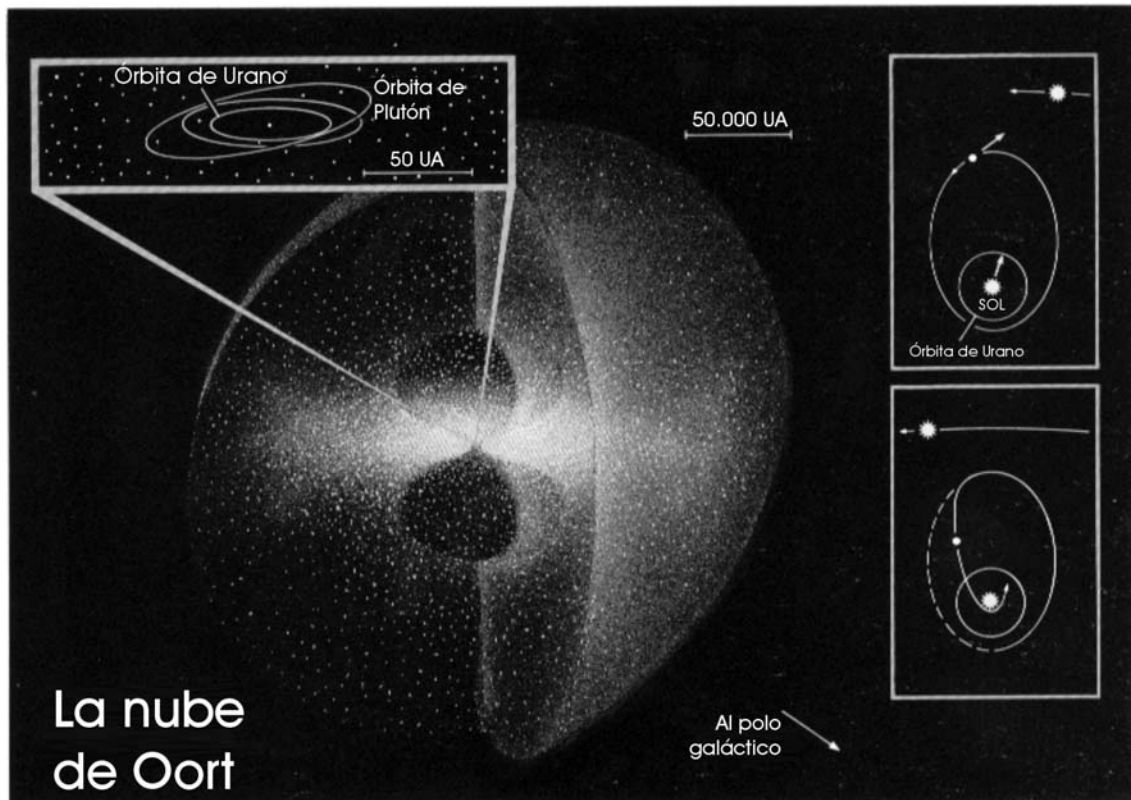


Figura 5.4. Todos los cometas que envuelven el sistema solar constituyen la llamada Nube de Oort, de unos 280.000 UA de diámetro, que deja pequeño al sistema solar, de apenas 100 UA de diámetro.

Cuando el Sol cruza los brazos estelares, estas estructuras pueden verse perturbadas, lo que hace que los objetos que constituyen la nube de Oort ingresen y atraviesen el sistema solar, con la probabilidad de impactar en uno de sus componentes. Es por esto que existe la idea de que puede haber una periodicidad en las extinciones masivas vinculada al pasaje del Sol por los brazos de la galaxia.

**Algunos eventos de la biodiversidad**

En la gráfica de Sepkoski sobre la evolución de la biodiversidad de la fauna marina a lo largo del Fanerozoico se puede observar que hay cinco eventos mayores de extinciones. Aunque es probable que hayan existido catástrofes presumiblemente tan destructivas como éstas durante el

precámbrico, la evidencia que aporta el registro fósil es insuficiente. Por esa razón, el estudio de estos fenómenos y de su periodicidad se basa en lo ocurrido en los últimos 542 millones de años (aunque se ve como 600 millones de años en la gráfica, ya que ésa era la antigüedad de comienzo del Fanerozoico cuando ésta se publicó).

Allí están marcados los 5 mayores eventos de extinciones masivas: la del final del Ordovícico (1), la de mediados del Devónico (2), la del final del Pérmico (3), la del final del Triásico (4) y la del límite Cretácico-Terciario (o K-T, 5).

En las próximas páginas, se tomarán dos de estos eventos, los que se puede decir que son los más

importantes, incluso desde el punto de vista de que son los que marcan la división de eras: el del final del Pérmico y el K-T.

### La glamorosa extinción K-T

Este evento de extinción no es el más importante desde el punto de vista de la cantidad de especies que se extinguieron, pero sí porque los grupos involucrados son muy conspicuos. Notablemente, este evento es el que marca el fin de los dinosaurios y otros grandes vertebrados, así como de los amonites en el mar.

Además, tiene la importancia histórica de ser el primer evento para el cual se propusieron evidencias de haber sido provocado por causas extraterrestres.

En el límite Cretácico-Terciario de Gubbio, norte de

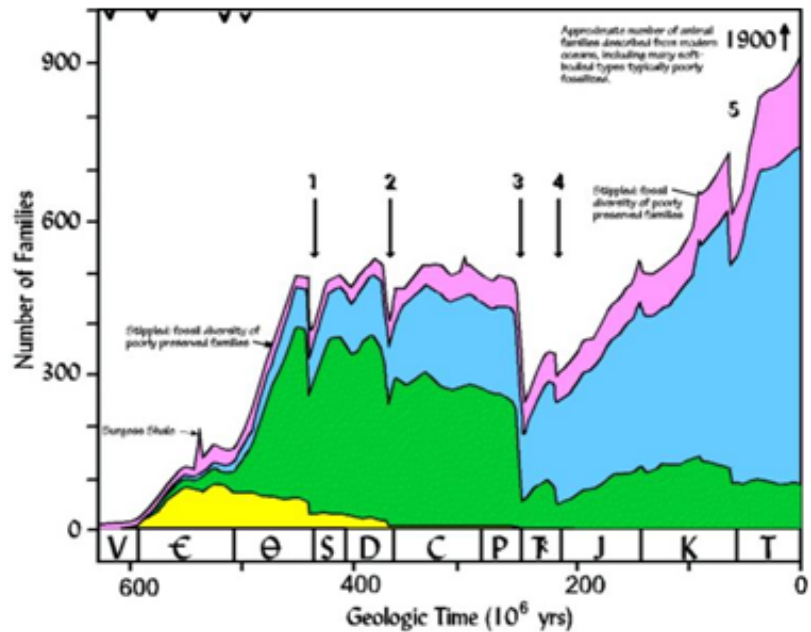


Figura 5.5 Gráfica de la diversidad marina (Sepkoski)

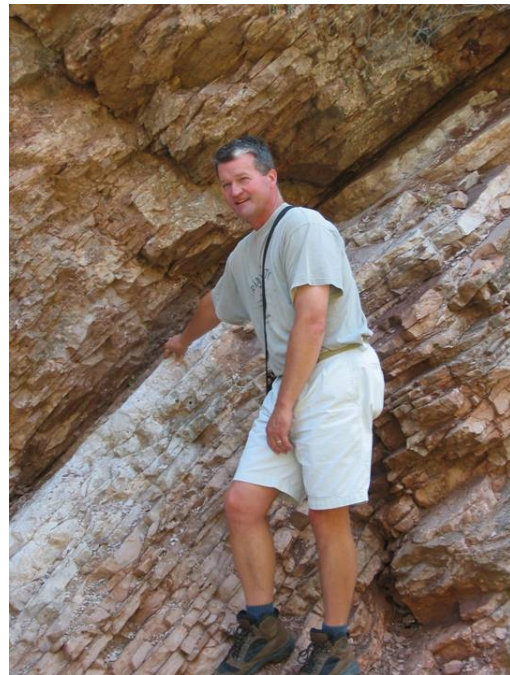


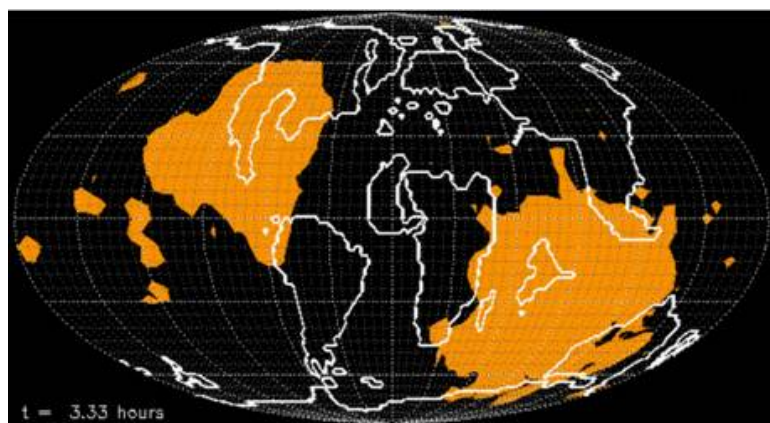
Figura 5.6. Estrato con la anomalía de Iridio, Gubbio, Italia.

Italia, se encuentran las rocas que provocaron un gran cambio en la forma en que entendemos las extinciones. En una delgada capa de arcilla, la concentración de iridio, un metal escasísimo en la corteza terrestre, de la familia del platino, es inusualmente alta. Esta concentración, llamada anomalía de iridio, en vez de ser apenas de 1 o 2 microgramos por kilogramo de roca, llega en esa delgada lámina a 9 microgramos por kilogramo de roca.

Luis Álvarez, un estadounidense premio Nobel de Química, hijo de un prominente médico californiano y nieto de otro médico nacido en Asturias y radicado en EE.UU. a fines del siglo XIX, fue el responsable de esa investigación. Él y sus colaboradores (entre los que se encontraba su hijo Walter) estaban buscando una señal química que permitiese identificar las rocas de esa antigüedad y así encontró la anomalía de iridio. Una vez encontrada la respuesta, como siempre, surgen nuevas preguntas; por ejemplo, ¿de dónde salía esa cantidad de ese metal tan raro? La respuesta solamente podía ser que de las capas más profundas de la Tierra, como el manto, o de asteroides. Esta última posibilidad era la más probable por la composición isotópica del iridio encontrado, similar a la de los asteroides y diferente de la observada en la Tierra.

Para cubrir la tierra con una capa continua con esa concentración haría falta un asteroide de 10 km de diámetro. Si la velocidad del impacto era la normal para estos casos, unos 15 km por segundo, la energía cinética del impacto debe de haber sido descomunal, equivalente a  $10^8$  megatonnes de TNT. Para tener una idea, la bomba de Hiroshima liberó apenas medio megatón. De acuerdo a las simulaciones conocidas, los efectos inmediatos deben de haber sido inconcebiblemente devastadores: las temperaturas en el área deben de haber sido mayores que las de la superficie del sol por algunos minutos. La bola de fuego de aire extremadamente caliente dio varias veces la vuelta al mundo, acompañada de radiación, vientos de cientos de kilómetros por hora y megatsunamis, además de provocar una caída de la luminosidad terrestre al 4 % de la normal.

Figura 5.7. Simulación de los fuegos globales hecha por la NASA poco más de 3 horas después del impacto.



Sin embargo, estos cálculos fueron recibidos por la comunidad científica con gran dosis de escepticismo, debido a la ausencia de evidencia dura, porque un impacto de esa magnitud debería de haber dejado un cráter acorde.

La evidencia se encontró algunos años después. Estudiando el campo magnético de la Tierra, se observó en la costa de Yucatán, México, un cráter de tamaño y edad apropiados, aunque existen otros cráteres que se han propuesto como evidencia accesoria de este impacto.

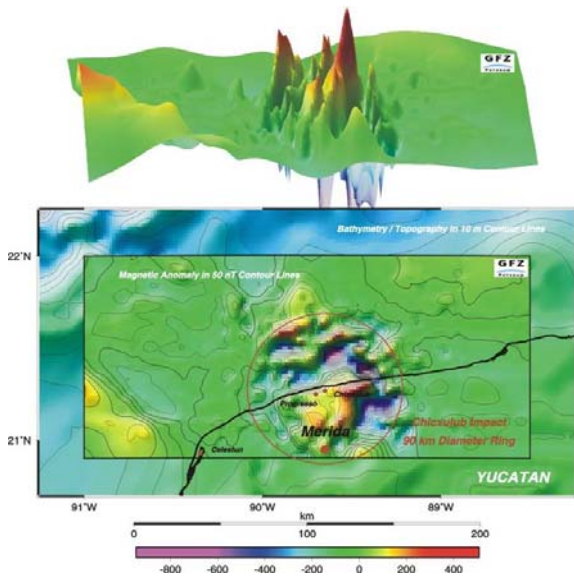


Figura 5.8. Anomalía magnética en la costa de Yucatán.

Entre los grupos que se extinguieron se encuentran los reptiles dominantes, muchos microfósiles planctónicos, ammonites y belemnites, entre otros.

Como se vio, esto es válido para esos grupos de animales, pero no tanto para las plantas. Durante el mesozoico, las plantas dominantes eran las Gimnospermas, pero a principios del

Cretácico, y se puede observar en el registro fósil que las plantas no son tan vulnerables a esos eventos, debido a las potencialidades de las semillas en casos extremos de supervivencia. Estas estructuras de resistencia tienen un período de latencia muy prolongado, lo que les puede haber permitido pasar mucho tiempo sin realizar fotosíntesis. Además, tienen capacidad vegetativa, órganos subterráneos, como rizomas y estolones, y la capacidad del rebrote vegetativo que no incluye a la reproducción sexual.

Por su parte, las Angiospermas no parecen haber sido afectadas en absoluto. Ningún evento catastrófico es evidente. Más bien al contrario, parecen haber aprovechado la oportunidad evolutiva para alcanzar una gran radiación, quizá basada en que la extinción de los grandes herbívoros facilitó una rápida colonización de los inmensos territorios que quedaron yermos después del impacto.

### La gran crisis finipérmica

Devastador como fue el impacto K-T, no puede compararse al del final del Pérmico. El límite Permo-triásico (en lo sucesivo, P-Tr) está presente en China, Japón, Pakistán, Irán, Groenlandia, Austria, Sicilia, Sudáfrica, la Antártida y también en Uruguay.

En esta crisis se extinguieron aproximadamente el 50% de las familias (267 de 526) y el 95% de las especies marinas. Después de esta gran extinción, se observa una recuperación muy lenta tanto de la fauna como de la flora, del orden de los 4 o 5 millones de años, y se evidencia un

cambio brutal en el ambiente, tal que no hay registros de carbón u oxígeno, como tampoco de arrecifes en el Triásico temprano.

Debe tenerse en cuenta la gran diferencia que se ve en las biotas antes y después del límite P-Tr. Mientras que el Pérmico tardío es muy diverso y con faunas y floras endémicas, de poca expansión territorial, el Triásico temprano es poco diverso y con organismos cosmopolitas.

**¿Qué se extinguió?**

**Foraminíferos *Fusulina***

Acmé en el Carbonífero temprano.  
Ya declinaban en el Pérmico tardío;  
90% extinguidos antes del límite P-Tr;  
último 10% barrido por el evento.

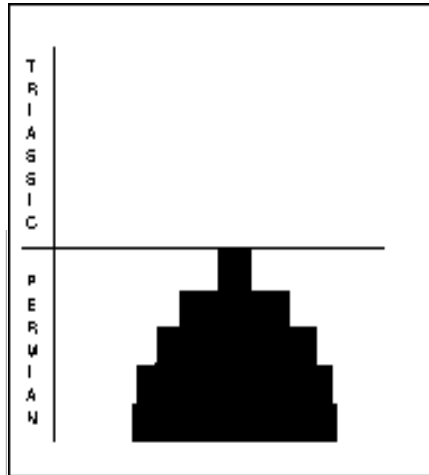
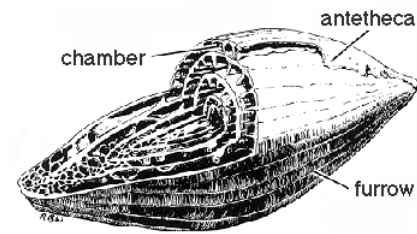


Figura 5.9. *Fusulina* y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.

**Otros foraminíferos**

5 grupos:  
Allogromiina (registro pobre),  
Textulariina (perdió 1/3 de los géneros),  
Miliolina (perdió mitad de los géneros),

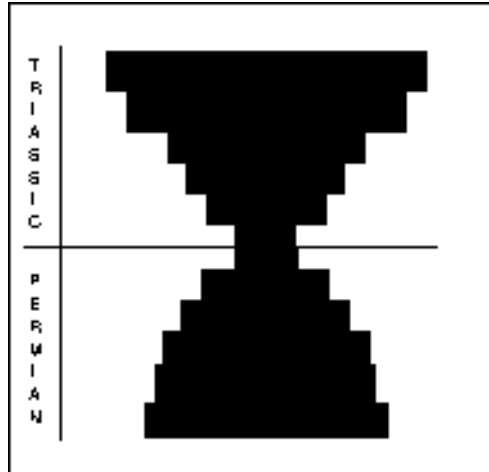


Figura 5.10. Diversidad de otros foraminíferos en el límite P-Tr.

Lagenina e Involutina  
aprovecharon en el Triásico

**Porifera**

13 géneros,  
4 sobreviven en el Triásico.

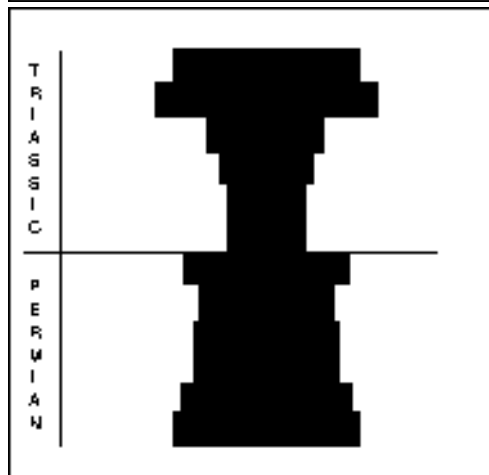


Figura 5.11. Diversidad de los poríferos en el límite P-Tr.



### Corales Tabulata

7 especies pérmicas. No sobró ninguna.

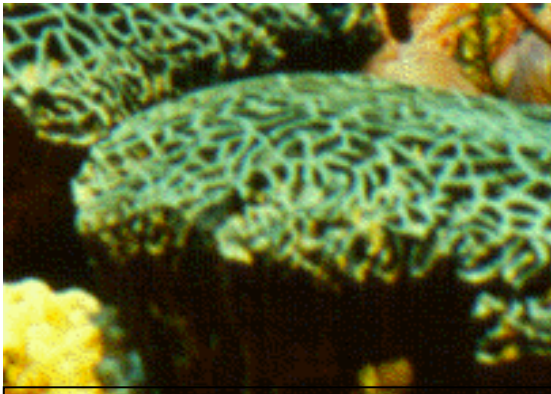
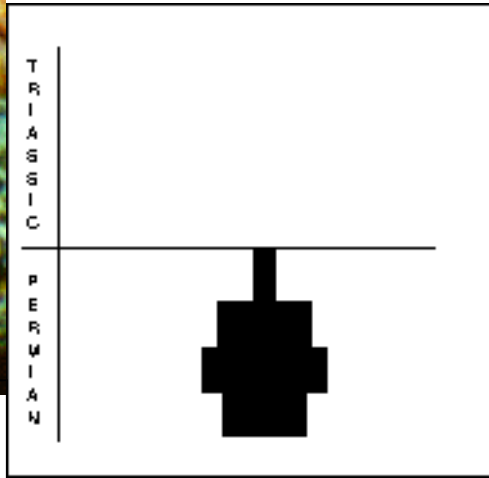


Figura 5.12. Coral Tabulata y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.



### Corales Rugosa

Frecuentes en el Pérmico. Completamente extintos en el Triásico

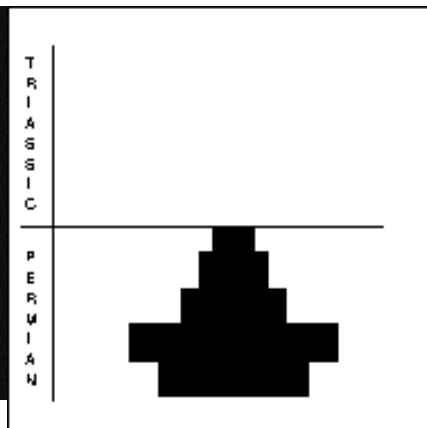


Figura 5.13  
Coral Rugosa  
y la diversidad  
del grupo en el  
límite P-Tr.

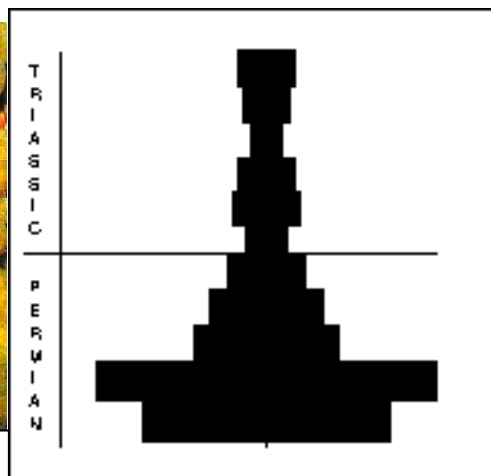
### Briozoarios

Declinaban en el Pérmico.

Sufrieron en el límite Pérmico-Triásico, pero sobrevivieron



Figura 5.14. Briozoario y la diversidad del grupo en el límite P-Tr



### Braquiópodos

Los más abundantes en el Pérmico: 60 géneros antes del límite Pérmico-Triásico. Bajan a 10.

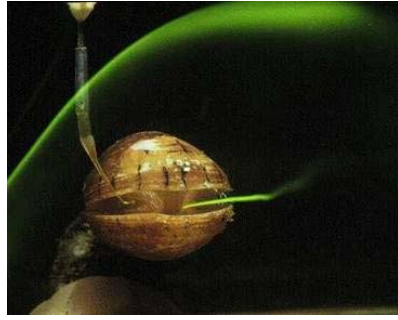
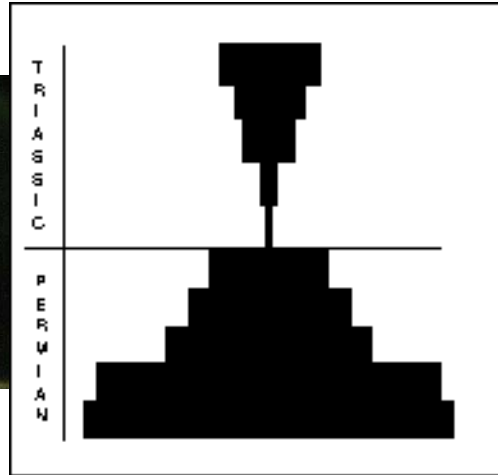


Figura 5.15. Braquiópodo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.

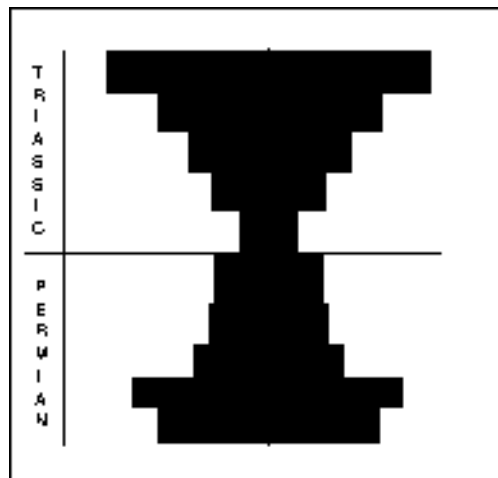


### Moluscos Bivalvia

50 géneros, 112 especies en el Pérmico tardío. Solamente 9 después.



Figura 5.16. Bivalvos y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.

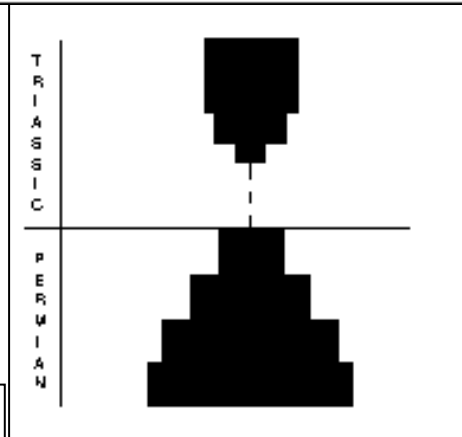


### Moluscos Gasteropoda

32 géneros en el límite Pérmico medio - Pérmico tardío. No aparecen en el Triásico temprano. Reaparecen en el Triásico (taxón Lázaro).



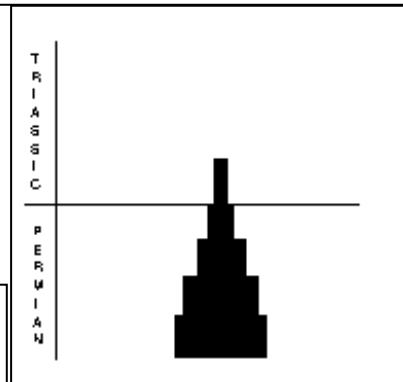
Figura 5.17. Gasterópodos y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.



### Moluscos Orthocerida

Cefalópodos inclasificables. Declinaban en el Pérmico. Pasaron el límite Pérmico- Triásico, pero por poco tiempo.

Figura 5.18. Diversidad del grupo en el límite P-Tr

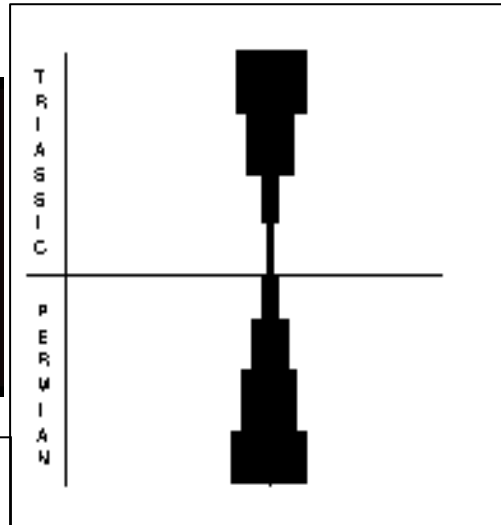


### Moluscos Nautiloidea

Cefalópodos representados en el Pérmico con 17 especies y 11 géneros. 8 géneros sobrevivieron y radiaron en el Triásico



Figura 5.19. Nautiloideo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr

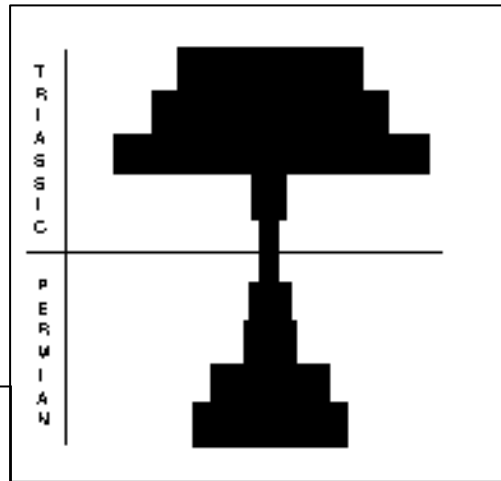


### Moluscos Ammonoidea

Cefalópodos diezmadados por el evento pero se recuperaron para ser muy abundantes y diversos en el Mesozoico.



Figura 5.20. Ammonoideo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr

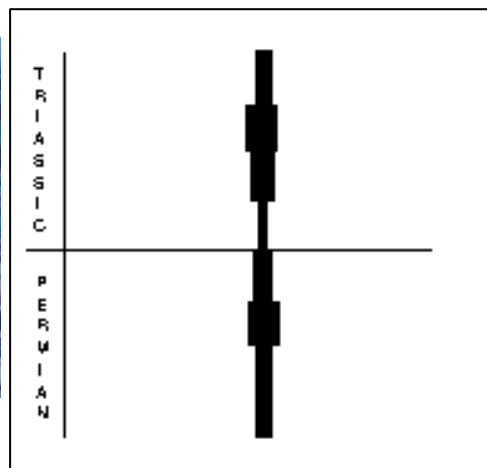


### Equinodermos Echinoidea

No eran muy abundantes, ni antes ni después.



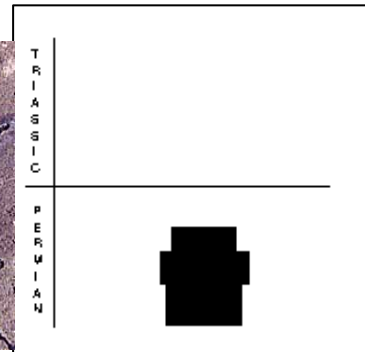
Figura 5.21. Equinoideo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr.



### Equinodermos Blastoidea

Desaparecen antes del evento

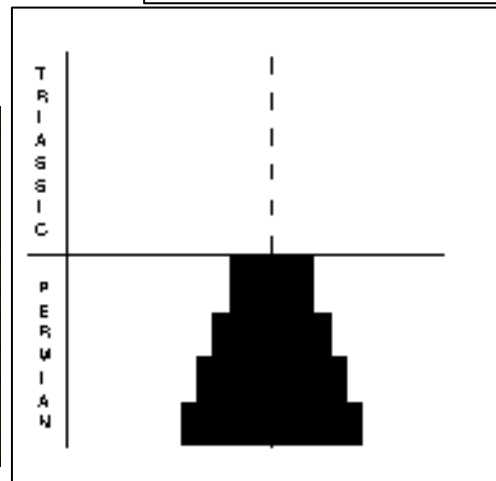
Figura 5.22. Blastoideo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr



### Equinodermos Crinoidea

Sufren mucho la extinción pero se recuperan en algún momento del Mesozoico. No se ven en Triásico (Lázaro).

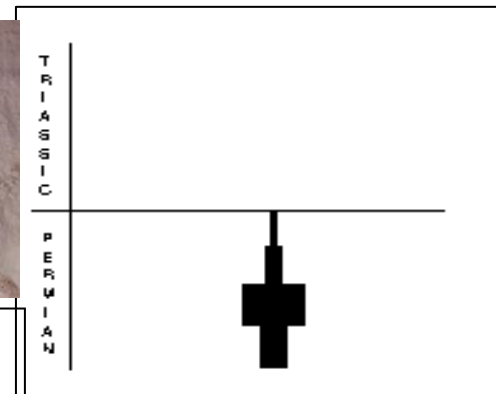
Figura 5.23. Crinoideo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr



### Artrópodos Trilobitae

En el límite Pérmico-Triásico desaparecen los últimos representantes

Figura 5.24. Trilobita y la diversidad del grupo en el límite P-Tr



### Artrópodos

#### Ostracoda

35 géneros y 87 especies en el Pérmico. En el Triásico hay 88 géneros, todos diferentes de los anteriores (taxones Lázaro).

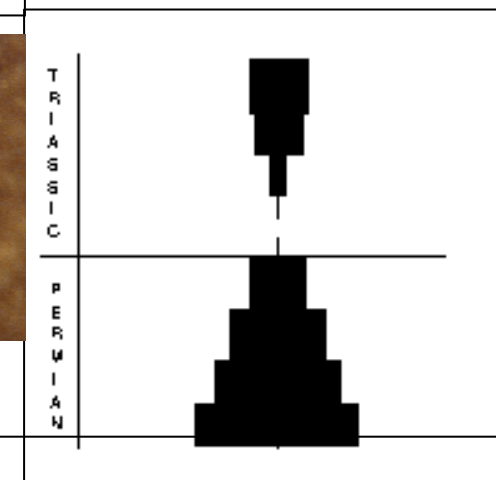
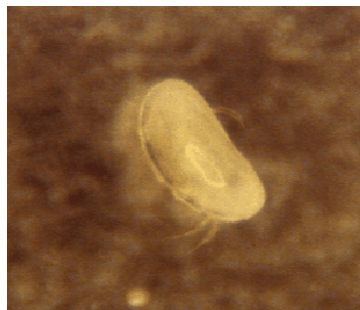


Figura 5.25. Ostrácodo y la diversidad del grupo en el límite P-Tr

### Conodonta

"Most Late Permian [Conodont] species passed the notorious Permian- Triassic filter with seeming indifference"

(Sweet, 1973).

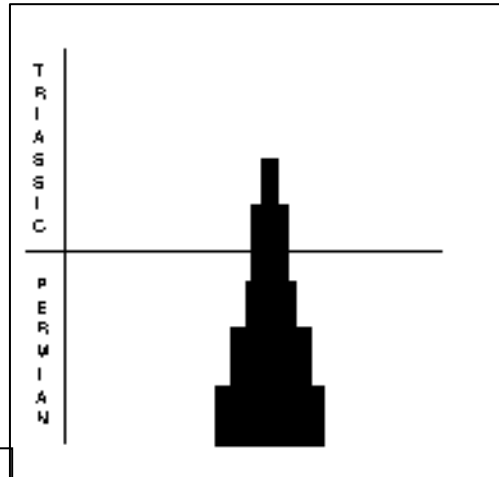
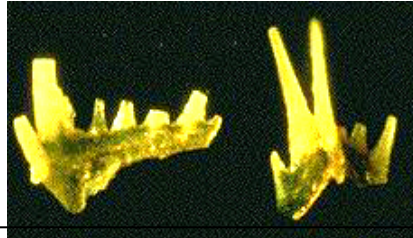


Figura 5.26. Conodonto y la diversidad del grupo en el límite P-Tr

### Vertebrados

Se extinguen muchos anfibios y los Pelycosauria son reemplazados por los Therapsida.

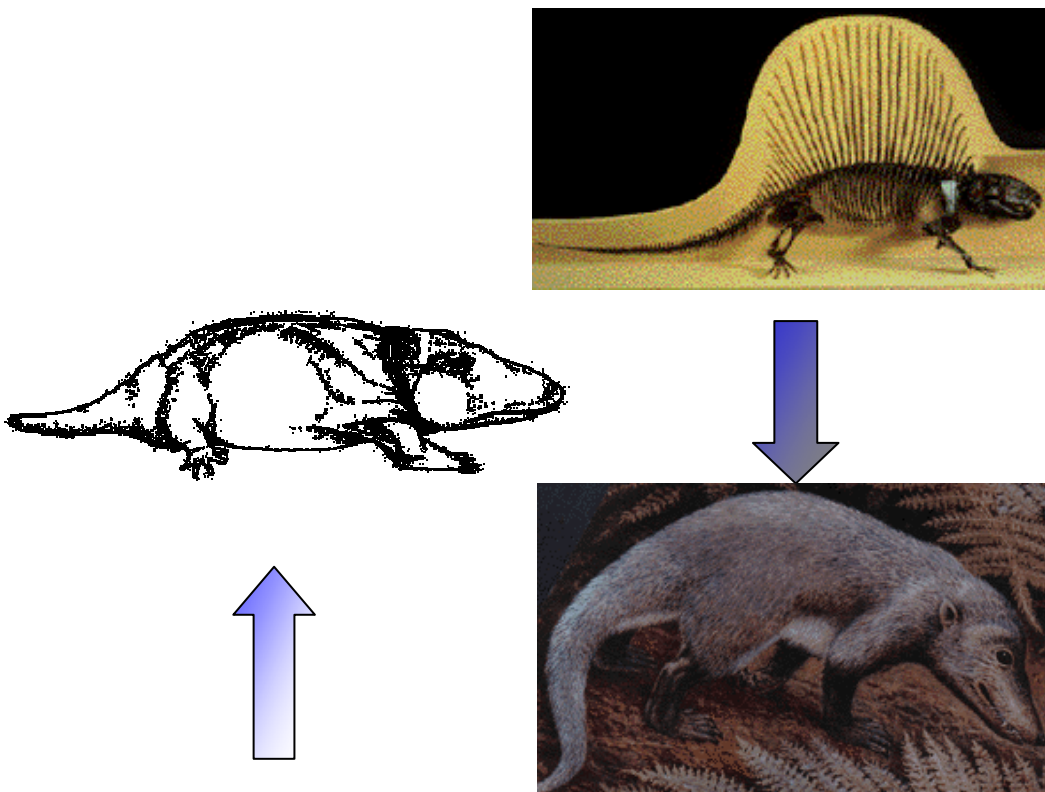
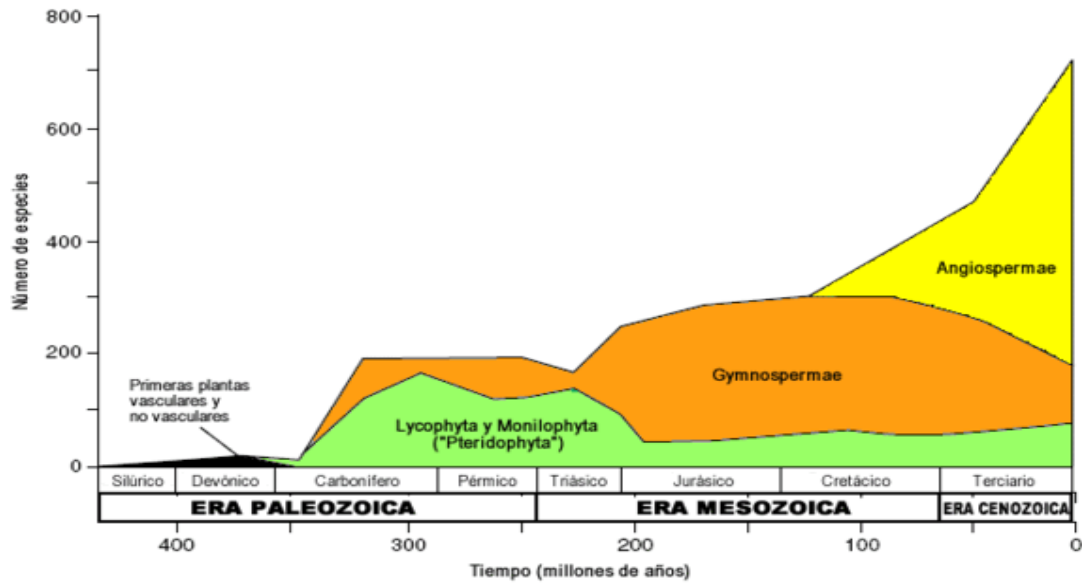


Figura 5.27. Se extinguen los anfibios primitivos y los pelicosaurios dan lugar a los terápsidos.

### Plantas

Al final del Carbonífero las Gimnospermas tienen un gran desarrollo pero no se observa un gran cambio en las floras en el límite P-Tr. (figura 5.40).



Dibujado y traducido a partir de Willis y McElwain (2002)

Figura 5.28. Distribución de los diferentes grupos de plantas en el tiempo.

Después de la extinción, como se dijo, las biotas son más pobres y más cosmopolitas. Están presentes en todo el mundo: el braquiópodo *Lingula*, los bivalvos *Claraia*, *Eomorphis* y *Unionites*, la planta *Isoetes* y reptiles mamaloides (o protomamíferos, de acuerdo a la denominación actual) del género *Lystrosaurus*. También hubo peculiares gastrópodos y bivalvos de un milímetro de diámetro o menos.

Esta catastrófica extinción era explicada por grandes cambios en la biogeografía o por el vulcanismo, pero recientemente se encontró una evidencia que incorpora este evento al paradigma vigente. En efecto, en la Tierra de Wilkes, en la Antártida oriental, se observa un inesperado cambio en el campo magnético.

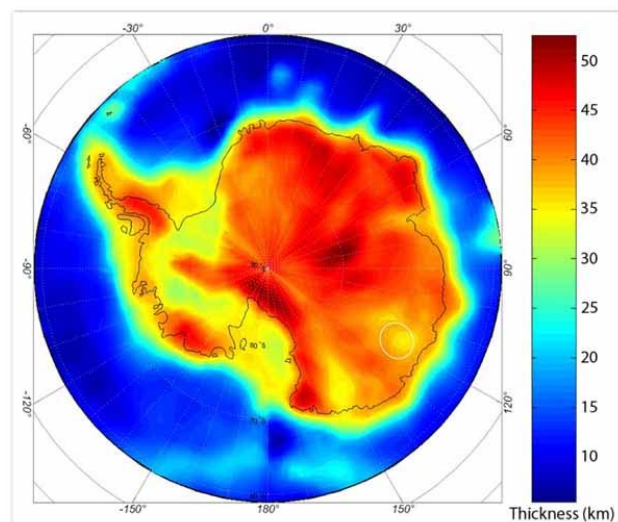


Figura 5.29. Campo magnético en la Antártida

Estudiando las pequeñas variaciones de la gravedad terrestre desde los satélites se puede formar una imagen del suelo antártico bajo el hielo, mostrando así su geología, por lo demás bastante desconocida. Se encuentran rocas con un grosor menor que en áreas circundantes, a pesar de lo cual las fluctuaciones gravitacionales indican que allí la gravedad es mayor. La interpretación que se le da a estas dos evidencias es que material del manto, cuya densidad es mayor que la de la corteza, surgió a la superficie debido a algún proceso catastrófico, muy posiblemente un impacto meteorítico que licuó la corteza, permitiendo así la salida de material más profundo. Por ello, esta anomalía magnética también se considera que es un antiguo cráter, aun mayor que el de Chicxulub, pues tiene 500 km de diámetro.

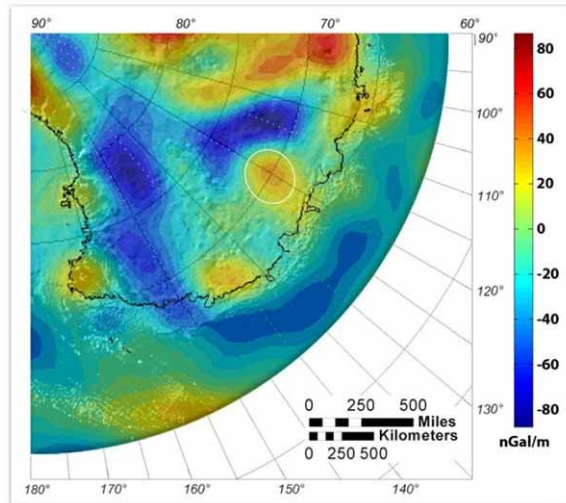


Figura 5.30. Anomalía magnética en la tierra de Wilkes.

### Extinciones en plantas

Después de haber analizado los fenómenos de extinción que se reflejan fundamentalmente a través del estudio de los restos fósiles de animales marinos o grandes animales terrestres como los dinosaurios, cabe preguntarse, por ejemplo, si las plantas reaccionan igual que los animales a los diferentes eventos que causan las extinciones. Para contestar de alguna manera esta pregunta se analizarán tres momentos en los que se evidencian fenómenos de extinción.

En esta figura se puede observar una gráfica que muestra el número de familias de plantas a lo largo del tiempo geológico. En ella aparecen varios momentos en que la diversidad disminuye.

*Apártate de los caminos frecuentados y camina por los senderos.*  
**Pitágoras de Samos**



Figura 5.31. Gráfica de la diversidad de las plantas a través del tiempo.

En primer lugar, el panorama que muestra el registro en relación al tipo de vegetación durante el Devónico indica que existían varios grupos de Pteridofitas que se extinguían y que fueron reemplazados a medida que van surgiendo otros con novedades evolutivas que permitieron realizar algunas funciones como el transporte de agua y la reproducción de forma más eficiente. Algunos autores plantean que no hay indicios de una verdadera extinción masiva en la vegetación en ese período, sino más bien un desplazamiento competitivo de algunos grupos sobre otros, ya que todas las especies compiten básicamente por los mismos recursos. Otros factores que pudieron incidir son la aparición de depredadores y los cambios climáticos. En segundo lugar, considérese lo ocurrido al final del Pérmico. Antes de haberse encontrado las evidencias de un cráter producido por un meteorito se realizaron varios análisis para poder

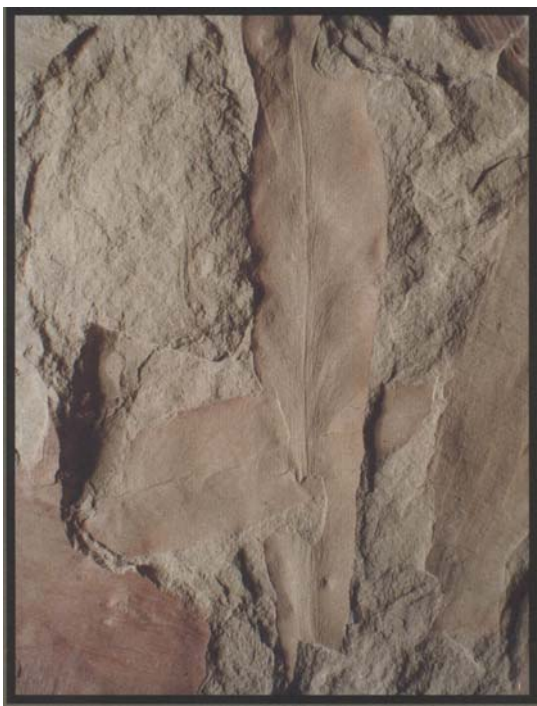


Figura 5.32 Impronta de *Glossopteris*.

explicar la baja bastante abrupta en la diversidad. Resulta interesante considerar que algunos autores postulan que los patrones de extinción de las plantas corresponden más a la sumatoria de efectos locales que a una catástrofe global. El mundo al final del Pérmico aparecía con una configuración de los continentes muy especial ya que estaban todos unidos formando Pangea. Esta característica determinaba que los climas fuesen bien diferenciados desde el ecuador hasta los polos pero con un gradiente de temperatura menos severo que el actual.

Por otra parte, en el Gondwana se produjo un cambio bastante drástico del clima entre el Pérmico, en el que era común la flora de *Glossopteris*, cuya hoja está ilustrada en esta página, y el Triásico, que pasó de húmedo a seco. Esto tuvo como consecuencia la extinción de varios grupos y el reemplazo por otros más adaptados a condiciones de aridez.

Finalmente, como se mencionó en el capítulo 2, durante el Cretácico ocurrió uno de los mayores eventos en la historia de la vegetación: la aparición de las Angiospermas. Se puede afirmar que la vegetación tal cual la conocemos en la actualidad tuvo su origen en ese momento de la historia de la vida. Lo que se puede observar que ocurrió en el Cretácico es una gran expansión de las plantas con flor y al mismo tiempo la extinción de varios grupos de Gimnospermas. Las ventajas adaptativas de las Angiospermas ya fueron desarrolladas en el capítulo 2, así que no se



insistirá en el tema, pero evidentemente, en un contexto de cambios climáticos o aparición de nuevos nichos por el impacto de un meteorito, las angiospermas fueron las grandes ganadoras. En todo caso el registro de plantas terrestres no muestra una extinción significativa en el límite K-T como lo muestra el de los animales terrestres.

En resumen se puede concluir que cuando se analizan los patrones de extinción de las plantas terrestres se debe tener en cuenta tres factores:

- a. Comparadas con los animales las plantas son extremadamente sensibles a la extinción por la aparición de nuevos taxones, ya que todas las plantas realizan básicamente las mismas funciones, absorber agua y nutrientes y fijar CO<sub>2</sub> ;
- b. Las plantas son muy sensibles a los cambios climáticos, por estar fijas al sustrato, y por ello deben adaptarse de tal forma que su distribución refleja las condiciones climáticas con gran precisión;
- c. Comparadas con los animales terrestres, las plantas se presentan como menos vulnerables a las catástrofes ya que tienen mecanismos como la dormancia de las semillas o la presencia de órganos vegetativos, como rizomas o tallos subterráneos.

# MÓDULO III

HERRAMIENTAS Y APLICACIONES

## Capítulo 6

# Tafonomía

Como se dijo en el capítulo 1, la Paleontología es una amplia interfaz de la Biología con la Geología. Uno de los puntos de vista que pueden considerarse es lo que pasa con lo que abandona la biósfera para incorporarse a la litósfera. Las reglas que gobiernan ese proceso son las de la Tafonomía, según la definición de Efremov (uno de los descubridores de los dinosaurios en el desierto de Gobi y autor de novelas de ciencia ficción, como "La nebulosa de Andrómeda) en 1940:



Es el estudio de las leyes que describen, en todos sus detalles, los procesos de fosilización, es decir, aquellos que median en la transición de los restos de los organismos -o las huellas de su actividad vital- desde la biósfera hasta la litósfera.

Estas leyes pueden dividirse en dos: la bioestratinomía y la fosildiagénesis.

La primera de ellas estudia todos los procesos que acontecen desde que el organismo muere hasta que sus restos son sepultados, completos o desarticulados. También estudia el destino de los materiales producidos por los organismos durante su ciclo vital (esporas, hojas, heces, etc.).

Por otra parte, la fosildiagénesis se ocupa de los procesos desde el sepultamiento de estos restos hasta que éstos son recuperados ya convertidos en fósiles.

### Sesgos

En el propio concepto de fósil está implícito que no se conserva todo lo que era el organismo en vida. Mucha información se pierde en cada etapa del proceso, aunque, paradójicamente, ese mismo proceso hace que haya información que se gana.

En general, se puede decir que las posibilidades de conservación de un organismo dependen de varios factores, que provocan otros tantos sesgos:

1. La naturaleza de su cuerpo;
2. El tipo de biotopo en el que habita;
3. Las tasas de sedimentación del lugar donde muere; y
4. El tipo de medio sedimentario en el que es sepultado.



Figura 6.2. Esquema conceptual de la Tafonomía.

Estos sesgos se pueden dividir en dos tipos: preservacionales, que dependen de los procesos a los que queda sometido el resto, y observacionales, que dependen de la posibilidad de acceder a la información una vez que el material se ha preservado.

Entre los primeros, la presencia de partes duras es la característica más importante para que un organismo deje su huella en el registro fósil. Asimismo, la preferencia por cierto hábitat es de gran importancia: los organismos marinos tienen mejores probabilidades que los terrestres.

Además, circunstancias como la manera en que sucede la muerte también cuentan; si el organismo es engullido completamente no va a quedar registro alguno, si pasa mucho tiempo entre la muerte y el sepultamiento, las bacterias y otros agentes van a tener mayores oportunidades de hacer su obra destructiva, si hay transporte generalmente también hay destrucción, etc.

Entre los sesgos observacionales, se pueden mencionar que la abundancia original del organismo en su paleocomunidad juega a favor por puro azar. Hay otros factores objetivos, como la distribución paleobiogeográfica, posición en la cadena trófica, tolerancia ambiental, edad geológica y morfología, pero no deben descartarse los factores subjetivos: los paleontólogos colectan de acuerdo a sus preferencias y también por la espectacularidad de los fósiles o por el potencial diagnóstico de la región anatómica encontrada.

El análisis tafonómico básico se puede describir como el recorrido de un resto por la siguiente secuencia, que puede ser alterada por el retrabajo:

Muerte → Necrólisis → Desarticulación → Transporte → Sepultamiento → Diagénesis → Fósil

## Muerte

Lo que se encuentra en un yacimiento depende del tipo de muerte que sufra un organismo. Si la muerte es natural, como en el caso de la depredación, los más viejos y los más jóvenes están representados en exceso,

porque los depredadores seleccionan la presa eligiendo los individuos que presentan alguna desventaja. En cambio, si es catastrófica, aparecen en la muestra fosilizada, además de jóvenes y viejos, muchos adultos en la etapa reproductiva

Por ejemplo, un guepardo hembra con crías mata casi una gacela

por día, un total de 337 gacelas por año, una cifra que parece importante, pero que, desde el punto de vista de la población depredada, representa un porcentaje muy pequeño, alrededor del 10%.

## Necrólisis

La ausencia de oxígeno es un factor favorable. Cuanto más rápida y completamente se da la putrefacción, más improbable es la preservación.

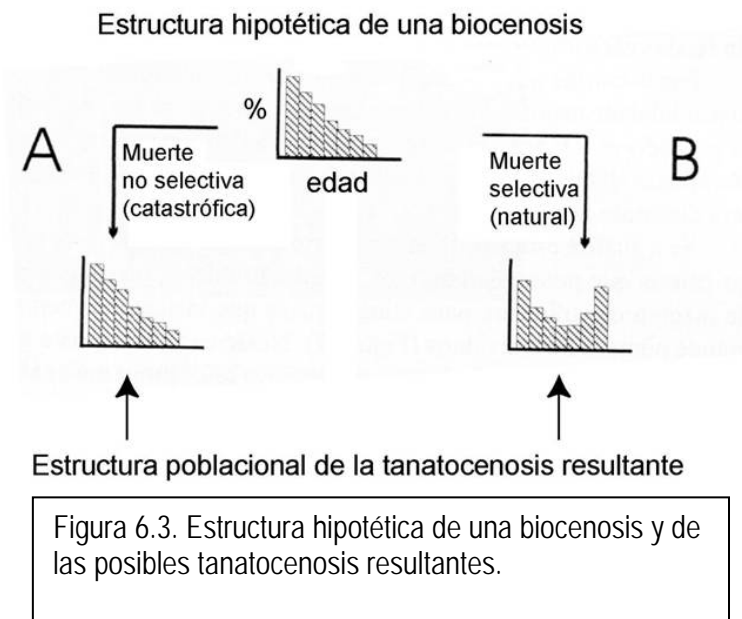
## Desarticulación

Este proceso tiene que ver con la comprensión de los eventos ocurridos en el período post-mortem y pre-sepultamiento. Entre los factores que influyen, está por supuesto la peculiaridad anatómica del organismo. Además, el clima seco favorece la momificación de aquellas partes blandas, como los ligamentos, que mantienen las partes duras en posición. Nuevamente, el tiempo es decisivo: cuanto más rápido el sepultamiento, menor la desarticulación.

Dependiendo de la anatomía corporal, hay una secuencia normal de desarticulación, que se altera por fenómenos tales como la momificación, la acción de carroñeros y depredadores y por el *trampling*, nombre en inglés con el que se conoce el pisoteo al que quedan sometidos los restos, especialmente en condiciones continentales.

## Transporte

El transporte tiene características diferentes si se trata de invertebrados o de vertebrados. En el caso de los invertebrados, el transporte dependerá del tamaño, forma y densidad del esqueleto,



así como de la energía del elemento transportador. Por ejemplo, si hay olas, el transporte será bimodal, o sea, los materiales estarán distribuidos 50% para cada lado, según la posición hidrodinámica más estable. Por otra parte, en el caso de las corrientes, el transporte es unimodal, o sea, estarán dirigidos de acuerdo al sentido de ésta.



Figura 6.4. Orientaciones de restos de invertebrados según las corrientes dominantes.

Generalmente los vertebrados, organismos abundantes en los medios continentales, son transportados por sistemas fluviales, dominados por flujos unidireccionales. Cuanto mayor es la energía de esas corrientes, mayor también será el transporte que sufrirán los restos, a lo que se debe sumar que no todas las regiones anatómicas de los vertebrados tienen la misma capacidad de ser transportadas. Esta transportabilidad fue estudiada por Voorhies en 1969, que creó sus tres grupos de huesos de vertebrados, de acuerdo a esta variable:

- I) Falanges, ulnas, radios, esternón, tarsales, carpales y vértebras
- II) Húmero, fémur, costillas
- III) Cráneo, mandíbula y dientes

Debe aclararse que estos grupos son relativos para cada grupo de organismos, porque las diferencias morfológicas y de tamaño pueden hacer que, para cierta energía de corriente, una mandíbula de roedor sea más transportable que un fémur de elefante.

Otra posibilidad de transporte de los huesos de vertebrados ocurre por medio de carcasas flotantes, un tipo de transporte extremo, según el cual los esqueletos son llevados por la corriente dentro de las partes blandas mientras éstas se mantienen flotando por acción de los gases que produce la putrefacción. Las partes anatómicas de los esqueletos así transportados suelen encontrarse articuladas, aunque dispuestas de modo caótico, como se observa en la figura 6.5.

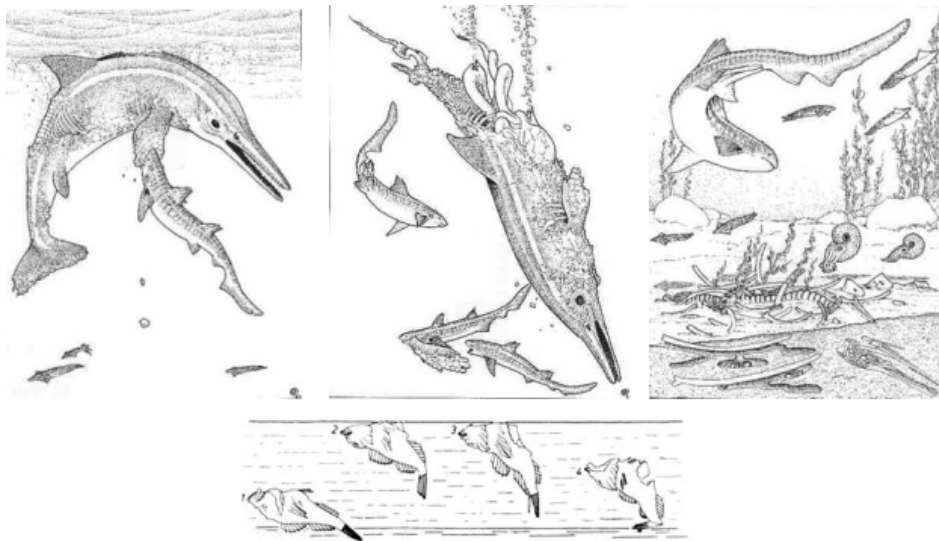


Figura 6.5. Transporte de carcazas flotantes.

### Sepultamiento

En ocasiones, los fósiles forman concentraciones excepcionales en los yacimientos, que se conocen con el término, derivado de la jerga alemana de explotación de recursos minerales, de *Fossilagerstätten*. Se lo puede definir como un cuerpo rocoso que contiene una cantidad inusualmente alta de información paleontológica. A su vez, se las puede dividir en *Konzentrationslagerstätten*, importantes sobre todo por la cantidad de los restos, y pueden presentar comunidades de tiempos distintos. Un ejemplo próximo lo constituyen los restos de vertebrados triásicos de Rio Grande do Sul, Brasil. Por otra parte las *Konservatlagerstätten* son los hallazgos de interés por la conservación de sus restos, caracterizados por la presencia de esqueletos completos y partes blandas o sus improntas. Un ejemplo de gran importancia por la forma en que cambió la concepción de la Paleontología es la famosa fauna de Burgess shale.

### Meteorización

La meteorización es un conjunto de procesos mediante los cuales los componentes microscópicos orgánicos e inorgánicos de un hueso son destruidos por agentes físico-químicos. Behrensmeyer (1978) propuso una categorización descriptiva de la meteorización basada en la observación de huesos modernos de grandes mamíferos africanos en el Parque Amboseli, en Kenya. Originalmente



Figura 6.6. Anne K. Behrensmeyer, una de las principales figuras de la Tafonomía.

se definieron estadios de meteorización de 0 a 5, de acuerdo al tiempo de exposición:

0 → 0 a 1 años

1 → 0 a 3 años

2 → 2 a 6 años

3 → 4 a 15+ años

4 → 6 a 15+ años

5 → 6 a 15+ años

En fósiles, sin embargo, se propuso simplificar y reconocer solamente 3 categorías:

1- Frescos (estadio 0)

2- Poco meteorizados (estadios 1-2)

3- Meteorizados (estadios 3-5)

### Homogeneización Temporal o *Time-averaging*

Se trata de un proceso que mezcla restos esqueléticos de fenómenos no-contemporáneos en un mismo estrato o tafocenosis, generado por retrabajamiento. Se ha estudiado que, en asambleas generadas en canales fluviales, la

homogeneización temporal puede estar entre 1.000 a 100.000 años.

Fig. 6.7.  
Fósiles retrabajados



### Acumulaciones óseas que producen los agentes bióticos

Existen muchos ejemplos de este tipo de acumulaciones.

Un caso muy conocido es el de

Fig. 6.8.  
Egagrópila.

las egagrópilas, producto de las regurgitaciones de aves rapaces, habitualmente en lugares protegidos que favorecen la preservación, como cavernas. Están compuestas de restos esqueléticos, frecuentemente de roedores.





Otro ejemplo, también de pequeños vertebrados, es el de las acumulaciones de las hormigas recolectoras, que concentran huesos de roedores con mayor variedad de hábitat que las en el caso de las rapaces.

Figura 6.9.  
Hormigas  
colectando.



<i>Características</i>	<i>Asociación primaria</i>	<i>Asociación secundaria</i>
Vértebra + costillas vs huesos de las cinturas y miembros	<b>alta</b> , 1:4 (rango = 1:3-5)	<b>baja</b> , 1:9 (rango = 1:4, 5-25)
<b>Abundancia</b> de epífisis de huesos largos	<b>alta</b> , sin destrucción preferente de regiones esqueléticas débiles	comparativamente <b>baja</b> , consumo preferente de epífisis menos densas
<b>Abundancia</b> de huesos largos <b>completos</b>	<b>alta</b> y no relacionada con su contenido en médula ósea	<b>baja</b> , inversamente relacionada con médula, fracturas espinales
<b>Abundancia</b> de huesos <b>articulados</b> conexión anatómica	los elementos <b>articulados</b> suelen ser abundantes	<b>escasos</b> elementos articulados (metápodos, falanges, vértebras)
<b>Abundancia</b> relativa de <b>juveniles</b> , con dentición decidua	proporción <b>alta</b> (>25%)	proporción <b>baja</b> (<25%)
Proporción del NMI <sub>jóvenes</sub> /NMI <sub>adultos</sub>	mayor en especies <b>grandes</b>	<b>no relacionada</b> con el tamaño
<b>Índice</b> carnívoros/ungulados, calculado a partir del NMI	<b>alto</b> (25-50%) o <b>muy alto</b> (>50%) en el trampas naturales	<b>bajo</b> (5-15%), igual a comunidades modernas
<b>Rango</b> de tamaños corporales	<b>estrecho</b> , menos de dos órdenes de magnitud, acorde a las dimensiones del predador	<b>amplio</b> , más de dos órdenes de magnitud (de <10 kg a >1000 kg)
<b>Diversidad</b> de especies (riqueza específica)	comparativamente <b>baja</b> (sólo las especies presa)	<b>alta</b> (todas las especies carroñeadas)

Figura 6.10. Características de asociaciones producidas por depredadores y por carroñeros

En el caso de los restos de grandes vertebrados, habitualmente los mamíferos, el grupo viviente más abundante, constituyen el mejor modelo actualístico. Cabe distinguir entre aquellas acumulaciones producidas por depredadores y las que son obra de carroñeros.

En la tabla de la Figura 6.10 se ven las características de cada una de estas asociaciones.

Enfermedad, vejez y accidentes

La enfermedad es una de las causas de muerte más frecuentes en poblaciones naturales, especialmente cuando escasea el alimento y los individuos están debilitados. Sin embargo, el

problema en Paleontología para identificar esta causa de muerte, es que ésta se evidencia solamente si la enfermedad produce modificaciones óseas, por lo que muchas virosis y otras infecciones que atacan exclusivamente a los tejidos blandos no pueden ser identificadas fácilmente.

Además de estos ejemplos y de los vistos anteriormente en materia de depredación o carroñeo, la muerte de los organismos puede producirse por vejez. Esta causa es rara en condiciones naturales y se da principalmente en especies de gran tamaño o hábitos solitarios.

Los accidentes, en cambio, son bastante frecuentes y muchas veces dejan evidencias en los huesos, por lo que son de gran interés en la Paleontología. El yacimiento más conocido y espectacular es el de Rancho La Brea, en el centro de la ciudad de Los Ángeles, Estados Unidos. Esta localidad, de edad pleistocena tardía, es producto de la formación de charcos de alquitrán como producto de la evaporación de las porciones más volátiles del petróleo que se filtra a la superficie. Hasta el presente, los organismos se ven atrapados en estos charcos, principalmente en verano, cuando el asfalto está más licuado, y sus restos se conservan extraordinariamente bien, debido a la anoxia y a la nula energía de transporte que se produce en este proceso.

### **Tafocenosis**

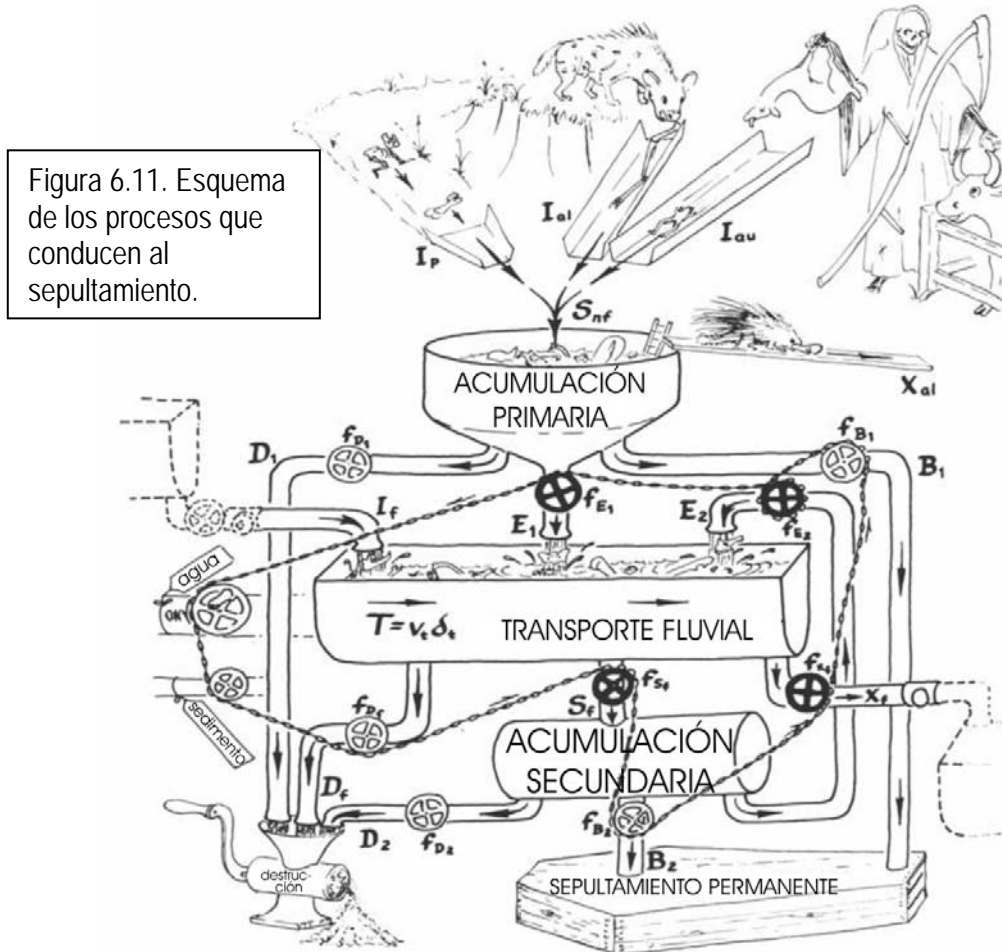
El sufijo "cenosis" hace referencia a un conjunto de organismos. Así, se llama biocenosis, o comunidad biótica o ecológica, al conjunto de organismos vegetales y animales coexistentes en un espacio definido (el biotopo), que ofrece las condiciones exteriores necesarias para su supervivencia. Una vez que los organismos mueren, el conjunto así formado se llama tanatocenosis, y pasa a ser una oritocenosis cuando se fosilizan. Finalmente, la erosión los descubre y los paleontólogos encuentran la comunidad llamada tafocenosis.

Las tafocenosis se dividen en dos tipos. En primer lugar, las autóctonas son las que incluyen restos de organismos preservados en el mismo tipo de ambiente en el que se desarrolló su existencia. Por otra parte, las tafocenosis alóctonas se forman mediante el transporte de restos y por la consecuente mezcla, selección y destrucción diferencial que tienen lugar durante dicho transporte. Una tercera categoría, la de las tafocenosis compuestas por fósiles parautóctonos, fue creada para atender al caso intermedio en el que los restos no sufrieron transporte, pero tampoco se encuentran exactamente en el mismo medio en el que vivieron.

Alternativamente, este caso intermedio puede definirse como aquellos restos que sufrieron transporte desde el sitio de la muerte (o descarte) pero que se mantienen en el hábitat original, como la definió Behrensmeyer en 1992 con su colaborador Robert W. Hook. Un ejemplo puede

clarificar el concepto; la hoja de un árbol que crece al lado de un lago y que, al caer, deja su impronta en esos delicados sedimentos es típicamente un fósil parautóctono.

Otros conceptos deben ser definidos, de acuerdo al excelente esquema de la figura de la página siguiente, de autoría original de Bruce Hanson. El almacenamiento primario se produce donde hay transporte fluvial implícito. El almacenamiento secundario es el resultado del transporte, pero todavía no se produjo el sepultamiento permanente o definitivo.



Puede ocurrir que en una asociación de organismos se dé, previo al sepultamiento permanente, un retrabajo de los restos. Ésta es una importante causa de sesgos. Por otra parte, la destrucción es una constante en estos procesos. Nunca se conserva todo lo que había originalmente en una comunidad, porque la regla es que todo el material biológico se recicle permanentemente y la conservación de un resto con información paleobiológica es la excepción. Hay una parte de los restos que se destruyen y por lo tanto nunca tenemos acceso a ellos. El transporte fluvial produce la gran mayoría de los yacimientos continentales. Una parte importante de los restos del almacenamiento primario va a caer a un río y se produce el

transporte. Al depositarse los restos quedan en la posición hidrodinámicamente más estable, por lo que dan información sobre la dirección y sentido de la corriente que los arrastró.

Una manera elegante de tratar este asunto es por medio de la ecuación presente en la figura 6.11,

$$T = V_t \delta_t,$$

donde  $T$  es la tasa de transporte,  $V_t$  es la velocidad de la corriente y  $\delta_t$  es la densidad del transporte.

Por otro lado, se ve en las figuras ciertas válvulas que regulan las distintas cañerías. Las de color negro tienen que ver con la transportabilidad fluvial de los elementos, mientras que las blancas corresponden a la regulación de las tasas de transición por factores extrínsecos.

Todas estas válvulas están entrelazadas por una cadena que simboliza la relación entre todos estos aspectos: al variar uno se ven afectados todos los otros y las tasas de transporte.

Estos factores que no tienen que ver con transporte fluvial son el aporte físico del medio antes del transporte y están representados en la figura con el símbolo  $lp$ . Otro aporte es el llamado autópedo ( $lau$ ), esto es, el de los restos que llegan por sus propios medios. Finalmente, el aporte alópedo ( $la$ ) es el de los restos que llegan transportados por otros.

Así se forma la acumulación primaria. Los sesgos que se producen ocurren por la acción de organismos que se llevan partes de ella, como el erizo ( $Xa$ ) en el ejemplo en que está basado el diagrama. Otro sesgo es el de la salida fluvial ( $Xf$ ), que es lo que se lleva la corriente de esta asociación original.

No todo lo que llega a la acumulación primaria necesariamente termina en un sepultamiento permanente: puede perderse, salir, o pasar por una etapa de acumulación secundaria; y cada una de estas etapas genera retrabajos en los fósiles y pérdida de información paleobiológica, aunque, al mismo tiempo, se produce información tafonómica.

# Capítulo 7

# Paleoecología

## Icnofósiles

El otro tipo de fósiles, aparte de los fósiles de cuerpo, que son los restos del organismo propiamente dicho, son los icnofósiles. En griego, icnos (*ιχνοζ*) significa huella. En un sentido más amplio, se da este nombre a todos los restos de la actividad de un organismo.

Su importancia deriva de que, a través de estos fósiles, se puede observar una consecuencia muy directa de la acción del organismo, es decir, de su comportamiento. Generalmente en yacimientos donde se encuentran icnofósiles no se encuentran fósiles de cuerpo, porque las condiciones de sedimentación necesarias para que se conserven uno u otro son muy diferentes. En este sentido, los icnofósiles son siempre autóctonos, ya que el transporte es imposible porque destruiría al resto.

### Clasificación etológica

Se debe al gran paleontólogo alemán Adolf Seilacher (en la figura que acompaña este texto) la clasificación etológica de los icnofósiles en 1953. Cabe aclarar que muchos organismos pueden ser los autores de cada una de las categorías de icnofósiles. Aquí se da una clasificación modificada con respecto a las 5 categorías originales.

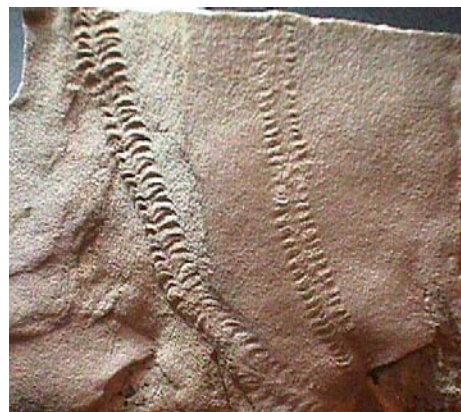
Repichnia: son estructuras de locomoción, como las conocidas *Cruziana*, atribuidas a los trilobites, que se muestran en la figura que acompaña este texto.

Por lo general, se observa la acción de apéndices.

Figura 7.2.  
*Cruziana*



Figura 7.1. Adolf "Dolf" Seilacher (nacido el 24 de febrero de 1925). Paleontólogo alemán, autor de importantes contribuciones en muchas áreas de la paleobiología y la evolución. Ganador del premio Crawford en 1992, es conocido por sus contribuciones al estudio de los icnofósiles, la morfología constructiva, la bioestratinomía, etc. Con más de 80 años, sigue muy activo.



Domichnia: son estructuras de habitación. Un ejemplo muy característico es el de *Rhizocorallium*.



Figura 7.3. *Rhizocorallium*.

Se las asigna a gusanos que viven en el sedimento del fondo marino. Su morfología es la de un tubo doble en forma de **U**. Contribuyen a resolver el sentido de la corriente cuando se pueden identificar la entrada (inhalante) y la salida (exhalantes), pues la primera está corriente arriba con respecto a la segunda. También se puede inferir la tasa de sedimentación: si era muy activa, las estructuras suelen ser muy altas.

Cubichnia: son estructuras de descanso, como *Rusophycus*, sea para esconderse o por cualquier otro motivo por el que haya cesado la locomoción. Podría haber sido producido por trilobites o por algún otro artrópodo marino. Originalmente, Seilacher lo consideraba una variante de *Cruziana*, como un trilobite que detenía su marcha para pasar desapercibido y evitar la depredación.

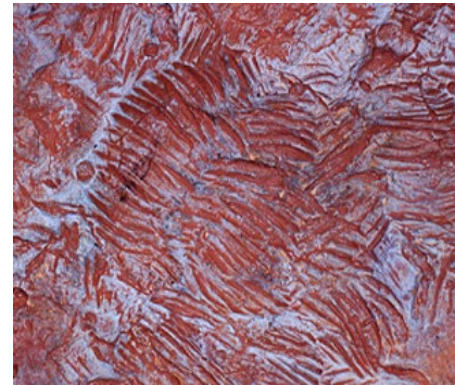


Figura 7.4. *Rusophycus*,



Fodinichnia: estructuras de alimentación. *Arthophycus*, por ejemplo, es un túnel anillado horizontal en tres dimensiones, simple o ramificado, derecho a curvado, que muestra crestas bien definidas y regularmente espaciadas en su relleno. Se interpreta como el resultado de la alimentación de un gusano marino que consumía sedimento.

Figura 7.5. *Arthophycus*.

Pascichnia: estructuras de pastoreo, esto es, de alimentación durante la locomoción. *Aulichnites* es una huella orientada con dos crestas convexas simétricas, normalmente divididas por un surco medial. Se interpreta como marca de pastoreo de un gasterópodo.



Figura 7.6. *Aulichnites*.

### Clasificación morfológica

En una clasificación morfológica, se pueden observar estructuras de bioturbación, correspondientes a la acción de algunos invertebrados acuáticos, como gusanos oligoquetos, que excavan los fondos y remueven así los sedimentos enterrados en la interfase agua-sedimento.



Figura 7.7.  
*Lithophaga.*

Por otra parte, las estructuras de bioerosión, consecuencia de la erosión de sustratos marinos duros por organismos que raspan o perforan, como algunos moluscos, poliquetos, etc. Una marca muy común en las valvas de otros moluscos, es la que dejan los bivalvos carnívoros del género *Lithophaga*.

### Iconofacies

Las iconofacies (Figura 7.8.) tienen una correspondencia bastante estricta con ambientes marinos. En la zona del litoral de más energía se aporta sedimento arenoso, y son comunes los tubos en "U". En zonas un poco más profundas, en las cuales no hay tanto aporte de sedimento y hay menos energía, se registran huellas, como las *Cruziana*.

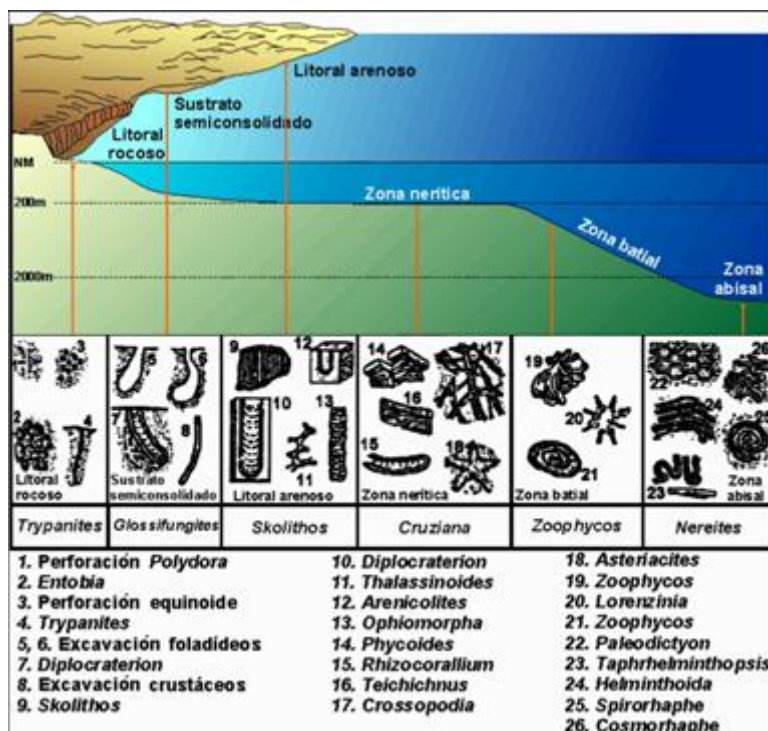


Figura 7.8. Iconofacies. Los conjuntos de icnofósiles, asociados a los fósiles de cuerpo y la información litológica, dan excelentes aproximaciones a los ambientes antiguos. Este uso de todos los aspectos preservados de un depósito sedimentario antiguo para interpretar su ambiente de depositación original se llama análisis de facies. El registro preservado del conjunto de marcas es la iconofacies, quizá la mejor herramienta para inferir ambientes del pasado. Aparte de otras variables ecológicas, están asociadas al perfil de profundidad y se nombran según un icnogénero característico.



### Coprolitos



Son heces fósiles, residuos de defecación de vertebrados extinguidos. En ocasiones, se puede determinar el origen y la dieta del animal que los produjo, sea por la existencia de semillas, polen u otro material vegetal, o incluso por el estudio de isótopos o biomoléculas.

Figura 7.8. Coprolito.

### Nidos y huevos

Otras estructuras de interés son los nidos de invertebrados, como los de himenópteros encontrados en Uruguay, o de vertebrados, cuyos ejemplos más espectaculares son los hallazgos de huevos de dinosaurios en enormes nidadas, entre otros lugares, en el desierto de Gobi y en Patagonia.

### Paleocuevas

Además de las estructuras comúnmente halladas en sedimentos marinos, formadas habitualmente por invertebrados, los vertebrados también dejan cuevas producto de su acción. En la ilustración se ve una de estas galerías cerca de Mar del Plata, Argentina, aunque se las puede observar en muchas regiones, inclusive de Uruguay.

Estas cuevas fueron atribuidas a animales de la megafauna cuaternaria, como gliptodontes, armadillos gigantes y otros. En una de estas cuevas se encontró una marca en el techo de 3 dedos, de tamaño y morfología similar a la del perezoso terrestre *Scelidotherium*.

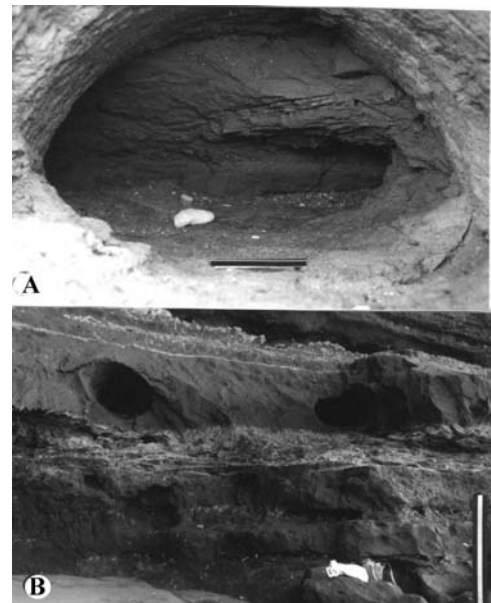


Figura 7.9. Paleocuevas cerca de Mar del Plata, Argentina, atribuidas a perezosos gigantes.

## Pisadas: el ejemplo de Laetoli



Figura 7.10. Localización de Laetoli en África.

Las huellas de los vertebrados incluyen las que dejaron los dinosaurios y mamíferos gigantes, que permiten conocer los hábitos de estos animales. Entre otros ejemplos de gran importancia, se encuentran las famosas pisadas de la localidad de Laetoli, África oriental. Son huellas de homínidos extinguidos con una antigüedad de tres millones y medio de años y se formaron sobre ceniza volcánica que se fue consolidando suficientemente rápido como para que perdurase,



Figura 7.11 Yacimiento con huellas

pero suficientemente

lento como para que el autor se hundiese. Esto revela que los humanos ya caminaban erguidos antes de que el cerebro alcanzase grandes dimensiones. A partir de esta evidencia, se ha inferido que fue el andar erguido lo que posibilitó el desarrollo del encéfalo como el de los humanos modernos, y no al revés.

Quizás el hecho de que las manos se liberasen completamente de la locomoción permitió que hiciesen trabajos más delicados, y eso a su vez puede haber hecho una fuerte presión de selección sobre el órgano que gobierna esos movimientos tan delicados.

Además de esto, existe una cuestión mecánica. Si la cabeza está inclinada hacia delante, los músculos que cumplen la función de sostenerla tendrían que haber sido demasiado fuertes, mientras que un tronco erguido permite mantener un mejor balance.

Por otra parte, se destacan las inusuales circunstancias que se dieron, lo extraordinario de ese singular evento de un día hace millones de años que ahora se puede reconstruir. Hubo una erupción volcánica de la que cayó ceniza que se enfrió al poco tiempo y permitió que diversos animales caminasen sobre ellas. Inclusive se ven gotas de agua de lluvia, afortunadamente no tan copiosa como para embarrarlo todo. Una vez que se enfrió, se marcaron diversas pisadas, de autoría de aves, liebres, un cánido y los homínidos.

No hubo erosión inmediata. Enseguida una tormenta de polvo tapó con otro sedimento ese lugar del valle del Rift, que siguió bajando. Hoy, que la erosión actúa y las descubre, se empiezan a ver los sedimentos portadores de este tesoro.

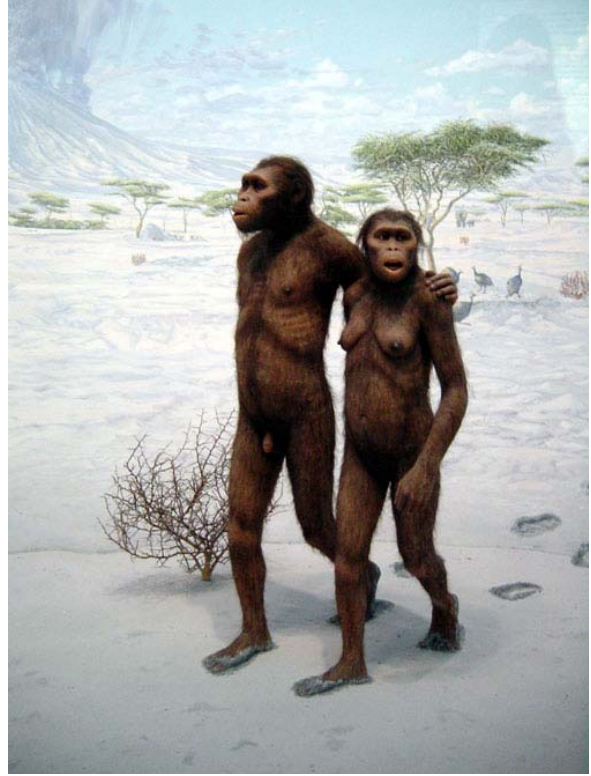
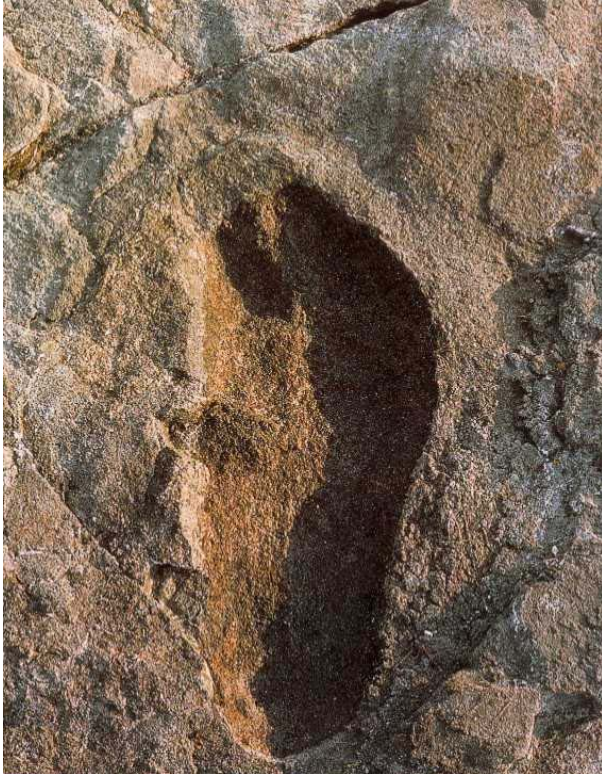


Figura 7.12. Icnitas de homínidos en Laetoli. En la foto de la izquierda se ve una de las pisadas, que muestra el arco del pie levantado y el dedo mayor apuntando hacia delante, igual que los demás dedos, una característica típica de un bípedo.

## Paleoecología evolutiva

Una definición de Paleoecología, según los investigadores Dodd y Stanton, nos dice que es el estudio de las interacciones de los organismos (plantas, animales y otros) entre sí y con su ambiente, en el pasado geológico. Esta definición, completa y elegante como es, no aporta mucho a la comprensión del alcance que tiene esta disciplina. Cabría preguntarse, quizá, para el mejor entendimiento, cuáles son las peculiaridades de la paleoecología con respecto a la ecología de organismos modernos. Es decir, ¿cuáles son los aportes que son esenciales a la historia, a la incorporación de la variable **tiempo**, a las relaciones ecológicas? Asimismo, se puede pensar en aquilatar la particularidad de la ecología en el pasado, que ya tiene sus propias características por tratarse de organismos que ya no existen, por supuesto, pero también porque se relacionaban en modos que no se observan hoy en día.

La importancia de la paleoecología, entonces, es que abre la dimensión temporal, incorporando la historia. Algunas variaciones ecológicas observables a la escala temporal de los estudios del presente, en los que "largo plazo" significa algunas décadas, no pasan de un leve apartamiento cuando se toma en cuenta el tiempo geológico, haciendo virtud de la necesidad (como siempre en Paleontología) y transformando la pérdida de resolución en la depuración de la señal de largo plazo de los ruidos.

Veamos el ejemplo, estudiado por Sepkoski, de la ecología marina en acción a lo largo del Paleozoico. Durante esos casi 300 millones de años, las tres faunas de las se habló en el capítulo 2, esto es, la Cámbrica, la Paleozoica y la Moderna, tuvieron una participación cambiante en los ambientes marinos, que pueden dividirse en seis, como en la parte superior de la figura de esta página, representados a lo largo de un perfil de la costa, la plataforma continental y el talud: 1) hábitats peritidales, o sea, los de la zona entre la marea alta y la baja; 2) ambientes subtidales protegidos; 3) zonas batidas por las olas; 4) ambientes abiertos en la plataforma continental media; 5) ambientes de plataforma externa; 6) ambientes de fuera de la plataforma.

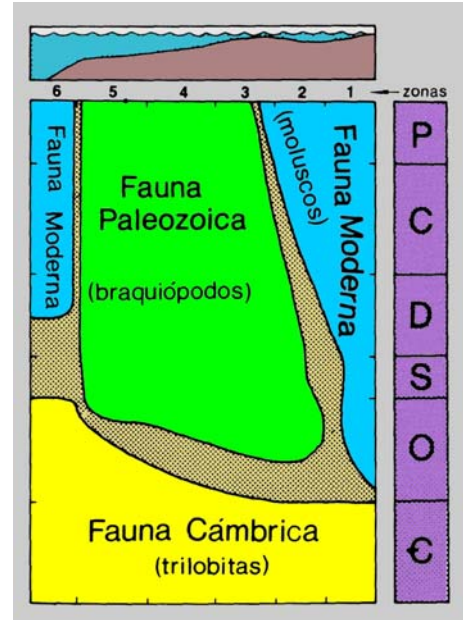
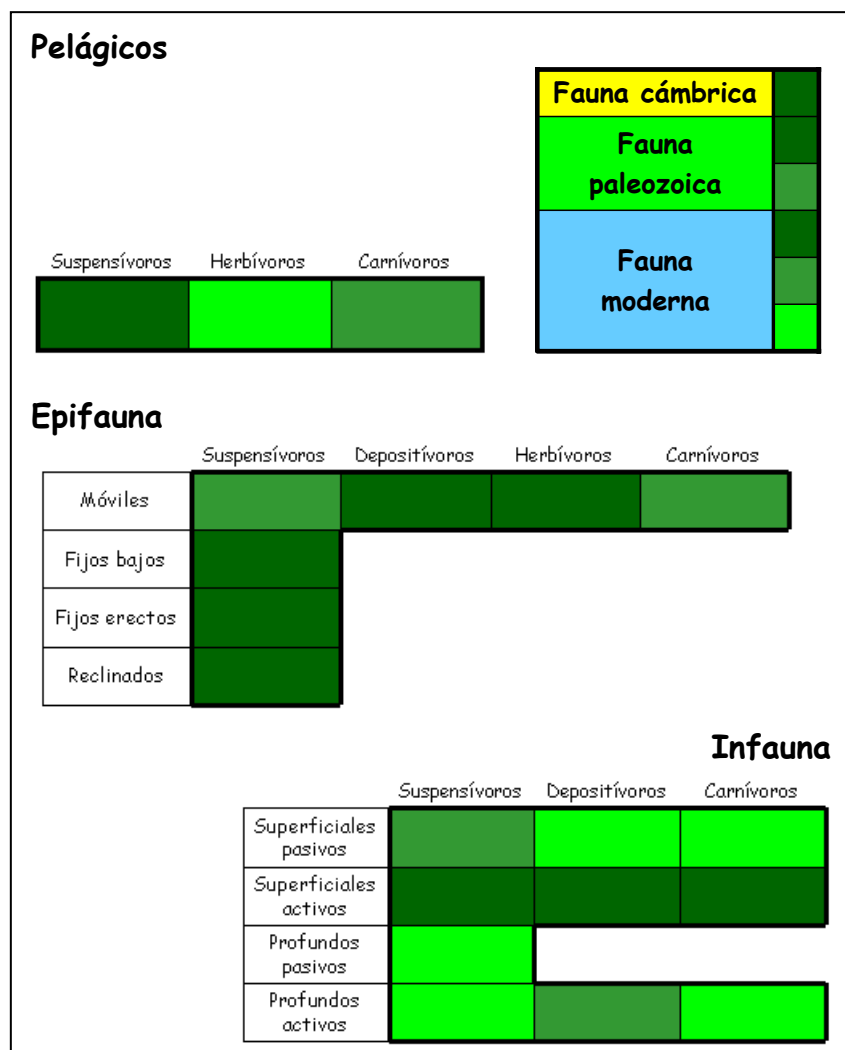


Figura 7.13, Faunas evolutivas dominantes en los ambientes marinos a lo largo del Paleozoico.

Como puede verse en la figura 7.13, durante el período cámbrico, la fauna Cámbrica, representada en amarillo y con los trilobites como grupo más característico, domina los seis ambientes marinos.

Cuando sucedió la gran expansión de la diversidad en el Ordovícico, y sin que mediase ninguna extinción masiva, la fauna Paleozoica, coloreada en verde y representada por braquiópodos articulados, empezó a predominar en los ambientes del 2 al 5, es decir, desde los subtidales a los de la plataforma media, mientras que los intertidales eran colonizados por bivalvos, correspondientes a la fauna Moderna. A partir del Devónico medio, la fauna moderna también invadió un hábitat que había quedado bastante despoblado por la gran extinción del final del Ordovícico, que hizo desaparecer a un gran número de trilobites. La tendencia fue que la fauna Moderna reemplazó a la fauna Paleozoica en estos ambientes más próximos al continente.

Este proceso de colonización de hábitats y recambios ecológicos se dio a través de una explotación de preferencias tróficas, como se ve en la figura de esta página, que muestra cómo se dio la sucesiva explotación de hábitos tróficos. A medida que fueron apareciendo faunas nuevas, fueron desempeñando preferencias tróficas que no estaban ocupadas, aunque



también disputaban algunos de los hábitos ya presentes.

La fauna Cámbrica tenía todos los hábitos tróficos

representados en la ilustración con el color verde oscuro. La fauna Paleozoica también tiene

Figura 7.14. Nichos tróficos ocupados por las tres faunas evolutivas.

estos mismos hábitos pero invade algunos nuevos, los de color verde intermedio. Cuando se expande la fauna Moderna, a los anteriores se le suman seis posiciones tróficas nuevas, son novedades evolutivas en color verde claro. Por ejemplo, hasta que la fauna moderna no alcanzó su predominio, no existieron herbívoros pelágicos, no había infauna suspensívora pasiva, etc. Queda claro que algunos hábitos tróficos todavía no estaban colonizados, ni lo están hasta el presente, como la posibilidad de que un organismo pasivo de la infauna profunda sea depositívoro o carnívoro o de la epifauna no móvil que tengan otra preferencia trófica aparte de la suspensívora.

El ejemplo es ilustrativo de la forma de trabajo de la Paleoecología y de sus aportes, pues nos muestra un mundo en el cual algunos hábitos que resultan comunes en los mares actuales aparecen algo tardíamente, dejando el nicho correspondiente libre hasta entonces.

## Capítulo 8

# Paleoecología terrestre

**Coevolución**

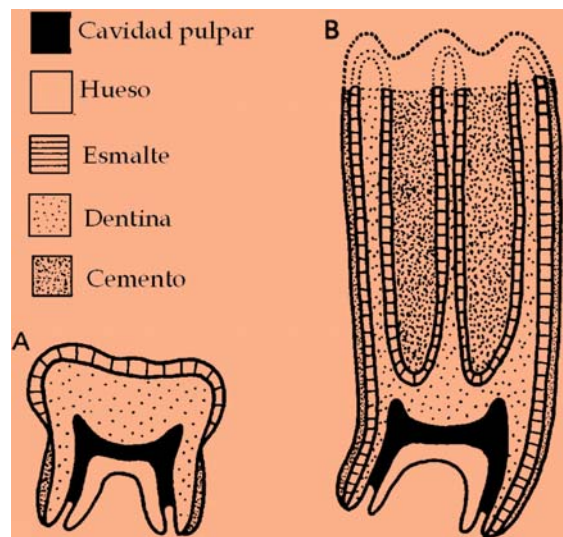
El tema de la coevolución es bastante típico en la paleontología, ya que es la disciplina que puede estudiar este proceso, al incorporar el sentido del tiempo en la consideración de las relaciones entre los organismos y entre estos y su ambiente, como ya se vio. En el ejemplo siguiente, se aprecia además la importancia de los aportes de diverso origen para alcanzar este conocimiento de fenómenos del pasado.

Se debe al paleontólogo norteamericano Bruce MacFadden el siguiente estudio en el que se relaciona la altura de la corona dentaria de los herbívoros con la dureza de la vegetación disponible durante los últimos millones de años.

Se conoce con el nombre de hipsodoncia la condición por la que se tiene el diente de corona alta, asociado muchas veces al crecimiento continuo durante la vida

Figura 8.1. Dientes braquiodonte e hipsodonte

del animal. Un diente de corona alta sugiere que se puede enfrentar el desgaste por el tiempo. Tal es así que en algunos grupos las raíces no se cierran nunca y crecen indefinidamente, como en



los roedores. En el caso de muchos herbívoros modernos (caballos, vacas) se terminan cerrando a una edad muy tardía.

Existían otros grupos de animales muy longevos con dientes de crecimiento continuo durante toda su vida.

Los isótopos estables son una ayuda de gran valor para el estudio de las condiciones ecológicas en que vivía el organismo y

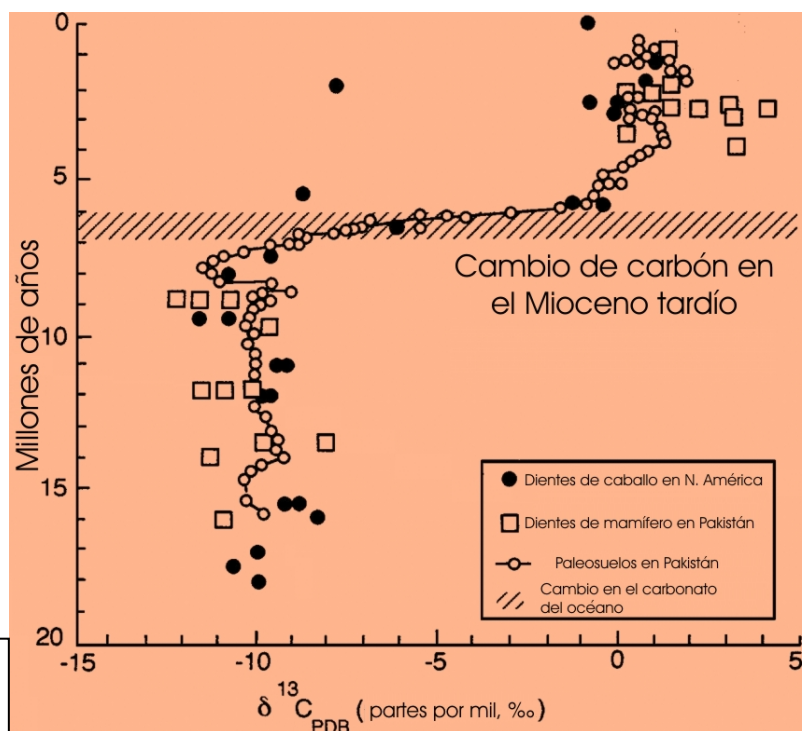


Figura 8.2. Cambio en el  $\delta^{13}C$  al final del Cenozoico.



decisivos para entender el caso que nos ocupa. El Carbono, por ejemplo, tiene, además del isótopo más común, el  $^{12}\text{C}$ , una pequeña proporción de otro isótopo no radiactivo (de ahí lo de “estable”) con un neutrón de más, el  $^{13}\text{C}$ .

Esto tiene importancia en el metabolismo de las plantas, como se verá. Las plantas de metabolismo C3 son todos los árboles, arbustos templados, pastos de altura y de climas húmedos, y siguen el ciclo Calvin-Benson, fijando  $\text{CO}_2$  atmosférico por la vía de la pentosa fosfato reductora. Por su parte, las plantas C4, básicamente pastos de climas áridos, usan el ciclo Hatch-Slack (vía ácido C4-dicarboxílico). Finalmente, un tercer tipo de metabolismo es el de las plantas suculentas, el llamado CAM, por sus siglas en inglés (*Crassulacean Acid Metabolism*).

Todas las plantas toman  $^{12}\text{CO}_2$  (o sea, anhídrido carbónico con el isótopo normal) más que  $^{13}\text{CO}_2$ , seleccionando negativamente este último por ser más pesado. Sin embargo, las C3 discriminan más en contra del  $^{13}\text{CO}_2$ , que queda en las siguientes proporciones:  $-27 \pm 2\%$ , desde  $-35\%$  en bosques densos a  $-22\%$  en áreas abiertas con estrés hídrico. Las C4 van de  $-16\%$  a  $-8\%$  con una media de  $-13 \pm 1\%$ . Las CAM cubren todo el intervalo.

Cuando un herbívoro consume las plantas de las que se alimenta, incrementa la concentración de  $^{13}\text{C}$  en su organismo, pero en proporción parecida, por lo que la señal isotópica se conserva, con las debidas correcciones, al cambiar el nivel trófico. Si el herbívoro tiene una dieta a base de plantas C3 va a tener una proporción de  $^{13}\text{C}$  menor que el herbívoro que come plantas C4, y lo mismo sucede con los carnívoros que comen a estos herbívoros.

En la figura 8.17 se presenta, como un área rayada, el cambio en los carbonatos oceánicos en el Mioceno tardío, hace 6 millones de años, lo que

refleja un importante cambio en el clima del planeta.

Como se ve, la proporción de  $^{13}\text{C}$ , medida en diversidad de fuentes, como dientes de mamíferos y en paleosuelos, aumentó

muchísimo, de alrededor de  $-10\%$  a cerca de 0 o positivo.

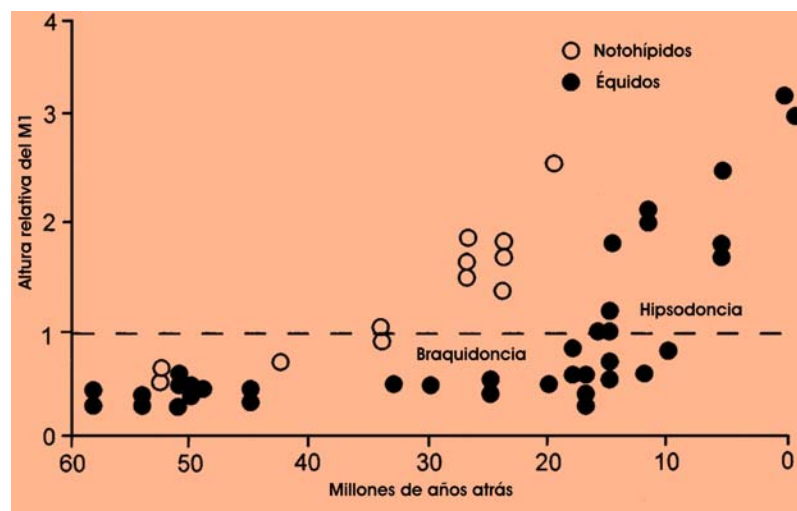


Figura 8.3. Cambio en la altura de la corona dentaria durante el Mesozoico.

Por su parte, los ungulados cambiaron simultáneamente su índice de hipsodoncia, medido como el cociente de la altura del diente por su ancho.

Los más antiguos, tanto dentro de la familia extinta de los notohípidos como dentro de la viviente de los équidos, tienen los dientes tan altos como anchos, o incluso un poco más bajos. En los últimos millones de años todas las especies de équidos tienen los molares sensiblemente más altos que anchos. La explicación que se encuentra es que, acompañando el cambio climático hacia una mayor aridez ocurrido en el Mioceno tardío, se produjo una retracción de los bosques y una gran expansión de las gramíneas, que no fueron abundantes hasta que este gran cambio climático de hace 6-7 millones de años produjo las condiciones propicias para su desarrollo.

### Paleosinecología terrestre

Como en todos aquellos aspectos de la disciplina que requieren de copiosas bases de datos, la mayoría de los estudios paleoecológicos pioneros se basaron en animales marinos, debido a su abundancia y preservación, variables que ya fueron consideradas en el capítulo de Tafonomía. Los estudios de paleoecología terrestre son más escasos, pero no por ello menos importantes. Un ejemplo de paleoecología terrestre de interés para quienes habitan estas regiones, es el de la megafauna sudamericana del Cuaternario.

Figura 8.4.  
Representación de la  
megafauna.



Como se ve en la figura 8.18, se trata de una fauna de gran diversidad y rareza, pero que sobre todo impacta por el gran tamaño de sus integrantes. De los 120 géneros citados para el continente en esta edad, unos 15 sobrepasan la tonelada y otros cuarenta tienen más de 100 kg. En particular, en la fauna local de Luján, para la que se definió esta edad, hay 19 especies de más de una tonelada, que, si se tiene en cuenta la posibilidad de que la sistemática está inflada y se toma una especie por género, de todas maneras no baja de 11.

La comparación con África da idea de la espectacularidad. En ese continente, en el que varios países hacen de los ingresos por turismo aventurero una interesante fuente de divisas, hay apenas 5 especies de más de una tonelada: el elefante, los dos rinocerontes, el hipopótamo y la jirafa. Ya Darwin, en su Diario de Viaje, se había preguntado qué ambiente sustentaría esta fauna y descartaba que fuesen habitantes de selvas, como en la India, pues "*Large animals do not require luxuriant vegetation*".

Un enfoque más cuantitativo debió esperar más de 150 años, y se basó en el trabajo de John Damuth, que recopiló datos de 307 especies de mamíferos herbívoros, de los cuales midió masa ( $M$  en la fórmula de aquí abajo) en gramos y la densidad poblacional, en número de individuos

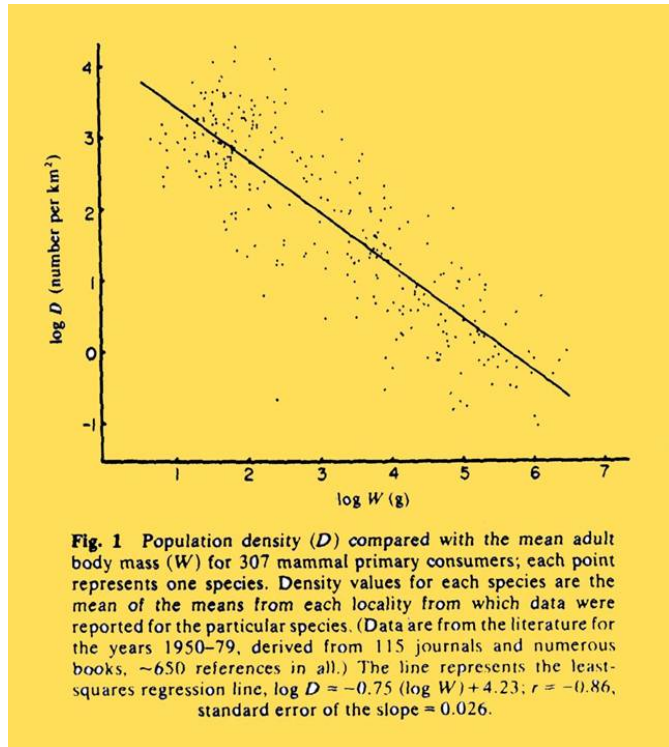


Figura 8.5. Gráfica que relaciona, en escala logarítmica, el tamaño corporal y la densidad poblacional.

por  $\text{km}^2$  ( $D$  en la fórmula de aquí abajo). Con el adecuado tratamiento estadístico, se vio que existía una significativa correlación entre esas dos variables y se formuló una ecuación:

$$\log D = -0,75 (\log M) + 4,23$$

A pesar de que esta relación es estadísticamente muy significativa, no debe olvidarse de que hay mucha dispersión de los datos, como se puede observar en la gráfica. Sin embargo, parece lícito tomar esa fórmula para estudiar toda una fauna, aunque resulta más débil, por aquella razón, aplicar sin más la ecuación para cada una de las especies. La recta es un promedio: se puede suponer que todos los puntos van a caer sobre ella, por lo que las conclusiones serán válidas para el conjunto de la fauna, no para las especies individuales.

Esta antigüedad del Pleistoceno Superior se llama Lujanense, porque la localidad típica está en Luján (Argentina), cuyos mejores yacimientos, lamentablemente para los intereses de los paleontólogos, quedaron ocultos por el desarrollo urbano de aquella localidad bonaerense.

En la Figura 8.6, se muestra la lista de los herbívoros mayores de 10 kg hallados en esa fauna local. No fueron considerados los mamíferos más chicos, ya que están más sometidos a los sesgos tafonómicos mencionados en el capítulo anterior. Se incluyen la situación de esas especies, como vivientes

Especies de herbívoros en la fauna local de Luján	Existente	Masa (kg)	Biomasa en pie (kg km <sup>-2</sup> )	Tasa metabólica basal (J kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> )
<i>Neothoracophorus depressus</i>	No	1100	550	0,71
<i>Neothoracophorus elevatus</i>	No	800	506	0,77
<i>Plaxhoplus canaliculatus</i>	No	1300	573	0,68
<i>Doedicurus clavicaudatus</i>	No	1300	573	0,68
<i>Panochthus tuberculatus</i>	No	1100	550	0,71
<i>Glyptodon reticulatus</i>	No	1200	562	0,70
<i>Glyptodon perforatus</i>	No	1600	604	0,65
<i>Glyptodon rudimentarius</i>	No	800	506	0,77
<i>Glyptodon clavipes</i>	No	2000	639	0,61
<i>Pampatherium typum</i>	No	200	359	1,09
<i>Megatherium americanum</i>	No	4000	803	0,51
<i>Scelidotherium leptocephalum</i>	No	600	473	0,82
<i>Glossotherium robustum</i>	No	1300	573	0,68
<i>Glossotherium myloides</i>	No	1200	562	0,70
<i>Lestodon trigonidens</i>	No	3000	707	0,55
<i>Lestodon gaudryi</i>	No	1300	573	0,68
<i>Neochaerus suicidens</i>	No	150	334	1,17
<i>Toxodon bilobidens</i>	No	1100	550	0,71
<i>Toxodon burmeisteri</i>	No	1100	550	0,71
<i>Toxodon platensis</i>	No	1100	550	0,71
<i>Toxodon paradoxus</i>	No	1000	534	0,73
<i>Macrauchenia patachonica</i>	No	1100	550	0,71
<i>Equus (A.) curvidens</i>	No	300	397	0,98
<i>Tayassu tajacu</i>	Sí	25	214	1,83
<i>Eulamaops parallelus</i>	No	150	334	1,17
<i>Hemiauchenia paradoxa</i>	No	1000	534	0,73
<i>Lama guanicoe</i>	Sí	90	294	1,33
<i>Morenelaphus azpeitianus</i>	No	50	254	1,54
<i>Morenelaphus lujanensis</i>	No	50	254	1,54
<i>Stegomastodon superbus</i>	No	4000	803	0,51

Figura 8.6. Lista de herbívoros de la fauna local de Luján, su masa, densidad y metabolismo basal.

o no, la masa estimada expresada en kg, la posible biomasa en pie (que resulta de multiplicar la densidad calculada con la fórmula de Damuth por la masa de los individuos) y la tasa metabólica basal ( $R$ ), estimada a partir de la ecuación de Kleiber:

$$\log R = -0,25 \log M + 0,6128.$$

A partir de estas cantidades, se puede avanzar en el cálculo de los requerimientos energéticos de las especies a lo largo de un año, sumando los productos de las biomásas en pie por las tasas metabólicas basales y haciendo las debidas correcciones por las pérdidas por asimilación y por la diferencia entre la tasa basal y el gasto de campo normal.

Especies de Carnivora	Existente	Masa (Kg)	Biomasa en pie (Kg/Km <sup>2</sup> )	Tasa metabólica basal (J/Kg s)
<i>Arctodus bonariensis</i>	No	500	19,2	0,84
<i>Smilodon populator</i>	No	300	15,9	0,97
<i>Felis onca</i>	Sí	50	8,3	1,57
<i>Canis avus</i>	No	30	6,9	1,80

Figura 8.7. Lista de herbívoros de la fauna local de Luján, su masa, densidad y metabolismo basal.

Similar enfoque, aunque por supuesto con ecuaciones diferentes, se puede aplicar a los integrantes del nivel trófico superior. En la tabla siguiente se muestran los valores equivalentes de los carnívoros de Luján, un oso, el tigre dientes de sable, el jaguar y un lobo, que compensa su tamaño relativamente pequeño con sus probables hábitos cazadores gregarios.

Los resultados son los siguientes: los requerimientos energéticos del conjunto de los herbívoros de la fauna local de Luján son 1,8 megajoules por metro cuadrado y por año. Si esta fauna viviese hoy en día en el mejor capo ganadero de Uruguay, cuya productividad primaria asciende a megajoules por metro cuadrado y por año, consumiría el 27% de esa productividad primaria.

Para tener idea de lo que significa esa proporción, téngase en cuenta que en los parques nacionales africanos, los mamíferos herbívoros mayores de 25 kg consumen apenas entre el 3 y el 6% de la productividad primaria. En otras palabras, ese consumo es muy exagerado, aunque el porcentaje podría ser menor si la región hubiese sido más productiva entonces que ahora. Si se tomase la productividad primaria del Serengeti, una sabana muy productiva, los mamíferos lujanenses consumirían una proporción de algo más del 3%, en línea con las observaciones de ecosistemas modernos.

Sin embargo, de acuerdo a las reconstrucciones paleoclimáticas vigentes de hace veinte a diez mil años en las regiones estudiadas, que muestran la zona de Luján como mucho más árida que hoy, presentan la situación como mucho más problemática.

Por otra parte, los requerimientos energéticos de los carnívoros de la fauna local de Luján, que alcanzaban los 9.000 joules por metro cuadrado y por año, indican que la productividad secundaria, es decir, la carne disponible para el consumo del nivel trófico superior, de los herbívoros de Luján, 36.000 joules por metro cuadrado y por año, estaba muy por encima de las necesidades, unas 4 veces más.

Esta situación de exceso de recursos tróficos para los carnívoros y falta de ellos para los herbívoros sugiere que la fauna estaba desbalanceada desde este punto de vista, y no se trata

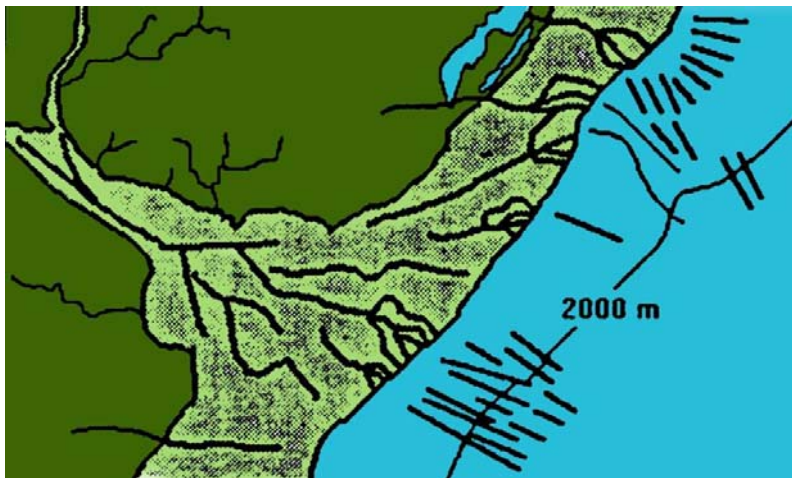
de un sesgo propio de las faunas fósiles, porque la del Rancho La Brea, muy abundante, rica, y bien estudiada, cumple perfectamente con el paradigma ecológico de las faunas modernas con grandes mamíferos.

La propuesta vigente es que alguno de los grandes mamíferos considerados herbívoros podrían haber tenido una dieta más variada, y las sospechas recaen sobre los perezosos bípedos, como el megaterio.

Sin embargo, quizá esta corrección sea insuficiente y algún otro factor accesorio debe buscarse en la situación geográfica de entonces.

A lo largo del Pleistoceno ha habido importantes glaciaciones, probablemente controladas por los ciclos de Milankovich, y que producen variación en la temperatura del planeta y una disminución en el nivel del mar, como consecuencia de que un inmenso volumen de agua quedaba atrapada en los mucho mayores glaciares polares y de montaña.

Cuando el máximo de la glaciación, hace unos 15 o 18 milenios, el nivel del mar debe de haber estado unos 140 m más abajo que hoy en día. Como la plataforma continental tiene una pendiente de aproximadamente 1:1000, eso implica que la línea de costa debe haberse ubicado unos 140 km mar adentro.



En lo que hoy es el océano Atlántico y el Río de la Plata, discurría un gran río, el Paleoparaná, que desembocaba en un inmenso delta y cuyas inundaciones deben haber provisto a las planicies

Figura 8.8. El Río de la Plata durante el máximo glacial.

circundantes de sedimentos ricos en nutrientes.

Es posible especular con que la fauna haya aprovechado ese régimen para migrar hacia las llanuras bajas entre crecientes y hacia las zonas más altas cuando las inundaciones, de la misma manera que la fauna del Serengeti acude al cráter del Ngorongoro en la estación seca. De esta manera, las migraciones son una posibilidad para completar el punto de vista moderno de la muy peculiar paleoecología de esta región y de su megafauna.

## Capítulo 9

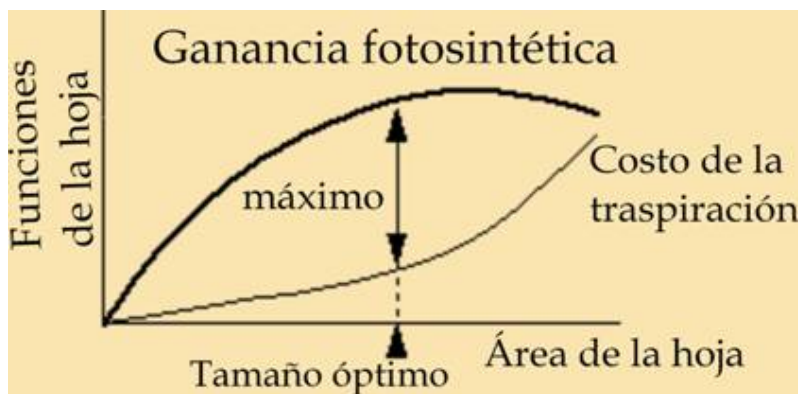
# Paleoclimatología y Paleogeografía

La Paleontología tiene una importancia particular en el estudio de los climas de la Tierra, porque suma su peculiar enfoque, el que incluye el tiempo profundo, al entendimiento de la realidad que nos resulta más cotidiana.

Evidentemente, las inferencias climáticas del pasado deben basarse en evidencias indirectas, puesto que no es posible la medición directa de las variables climáticas. Es por ello que se apela a los llamados *proxies* (singular *proxy*), que es como se conoce a aquellas variables que no importan tanto en sí mismas, sino porque denotan el comportamiento de otra variable.

### Plantas y clima antiguo

Veamos entonces cuáles son algunas fuentes biológicas de inferencias paleoclimáticas. Entre



ellas, están las evidencias climáticas aportadas por las plantas. En primer lugar, está el tamaño de hoja, asociado a altas

Figura 9.1. Tamaño óptimo de la hoja de una planta.

escasa luz.

A medida que aumenta el área de la hoja,

aumenta la ganancia fotosintética, si se parte de la base de que es constante el número de cloroplastos por unidad de área.

Sin embargo, ninguna adaptación es gratuita, pues a medida que aumento el área de la hoja

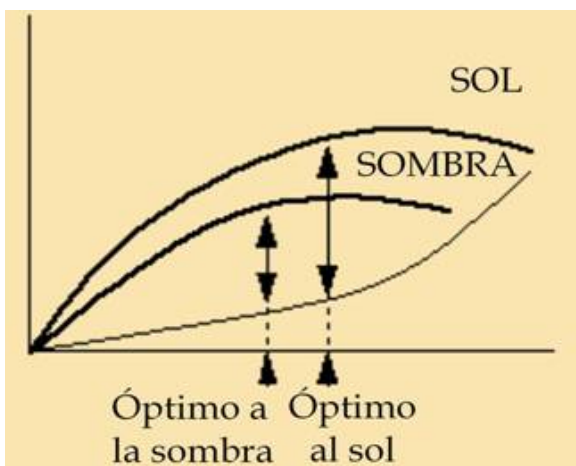


Figura 9.2. Cambio en el tamaño óptimo de acuerdo a la luz disponible.

también aumento el costo de la transpiración y cada vez se pierde más agua. Existe, como se ve en la gráfica, un óptimo en el que la ganancia fotosintética es buena, aunque haya mejores, que coincide con una transpiración bastante tolerable, aunque también haya mejores. Este óptimo varía para cada planta y circunstancia. El tamaño de la hoja es, por lo

tanto, un proxy. No es lo mismo si hay saturación de agua en el ambiente, pues la

pérdida de humedad no es tan grave. Cuando el clima es árido, hay diferencias importantes entre el día y la noche y, por lo tanto, la posición del óptimo varía sensiblemente.



Por otra parte, la presencia de ápices acuminados, es decir, de los extremos de las hojas terminados en punta está asociada a alta humedad en plantas vivientes, pues funciona como un pico de jarra, por el que gotea la humedad que se condensa en la

Figura 9.3. Hojas con ápices acuminados.



hoja. Otros *proxies* vegetales son la textura de hoja, pues las hojas coriáceas indican ambientes cálidos, y la forma de ésta, ya que las hojas delgadas son propias de riberas, mientras que las cilíndricas y gruesas indican aridez.

Finalmente, deben citarse los estudios de los anillos de crecimiento en los troncos de árboles, que indican estacionalidad en el clima en el que crecían. En aquellos lugares donde hay estaciones bien marcadas, los árboles crecen bastante durante cierta parte del año, pues hay suficiente luz, y crecen menos en los meses de invierno, de fotoperíodo menor.

Como no hay dos años iguales, de acuerdo a la frecuencia y para cada

Figura 9.4. Anillos de crecimiento en un tronco de árbol.

región se puede inferir muy bien y con bastante precisión los años en los cuales ese árbol estaba vivo y crecía. Se pueden ver eventos arqueológicos importantes gracias a la dendrocronología (del griego dendros, *δενδρον*, rama o árbol), al estudiar la madera de barcos, muebles o ataúdes. Incluso, los accidentes forestales, como los incendios, quedan registrados en lo que en ese momento era la corteza del árbol. El mismo procedimiento se aplica a los estudios en dientes o huesos de vertebrados.

**Evidencias climáticas aportadas por animales**

Entre los invertebrados, los corales son un *proxy* de altísima calidad, pues indican su ambiente con gran precisión. Además de la



Figura 9.5. Coral

temperatura necesaria para que se precipite el carbonato, indican aguas límpidas y poco profundas, pues de otra manera los simbiontes fotosintéticos no accederían a la luz

También hay evidencias climáticas aportadas por vertebrados terrestres, como la regla de Bergmann. Simplemente enunciada, esta regla indica que existe una tendencia al mayor tamaño

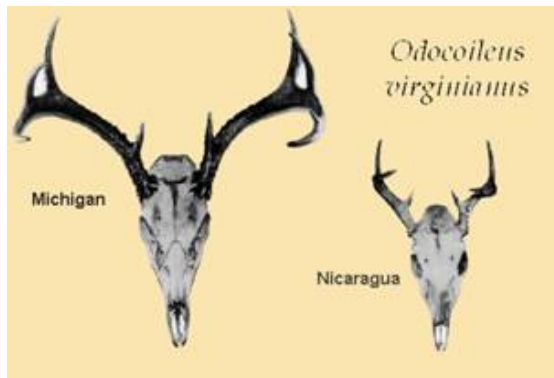


Figura 9.6. Ciervos de diferentes climas

de especies emparentadas hacia climas más fríos, siempre que se trate de animales homeotermos. En la figura 9.6 se ven ejemplos de ciervos, representados por sus cráneos de la tropical Nicaragua y la latitud mayor de Michigan, EE.UU. y del roedor *Neotoma cinerea*. En la figura 9.7 se ve cómo varía el

tamaño medido en gramos del roedor con la temperatura media (en °C) en poblaciones vivientes. Entonces, si se utiliza el tamaño del roedor como un *proxy*, es decir, se puede

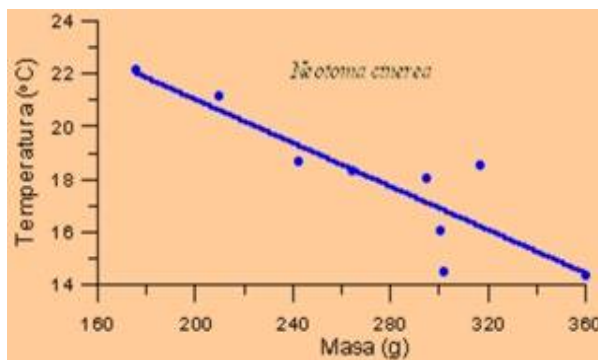


Figura 9.7. Gráfica del tamaño en relación con la temperatura.

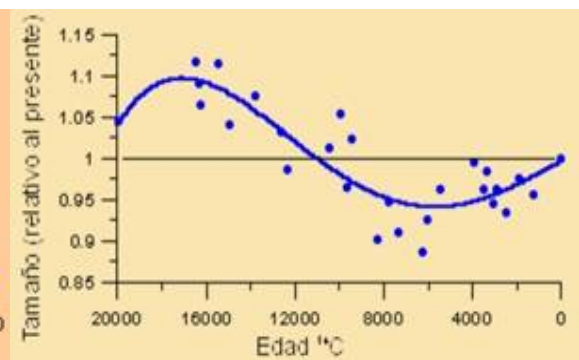


Figura 9.8. Variación del tamaño de *Neotoma* en los últimos miles de años.

transformar en un indicador de la temperatura en los últimos 20.000 años, como muestra la figura 9.8, en la que se disponen tamaños de cráneos, relativos al promedio del presente en la misma latitud, a lo largo del eje que representa la antigüedad, obtenida por datación absoluta.

### Fuentes no biológicas de inferencias paleoclimáticas

La temperatura a la que se formaron algunos compuestos biológicos que incluyen el oxígeno puede ser calculada mediante la siguiente fórmula:

$$^{18}\text{O} = \frac{(^{18}\text{O}: ^{16}\text{O}) \text{ muestra} - (^{18}\text{O}: ^{16}\text{O}) \text{ patrón}}{(^{18}\text{O}: ^{16}\text{O}) \text{ patrón}} \times 10^3$$

(<sup>18</sup>O: <sup>16</sup>O) patrón en la que <sup>18</sup>O es el isótopo de ese peso atómico del oxígeno y <sup>16</sup>O es el más común.

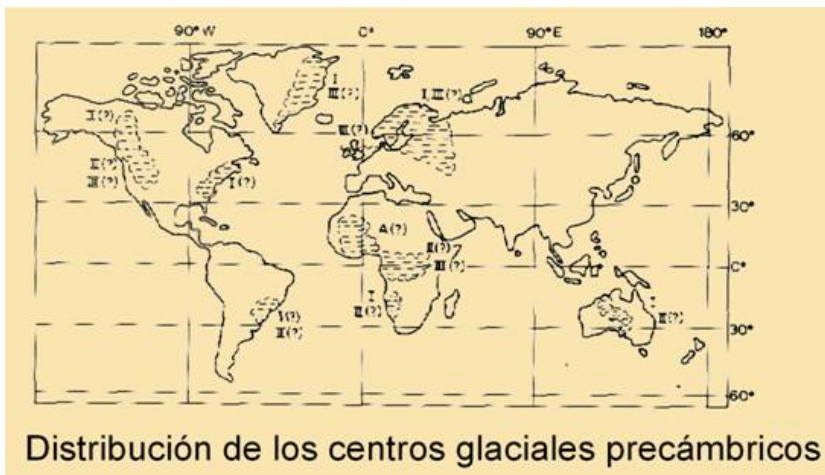
El patrón para carbonatos es PDB, un belemnita de la Formación Pee Dee de Carolina del Sur (USA) y para el agua es SMOW (*standard mean ocean water*). La paleotemperatura para la calcita puede ser estimada con un error de medio grado a partir de esta otra fórmula:

$$T^{\circ}\text{C} = 16^{\circ}\text{O} - 4,14 \Delta + 0,13 \Delta^2$$

donde  $\Delta = \delta^{18}\text{O}$  calcita (vs PDB) –  $\delta^{18}\text{O}$  del agua (vs SMOW). Es decir, el isótopo  $^{18}\text{O}$  está presente en la naturaleza en cierta proporción (muy pequeña). Cuanto más frío, menos se evapora el  $^{18}\text{O}$ , que es más pesado que el  $^{16}\text{O}$ .

### Patrones paleoclimáticos en el Proterozoico

Hace 800 millones de años, hay evidencia de glaciaciones en latitudes bajas, a nivel del mar. Lo que se especula es que se tuvo que haber producido un proceso muy intenso de retroalimentación positiva. Es decir, por la razón que sea se enfría mucho el clima del planeta. El



agua, en lugar de circular por la atmósfera, se congela formando glaciares. Como la atmósfera tiene menos vapor de agua, un importante gas invernadero, baja el efecto de ese nombre.

Figura 9.9. Distribución de los centros glaciales precámbricos.

Entonces, si disminuye el efecto invernadero y la Tierra está cubierta de nieve, es decir, queda más blanca, aumenta el albedo y entonces la energía se refleja más para el exterior. La energía disminuye y por lo tanto, la temperatura. Si la temperatura sigue disminuyendo, entonces más vapor de agua es secuestrado de la atmósfera y va a parar a los casquetes polares. De no haber interrupciones en esa retroalimentación positiva, toda la Tierra se congela, inclusive los océanos en latitudes tropicales. Es lo que se da en llamar "Bola de Nieve".

Entonces, ¿cómo superó la Tierra esta situación? La respuesta es que la tectónica salvó la vida. Los volcanes, activos con independencia del clima exterior, en algún momento lanzaron suficientes partículas a la atmósfera como para que se reconstruyese el efecto invernadero. Así, el ciclo se invirtió y empezó a funcionar al revés, aumentando el efecto invernadero, que retuvo más energía, con el consiguiente aumento de temperatura y el derretimiento de más glaciares.

Esto aumentó el vapor de agua en la atmósfera y retroalimentó el efecto invernadero y provocó que siguiese este nuevo ciclo hacia el calentamiento.

### Enumeración de algunas pautas paleoclimáticas en el Fanerozoico Paleozoico

Europa y Norteamérica tuvieron climas moderados (latitudes bajas);  
**Gondwana** con varios episodios de glaciación y aumento de humedad, debido a su migración;  
**Cámbrico** más cálido que el presente;  
**Ordovícico** variable;  
**Silúrico** y **Devónico** con condiciones cálidas y áridas;  
**Carbonífero** con incremento de humedad primero y glaciación después, que llegó hasta el **Pérmico**. Pérmico superior: la mayor glaciación que hay desde la Bola de Nieve en el Proterozoico.

### Mesozoico

Durante el **Triásico** se incrementó la aridez, el **Jurásico** fue más cálido y el **Cretácico** aún más. No hubo glaciaciones a nivel del mar.

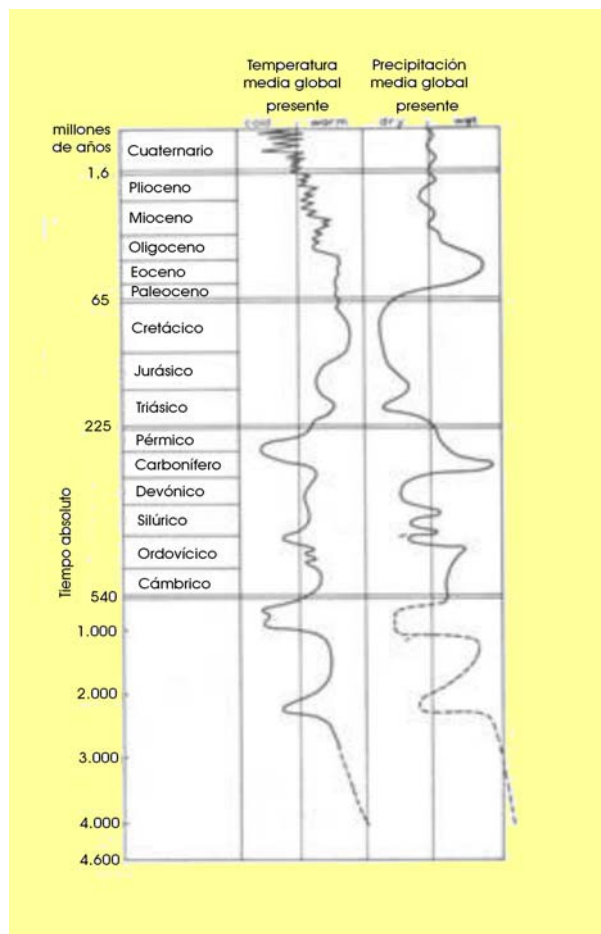
El mesozoico fue muchísimo más cálido de lo que es el planeta ahora.

### Cenozoico

Durante el **Paleógeno** el clima se deterioró y en el **Neógeno** las variaciones se fueron incrementando (pero podría haber un sesgo observacional). Cuanto más próximo al Cuaternario, mayores son las evidencias de glaciaciones. Se forman glaciales cuando hay continentes en latitudes suficientemente frías: tiene que nevar arriba de la tierra.

La figura 9.10 es una curva que asocia la temperatura media con la precipitación. Más o menos se cumple que cuanto más frío el clima es más seco y que, cuanto más cálido es más húmedo. Esto se debe a que se funden o no los casquetes polares, liberando o atrapando agua que pasa a integrarse al ciclo de la atmósfera. Sin embargo, hay ocasiones en la historia de la Tierra en la que esta regla tiene excepciones, como puede observarse en la gráfica.

Figura 9.10  
 Curvas de temperatura y precipitación a lo largo de la historia de la Tierra.



## Paleogeografía

La Paleogeografía es el estudio de la Tierra, sus características y sus habitantes en el pasado geológico. La Paleobiogeografía, más específicamente, se refiere a la distribución de los organismos en ese pasado.

Así como en otras ramas de la Paleontología, el aporte más interesante de la Paleogeografía es su alcance no actualista. Como ya se vio, el actualismo es siempre el punto de partida de los estudios del tiempo profundo, desde el cual se intenta discernir cómo y hasta qué punto las cosas anteriormente eran diferentes.

Así, vale la pena cuestionarse cuáles son las preguntas clave para el abordaje de la Biogeografía de organismos modernos, para entonces buscar las características que son propias de esta disciplina, pero en clave paleontológica. Estas preguntas son las siguientes:

¿Cómo se distribuyen los organismos?

¿Qué nos dice esa distribución?

¿Cuáles son los factores que la explican?

A las posibles respuestas que se obtengan así, y como siempre, la Paleontología ofrece la visión del proceso, al agregar el tiempo a la instantánea que se obtiene hoy de la distribución de los organismos vivientes.

### Conceptos generales

Cabe distinguir la paleobiogeografía aplicada, aquella disciplina en la cual la distribución de los organismos se utiliza para resolver problemas paleogeográficos, paleoclimáticos, etc., de la paleobiogeografía en sentido estricto, que trata de comprender el cómo y el por qué de esta distribución.

Entre los métodos, además de la descripción clásica de las distribuciones pasadas y su evolución, se cuenta los de la biogeografía cladística, con el uso de cladogramas de área y su congruencia a partir de diferentes taxones, y la biogeografía fenética, que utiliza coeficientes

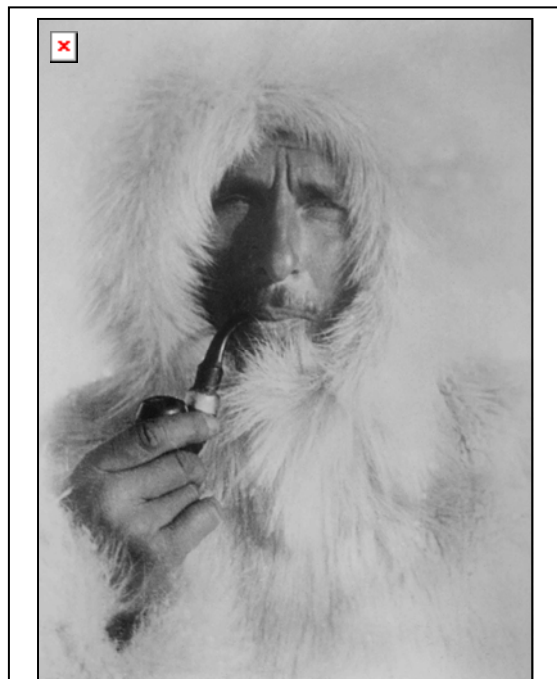


Figura 9.11. Alfred von Wegener (Berlín, 1 de noviembre de 1880 - Groenlandia, 2 de noviembre de 1930). Tras obtener un doctorado en astronomía, fue profesor de meteorología en las universidades de Hamburgo y de Graz. Fue pionero en el uso de globos aerostáticos para el estudio de corrientes de aire. Realizó tres expediciones de observación meteorológica a Groenlandia, y falleció en la última de ellas.

de similitud y otras técnicas cuantitativas (índices de Jaccard, Simpson, entre otros).

Las explicaciones para la distribución de los organismos son de naturaleza doble: ecológica e histórica. Por esta razón, se puede afirmar que los organismos tienen la distribución que tienen si se conjugan dos factores que controlan esa distribución. Así, el factor ecológico determina si las condiciones del lugar son las apropiadas y el factor histórico se refiere simplemente a la contingencia de que ese organismo haya alcanzado ese lugar.

### Dispersión vs. Vicarianza

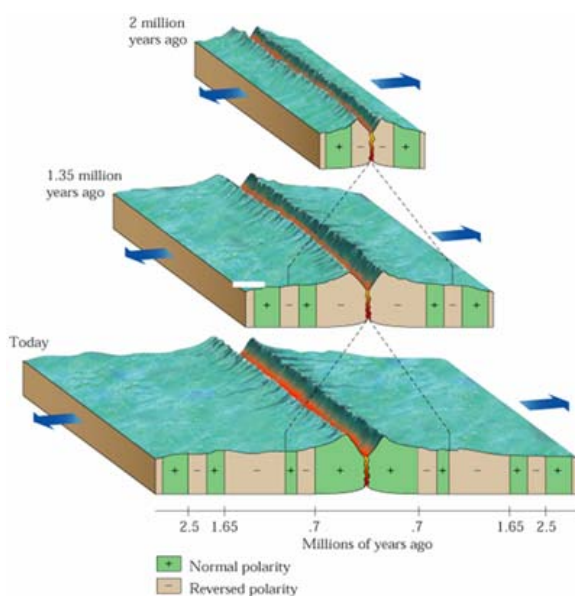
Entre las razones que explican la distribución de los organismos, se han propuesto dos modalidades, no necesariamente excluyentes. Por un lado, está el modelo vicariante, que privilegia la aparición de barreras como fuente de estas novedades evolutivas. La teoría dispersalista, por su parte, propone que los organismos migran de un lado a otro en número suficiente como para fundar nuevas poblaciones, y que de allí surgen los nuevos taxones.

### Deriva Continental

Este es otro concepto básico para esta disciplina y paradigma principal de las ciencias de la Tierra en los tiempos que corren. Propuesta originalmente por el meteorólogo alemán Alfred von Wegener, fue rechazada por casi todos sus colegas de la época porque no había un mecanismo propuesto, hasta que se dio a conocer la tectónica de placas, muchas décadas después de su muerte.

### Anomalías magnéticas del suelo oceánico

Una de las evidencias más contundentes de la tectónica de placas es el esparcimiento del fondo marino. Las llamadas dorsales oceánicas son sitios donde se crea nueva corteza.



Una de las observaciones que produjo la revolución de la tectónica de placas en los '60 fue el descubrimiento de bandas de anomalías magnéticas en el piso oceánico, paralelas a las dorsales y simétricas a un lado y otro de la dorsal.

### Deep Sea Drilling Project

La edad de la corteza oceánica y la de los sedimentos sobre ella varía en función de la

distancia al eje de la dorsal.

Figura 9.12. Esquema de la dorsal oceánica.

En las dorsales oceánicas va apareciendo corteza que empuja las placas continentales que se van alejando. Allí hay magma que se enfría, lo que provoca que se generen rocas ígneas.

Mientras se enfría, algunos minerales se alinean de acuerdo a la polaridad de la Tierra tal cual era en el momento de la formación de dicha roca y conservan esa alineación cuando se enfrían. El cambio de la polaridad magnética de la Tierra, probablemente provocado por el núcleo externo que se comporta como un fluido y tiene propiedades de dínamo, no se produce a intervalos regulares. El registro de las fluctuaciones en el campo magnético terrestre en el piso oceánico muestra que durante los pasados 75 millones de años, el campo terrestre se ha invertido unas 170 veces.

A partir de las informaciones de las anomalías magnéticas de expansión del suelo oceánico se ha reconstruido la evolución de todos los océanos. Combinando las edades del suelo oceánico, obtenidas a partir de muestras de sondeos puntuales, con las anomalías de expansión del suelo oceánico, se pueden utilizar éstas como criterio para datar la edad del suelo oceánico en su conjunto. Asimismo, con esto se puede reconstruir el recorrido de los continentes durante su migración.

### La evolución de la corteza terrestre

A fines del Precámbrico, hace unos 750 millones de años, se registran depósitos glaciales en Norteamérica, Australia y África. El paleomagnetismo sugiere que estos continentes estaban cercanos al polo sur, y que el planeta estaba dominado por océanos en las latitudes bajas. Más adelante, desde mediados del Paleozoico y al menos hasta su fin, se observa algunas pequeñas masas continentales dispersas y el resto conformaba un único supercontinente, llamado Pangea (del griego *παν*, pan, que significa todo, y *Γαία*, Gaia o Gea, la deidad que representaba a la Tierra). En el Paleozoico tardío había una enorme expansión del casquete polar del sur, aunque, en compensación, en esta antigüedad no había glaciares en el polo Norte.

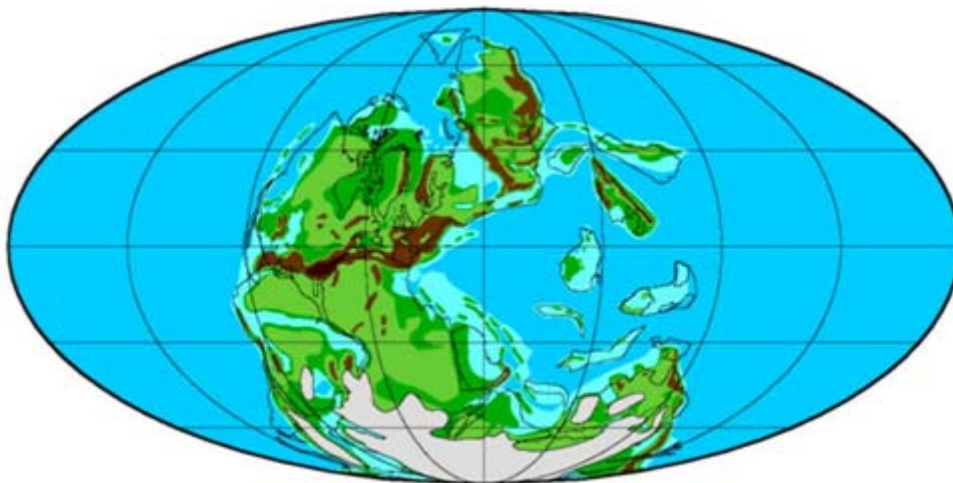


Figura 9.13. Reconstrucción paleogeográfica del Pérmico temprano.

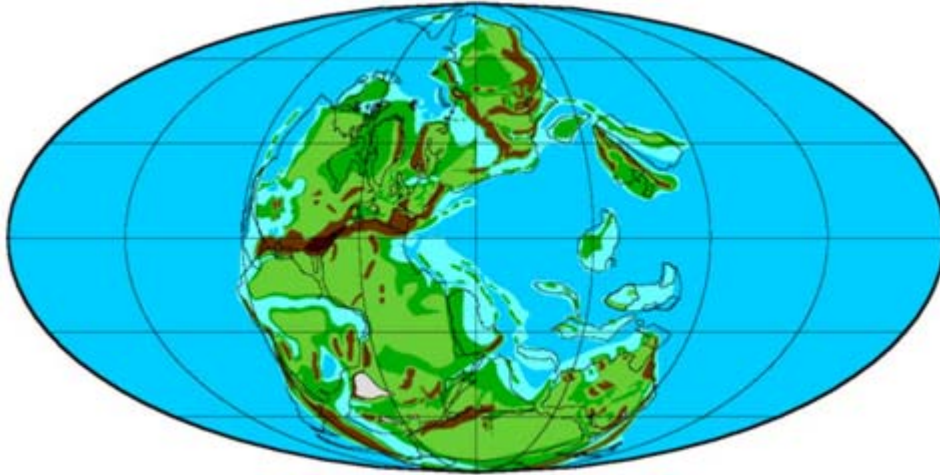


Figura 9.14. Reconstrucción paleogeográfica del Pérmico temprano tardío.

Sin embargo, pocos millones de años después, en el Artinskiano, todavía dentro de lo que se define como Pérmico temprano, la extensión de los glaciares disminuyó.

Por un lado, los continentes se habían movido un poco pero además había muchos mares epicontinentales. En América del Sur y en esta antigüedad, había un mar que cubría el sur de Brasil y en el norte de Uruguay, que hoy conocemos, tras su colmatación y muchas otras vicisitudes tectónicas, como la cuenca del Paraná.

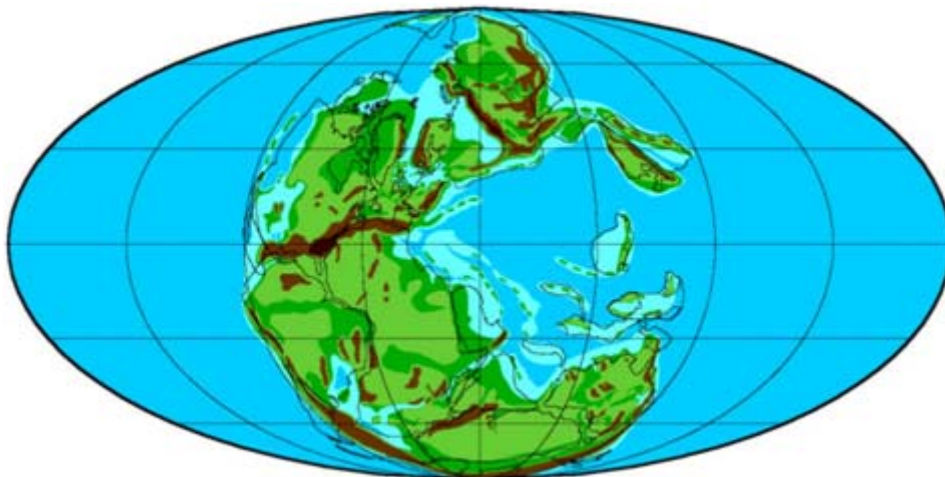


Figura 9.15. Reconstrucción paleogeográfica del Pérmico medio.

Este mar aumentó de extensión algunas decenas de millones de años más tarde, en el Pérmico medio, y hay mucha menor evidencia de rocas glaciares de esta antigüedad.

Después, el mar de Tethys avanzó, separando a Laurasia, el supercontinente del norte, de Gondwana, la conjunción de masas continentales del sur.



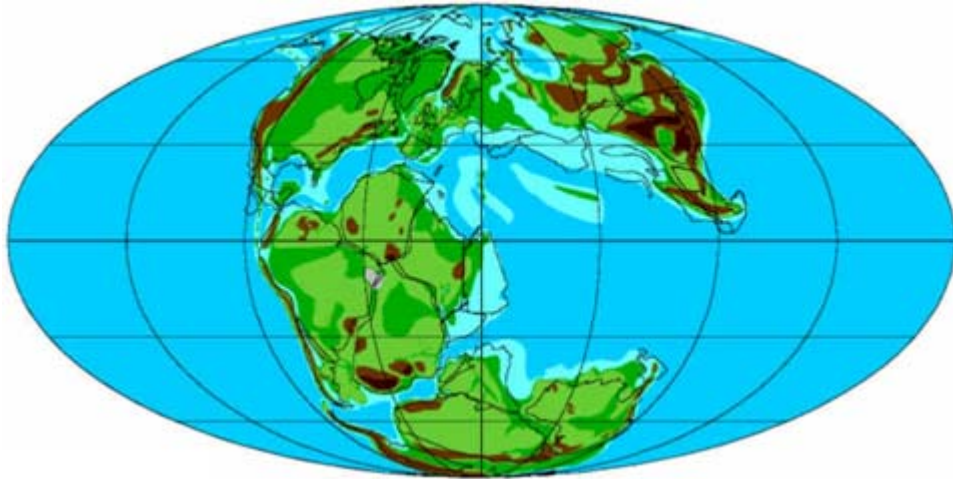


Figura 9.16. Reconstrucción paleogeográfica del Jurásico.

Unos 100 millones de años más tarde, en el Jurásico tardío, el panorama era muy diferente: la India se había empezado a separar del resto del Gondwana, y lo mismo sucedía con la masa compuesta por Australia y la Antártida, aunque esta última quedaba unida a América del Sur por la península antártica.

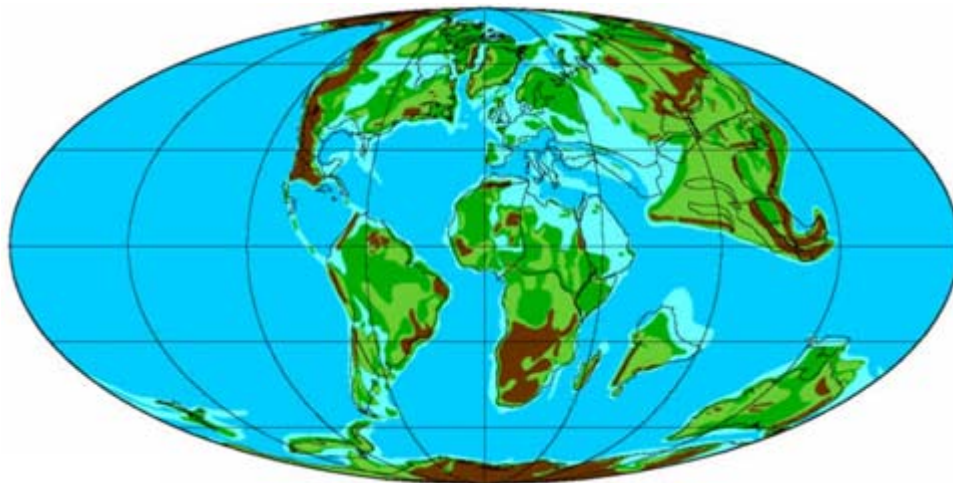


Figura 9.17. Reconstrucción paleogeográfica del Cretácico.

En el Cretácico tardío la configuración de los continentes es muy parecida a la actual. La India todavía no había chocado contra Asia, pero América del Sur y África ya se habían separado y el océano Atlántico ya estaba bien establecido.

### Algunas evidencias

La tectónica de placas es el mecanismo aceptado para explicar la deriva continental, una influencia decisiva en la distribución de los organismos. Entre las principales evidencias biológicas que se conocen desde hace mucho tiempo, figura el *Mesosaurus*. Se trata de un animal acuático, aunque no un gran nadador, cuyos restos se encuentran en América del Sur, desde el Norte de Uruguay hasta São Paulo en Brasil, y también en el Sur de África.

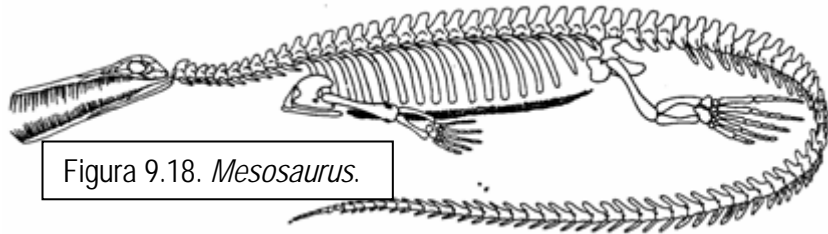


Figura 9.18. *Mesosaurus*.

Asimismo, los grandes campos de lava que se observan en América del Sur y África se interpretan como los derrames provocados por la separación de esos continentes.

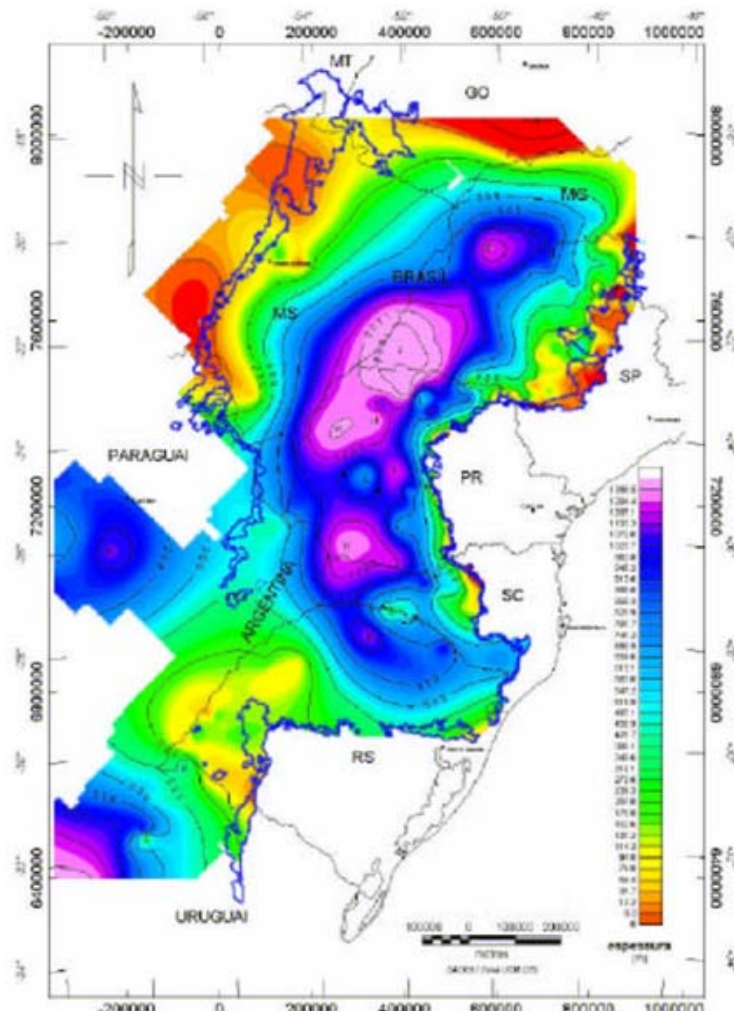


Figura 9.19. Derrames de lava en el suroeste de América del Sur. Los colores representan la profundidad de la cuenca, a la que está asociada el número de derrames.

**FIN**