

EL PALEOZOICO

Gerardo Veroslavsky, Sergio Martínez y Martín Ubilla

EL PALEOZOICO (“VIDA ANTIGUA”), LA PRIMERA DE LAS TRES eras en que John Phillips propuso subdividir el Fanerozoico (“vida visible”), transcurrió durante casi 300 millones de años (hace 542 a 251 millones de años), y se divide en seis períodos: Cámbrico, Ordovícico, Silúrico, Devónico, Carbonífero y Pérmico (Figs. 1 y 2).

El Cámbrico, con una duración aproximada de 54 millones de años, refiere a una potente sucesión sedimentaria, en algunos sectores con bajo grado de metamorfismo, compuesta por pelitas pizarrosas, cuarcitas, grauvacas y calizas presentes en Europa y particularmente, en el Norte de Gales (*Cambria* es la denominación dada por el imperio romano a Gales). El Cámbrico, al igual que el Silúrico, fue definido por Adam Sedgwick y Roderick Murchison en 1835, habiendo motivado entre estos geólogos una histórica discusión.¹

El Ordovícico fue agregado en 1879 por el geólogo inglés Charles Lapworth (1842-1920), al constatar la necesidad de dividir al Paleozoico basal en tres períodos diferentes, sustentado en las diferencias significativas de los grupos de fósiles de las unidades sedimentarias. Su nombre deriva de *ordovices*, antigua tribu celta del Norte de Gales.² El Ordovícico comprende el lapso entre 488 y 444 millones de años.

1. Adam Sedgwick (1785-1873), destacado geólogo inglés, fue profesor en la Universidad de Cambridge donde modernizó la enseñanza de la geología. Charles Darwin lo consideró como uno de sus profesores favoritos y, bajo la recomendación de John Henslow, pudo sumarse como ayudante de campo en una extensa campaña de Sedgwick al Norte de Gales, brindándole al naturalista inglés una muy rica experiencia práctica previa a su partida en el *Beagle*. Roderick Murchison (1792-1871) también desempeñó importantes cargos en sociedades científicas como geólogo y geógrafo.
2. Los *ordovices* (“los que luchan con martillo”) fueron conquistados por las tropas romanas al mando de Gnaeus Julius Agricola en 77-78 d.C. (*N. de E.*)

EÓN	ERA	SISTEMA / PERÍODO	SERIE / ÉPOCA	PISO / EDAD	TIEMPO en Ma
F A N E R O Z O I C O	P A L E O Z O I C O	SILÚRICO	PRIDOLIENSE		444
			LUDLOWENSE	Ludfordiense Gorstiense	
			WENLOCKENSE	Homeriense Sheinwoodiense	
			LLANDOVERIENSE	Teliquiense Aeroniense	
				Rhuddaniense	
			ORDOVÍCICO	SUPERIOR / TARDÍO	
		MEDIO / MESO		Darriwilense	
		CÁMBRICO	SUPERIOR / TARDÍO FURONGIENSE		
				Paibiense	
			MEDIO / MESO		
		INFERIOR / TEMPRANO			
Tremadociense					
		488			
PROTEROZOICO	EDIACÁRICO				542

Figura 1 – Carta estratigráfica internacional del Paleozoico (inferior).
Ma: millones de años. Fuente: Ogg (2004).

EÓN	ERA	SISTEMA / PERÍODO	SERIE / ÉPOCA	PISO / EDAD	TIEMPO en Ma	
F A N E R O Z O I C O	P A L E O Z O I C O	PÉRMICO	LOPINGIENSE	Changhsingiense	251	
				Wuchiapingense		
			GUADALUPIENSE	Capitanense		
				Wordiense		
				Roadiense		
			CISURALIENSE	Kunguriense		
				Artinskiense		
				Sakmariense		
				Asseliense		
			CARBÓNIFERO	PENNSYLVANIENSE		Gzheliense
		Kasimoviense				
		Moscoviense				
		Bashkiriense				
		MISSISSIPPIENSE		Serpukhoviense	318	
				Visean		
				Tournaisiense		
				Fammeniense		359
		SUPERIOR / TARDÍO	Frasniense			
			MEDIO / MESO	Givetiense		
		Eifeliense				
INFERIOR / TEMPRANO	Emsiense	416				
	Pragiense					
	Lochkoviense					

Figura 2 – Carta estratigráfica internacional del Paleozoico (superior).

Ma: millones de años. Fuente: Ogg (2004).

El Silúrico transcurre hace 444 a 416 millones de años. Su nombre deriva de una tribu celta que ocupó la región Sur de Inglaterra (*silures*); fue propuesto formalmente, como ya fue señalado, por Sedgwick y Murchison. Se caracteriza por una potente sucesión de “pizarras graptolíticas” a las que se intercalan cuarcitas y calizas. Su corta duración fue consecuencia de las rápidas transformaciones geográficas y biológicas que ocurrieron durante este período.

El Devónico también fue definido por Murchison y Sedgwick al reparar que en Escocia, por encima de las capas del Silúrico, ocurría una importante sucesión de areniscas rojas (*old red sandstones*) así como, en la región

de Devonshire, otras sucesiones sedimentarias que, con diferentes litologías, resultaban equivalentes a las *old red sandstones*. Este período tiene una duración de 57 millones de años.

El Carbonífero transcurrió hace 359 a 299 millones de años. Su nombre hace referencia a los importantes depósitos de carbón que se formaron en ese período en Europa (*coal measures* en Inglaterra, *terrains houillères* en Francia, y *Kohleengebirge* en Alemania), cuando esas masas continentales se encontraban sobre o muy próximas al Ecuador, propiciando el desarrollo de una importante vegetación bajo un clima tropical a subtropical. En Norte-América clásicamente se han definido unidades, el Missisipiense y el Pennsylvaniense (Fig. 2), los que actualmente se consideran subdivisiones del Carbonífero.

El Pérmico es el último período del Paleozoico (hace 299 a 251 millones de años). Fue definido por Murchison en 1841 para designar una sucesión de areniscas rojas que se apoyaban sobre secuencias sedimentarias portadoras de espesos bancos de carbón. Por esta razón, Murchison denominó a los estratos de la región de Perm' (al Oeste de los Montes Urales en Rusia) como *new red sandstones*. Vale la pena destacar que importantes depósitos de carbón alcanzan a formarse inclusive durante el Pérmico, en la propia región del Perm' y que buena parte de los carbones gondwánicos son en realidad de edad Pérmico.

La distribución de los continentes

Al iniciarse el Paleozoico, cerca del 95% de las masas continentales ya estaban formadas; muchos autores coinciden en esto. Desde el punto de vista geotectónico, el Paleozoico fue un escenario cambiante, donde un importante conjunto de información geológica, principalmente de índole geocronológica, paleomagnética y geotectónica, verifica que los procesos de aglutinación y desagregación de las masas continentales fueron recurrentes a lo largo de la historia geológica. Ello tendrá relevantes consecuencias en la diversidad biológica de esta Era, como resultado de las importantes modificaciones paleogeográficas que se suceden con la ruptura y dispersión de masas continentales, pasando a ocupar diferentes posiciones latitudinales y dando lugar al nacimiento, desarrollo y cierre de varios mares y océanos (*e.g.* Iapetus y Rheico, entre otros).³ Quizás la única gran excepción a esas grandes

3. El océano Iapetus (del nombre mitológico heleno Iapetós, hijo de Uranos y Gaia, padre de Promētheós) separaba hace unos 550 millones de años las masas continentales Laurentia (núcleo de la actual Norte-América) al Norte del océano, y Baltica (Escandinavia y la región báltica) al Sur; todo ello en el Hemisferio Sur de la Tierra. En un proceso de subducción que transcurrió durante unos 120 millones de años, la corteza oceánica fue desapareciendo bajo la corteza continen-

modificaciones continentales durante el Paleozoico haya sido el continente Gondwana.

El Paleozoico se inicia con una configuración continental que hereda la historia de los procesos tectónicos ocurridos hacia finales del Proterozoico.⁴ Se postula que hace aproximadamente 550 Ma existió un supercontinente de una muy corta vida, al que se ha denominado Pannotia (Dalziel 1997). Éste se habría formado poco antes del inicio del Paleozoico por la colisión de tres continentes: Gondwana, Laurentia–Baltica y Siberia. La glaciación Varangeriense, que habría ocurrido entre 625 y 580 millones de años, está asociada a la formación de este supercontinente, el que se encontraría ocupando el hemisferio Sur.⁵

De aceptarse la existencia de Pannotia hacia el inicio del Cámbrico, la historia paleozoica se podría sintetizar en Gondwana manteniéndose relativamente incólume y ocupando el Hemisferio Sur, mientras que las antiguas masas continentales que se habían aglutinado hacia finales del Proterozoico (Laurentia, Baltica, Siberia), sufrirán a partir de hace 500 millones de años múltiples procesos de desagregación, con fuertes desplazamientos latitudinales y longitudinales. Todo ese periplo trajo como consecuencia varias reactivaciones de ciclos glaciales (*vide infra*), importantes cambios relativos del nivel del mar y formación de orógenos paleozoicos como resultado de múltiples colisiones.

Por ejemplo, entre 420 y 380 millones de años atrás, Laurentia (enorme masa continental constituida por gran parte de la actual Norte-América) chocó con Baltica (parte de Europa). Las dos masas se unieron para formar Laurasia, generando un importante cinturón de rocas deformadas que delimita la existencia de una cordillera de plegamiento erosionada; ésta se prolonga desde Irlanda al Norte de Escandinavia y Groenlandia (Orogenia Caledoniana).

Entre 360 y 270 millones de años atrás, Laurasia colisionó con Gondwana y con Siberia para dar nacimiento a Pangea (Orogenia Herciniana) y muerte al océano Iapetus. En el primer caso, aparecieron cordilleras de plegamiento y fallas en el Sur y en el Este de los Estados Unidos (Orógeno Ouachita y cordillera de los Apalaches, respectivamente). Por otro lado, cuando

tal: ambas masas quedaron prácticamente unidas, sin el océano entre ellas. Escocia quedó unida a Inglaterra, y así permaneció cuando el resto de Laurentia a la que inicialmente pertenecía, emigró hacia el Oeste. (*N. de E.*)

4. El Proterozoico (del griego *prótēros* = primero, y *zōon* = animal) se extiende desde 2.500 millones de años atrás hasta el comienzo del Cámbrico. (*N. de E.*)

5. Pannotia –nombre sugerido por el geólogo angloaustraliano Christopher McAulay Powell (1943-2001) en 1995– proviene del griego *pán* = todos y *notios* = al Sur.

Laurasia colisionó con Siberia surgieron cordilleras de plegamiento al Este de Europa: los Urales. Este momento particular de la evolución de la corteza corresponde a la etapa póstuma de un Ciclo de Wilson, es decir, un nuevo megaevento de aglutinación continental que condujo a la formación de Pangea. Como resultado se formará también un único océano: Panthalassa. La evolución de las masas continentales y oceánicas durante el Paleozoico se ilustra en la Figura 3.

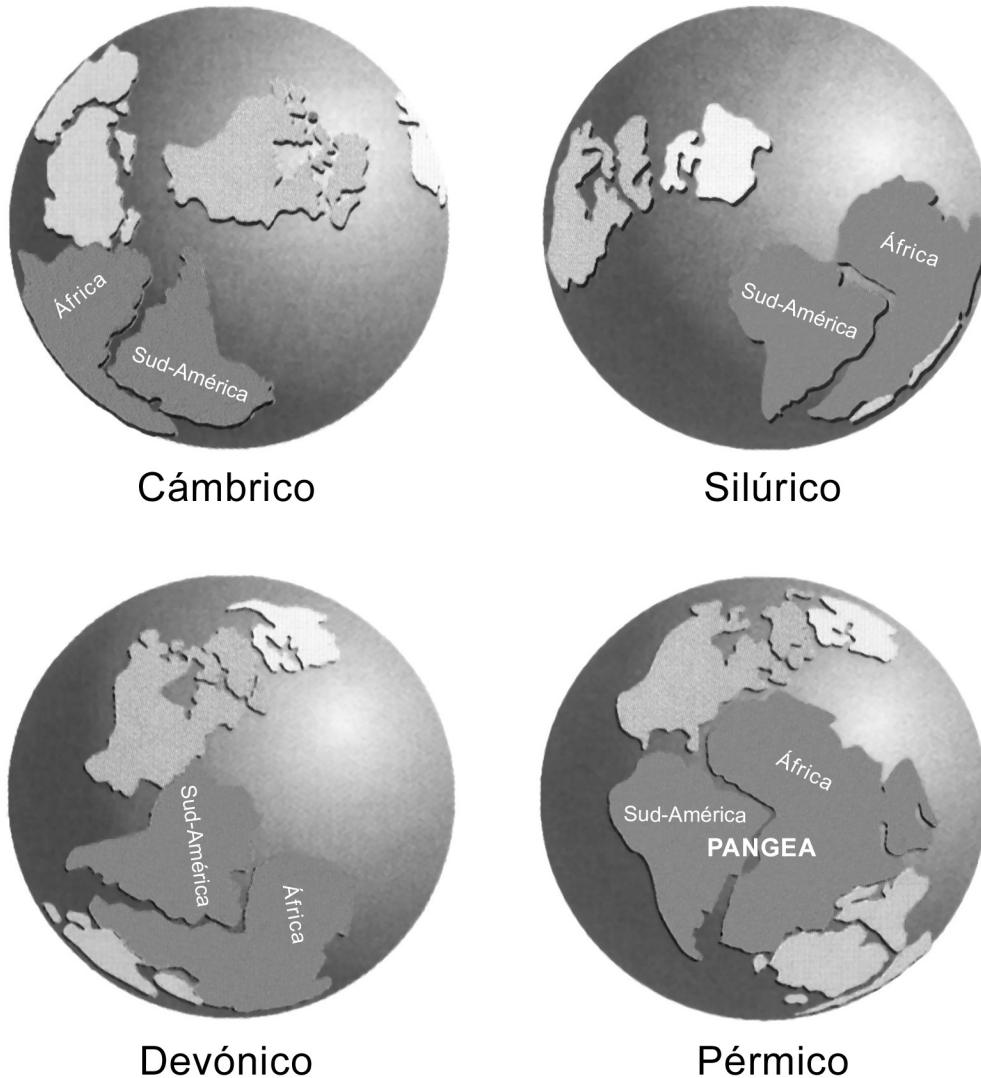


Figura 3 – *Evolución de las masas continentales en el Paleozoico.*

Evolución paleoclimática

Hacia finales del Proterozoico, la Tierra pasó probablemente por el período más frío que jamás haya experimentado antes. Tanto los océanos como los continentes se congelaron, tal vez con la excepción de las regiones muy cercanas al ecuador. De aquí que esa hipótesis de la evolución planetaria se denomine “Tierra Bola de Nieve” (*Snowball Earth*). De acuerdo con lo que sostienen algunos especialistas en el tema, bajo esta situación el aumento del albedo del planeta y la reflexión de los rayos solares provocó que éste se volviera aún más frío. Bajo la capa de hielo de los mares, los organismos que lograron sobrevivir habrían tenido como única fuente de calor el proveniente del interior de la Tierra y que se escapaba por la corteza oceánica submarina.⁶

En 1998, Paul Hoffman y colaboradores desarrollaron esta idea apoyándose inicialmente en el registro geológico de Namibia, regiones de Australia, Canadá e Islas Svalbard. Básicamente, estudiaron los espesos depósitos de rocas carbonáticas que se asocian a depósitos glaciares. Según esos autores, estas secuencias sedimentarias de finales del proterozoico muestran evidencias de que la actividad biológica habría cesado en los océanos durante millones de años. Esta situación es esperable en caso de una glaciación extrema pero además describieron que las secuencias carbonáticas se apoyan inmediatamente por encima de los depósitos glaciares. Esto último, apoyaría la idea de una Tierra mucho más caliente tras cada uno de los ciclos glaciares. Tras estos períodos de fuertes glaciaciones, el clima cambiaba radicalmente produciendo aumentos extremadamente rápidos del nivel de los océanos y un calentamiento global.⁷ El último de estos ciclos glaciares extremos identifica-

6. Fue el paleomagnetólogo estadounidense Joseph Kirschvink quien primero propuso la teoría “*Snowball Earth*”, señalando que probablemente sólo hayan existido dos episodios en la historia de la Tierra en los que se llegara a tales extremos de glaciación; el primero hace entre 900 y 600 Ma, durante el Neoproterozoico, y el otro, en el Paleoproterozoico, hace unos 2.300 Ma.

7. La Teoría de la “Bola de Nieve” conmocionó a la comunidad científica. Son varias las objeciones que se le observan. Unas se vinculan al mecanismo de enfriamiento de la Tierra: la radiación solar de la época está lejos de justificar que hubiese glaciares a nivel del mar en posiciones tropicales y aún más lejos de explicar cómo se terminó ese enfriamiento. La posible anoxia de los mares de finales del Proterozoico, necesaria para dar razón a los depósitos de hierro bandeado, sería aceptable tan sólo con un océano totalmente congelado, lo que de haber sido así generaría un problema aún mayor: la sobrevivencia de la biosfera. La formación de las secuencias carbonáticas depositadas hacia finales de cada ciclo glacial se podrían explicar sólo cuando la actividad volcánica (no antes de algunas decenas de millones de años) hubiera logrado acumular la suficiente cantidad de CO₂ como para regenerar el efecto invernadero y fundir el hielo, y por ese motivo, algunos de los principales detractores de esta teoría se preguntan por qué hay secuencias carbonáticas sobre algunos depósitos glaciares y no sobre todos, y por qué a veces unos y otros están intercalados como si las condiciones de glaciación e invernadero se hubiesen repetido cíclicamente. Otra fuerte objeción viene de los estudiosos de las rocas ígneas al analizar el comportamiento del estroncio de masa 87. Este isótopo es

dos por esos investigadores estaría próximo a los 570 millones de años, próximo al inicio del Ediacárico.⁸ Este momento se correspondería con una masiva diversificación de los organismos unicelulares así como con la aparición de los primeros animales multicelulares. Esta explosión de vida pudo verse estimulada por la presencia de muchas oportunidades evolutivas en un mundo recién descongelado.

Posteriormente, se reconoce para el Paleozoico un clima esencialmente benigno paudado por dos importantes procesos de glaciación ocurridos en el Ordovícico tardío–Silúrico temprano y Carbonífero–Pérmico (Fig. 4). Según algunos investigadores, existen algunas evidencias de glaciares en el Cámbrico temprano y en el Devónico (*vide infra*). Durante el Paleozoico bajo, se tiende a aceptar que predominaron condiciones “marinas”, con un nivel elevado de CO₂ atmosférico y nivel del mar alto, manifestado por el desarrollo de varios mares epicontinentales (Fig. 4). Este elevado nivel del mar, no habría tenido bases glacio–eustáticas sino mas bien tectónicas.

La glaciación del Ordovícico tardío–Silúrico temprano está evidenciada por registros en el Norte de África, que en ese momento ocupaba un posicionamiento cercano al Polo Sur. Transcurrieron prácticamente 60 millones de años hasta la próxima glaciación.

Hacia el Paleozoico medio, el desarrollo de las plantas terrestres (*vide infra*), tuvo significación ya que habría provocado la disminución del efecto albedo, la intensificación del ciclo hidrológico, a la vez que habría constituido un reservorio para el ciclo del carbono con descenso del CO₂ atmosférico.

Durante el Paleozoico tardío se produjeron dos grandes procesos: por un lado el desarrollo de carbón en un cinturón tropical y otro en latitudes medias (gondwánico); por el otro, la glaciación en el Hemisferio Sur, afectando mayormente Sud-América, África, Antártida, India y Australia. Los registros de esta glaciación sirvieron a Alfred Wegener para sostener sus ideas de deriva continental (Fig. 5). Este proceso tuvo una prolongada duración alcanzando aproximadamente 100 millones de años (*vide infra*).

producido por los granitos y se acumula en los sedimentos marinos sólo como resultado de la erosión de los continentes por lo que en una Tierra cubierta por masas de hielo, y por lo tanto sin erosión, la cantidad de ⁸⁷Sr debería descender bruscamente pero ocurre lo contrario. (*vide* para mayores detalles la bibliografía al final de este Capítulo).

8. Véndico era el nombre más utilizado para este período. En 1982 Preston Cloud y Martín Glaessner propusieron el nombre Ediacárico, por fósiles de esa época encontrados en los montes Ediacara, en el Sur de Australia. En 2004 la International Union of Geological Sciences (IUGS) oficializó con este nombre el período geológico que transcurre entre 600 y 542 millones de años atrás.

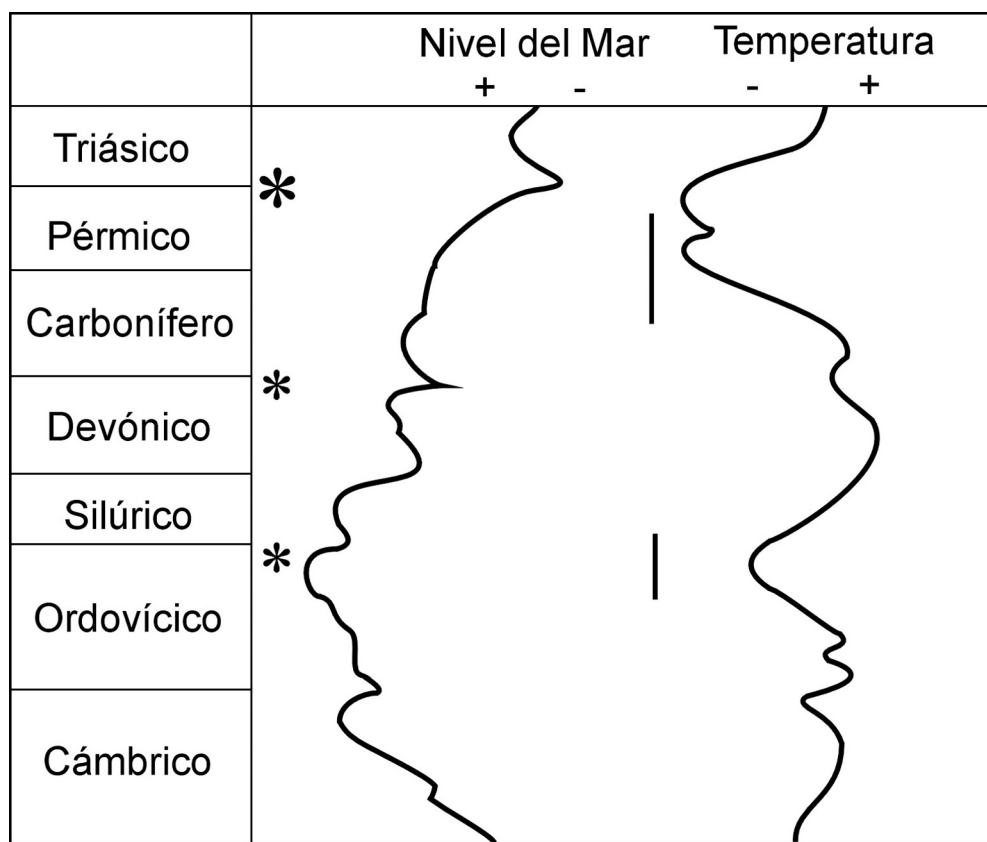


Figura 4 – *Curvas del nivel del mar y temperatura durante el Paleozoico. Los asteriscos representan las grandes extinciones (el mayor indica la Permo–Triásica). Las líneas verticales representan los principales procesos de glaciación. (Basado en Crowley & North 1991, Briggs 1995).*

La vida en el Paleozoico

En los tiempos en que se sentaban las bases de las actuales divisiones del tiempo geológico, se consideraba que el registro fósil comenzaba con el Cámbrico, dejando hacia atrás un “Precámbrico” sin registro de vida.⁹ De todos modos, esto no implicaba para aquellos naturalistas la inexistencia de vida, la que, dada la complejidad de los primeros registros fosilíferos, debía haberse desarrollado con anterioridad.

9. Precámbrico es un término informal. Agrupa los períodos que transcurren desde hace 3.800 Ma hasta el comienzo del Paleozoico hace 542 Ma. (*N. de E.*)

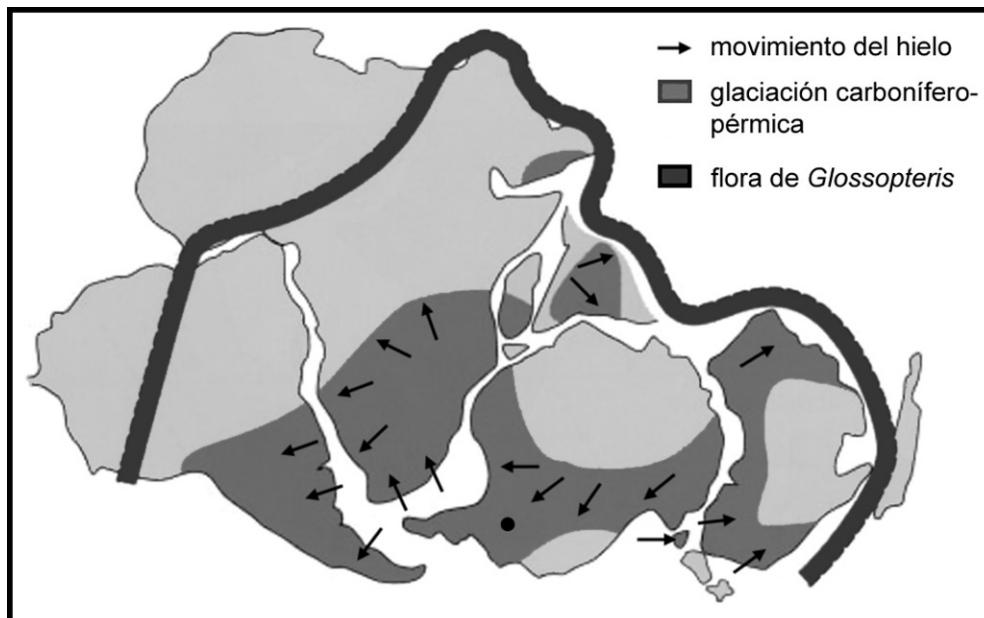


Figura 5 – *Gondwana durante el Carbonífero–Pérmico.*
Modificado de Brown & Lomolino (1998).

Ulteriormente, se acumularon evidencias respecto a la vida precámbrica, tanto uni como multicelular, lo que ha dejado más borroso el límite “Precámbrico” (Proterozoico)–Cámbrico. Si bien éste no puede ser ya definido por la contradicción no fósiles–fósiles, existen, no obstante, diferencias a uno y otro lado de la frontera.

Un paso fundamental para el registro fosilífero fue la aparición del esqueleto: marca una gran diferencia en el potencial de preservación, frente a aquellos organismos que carecen de él. Pero el esqueleto apareció en realidad antes del Paleozoico, aunque muy cerca del cuestionado límite, en el período Ediacárico. Se trata de una serie algo monótona de pequeños restos esqueléticos, la que ha sido denominada “*small shelly fauna*”. El paso hacia el Cámbrico se da con la aparición de otra serie de restos esqueléticos en el “piso” Tommotiense:¹⁰ presenta cierta continuidad con la anterior, pero con una diversidad mucho mayor y con el agregado de otra serie de grupos ya típicamente paleozoicos (*e.g.* braquiópodos, hyolitas). La aparición de los trilobitas, un grupo emblemático del Paleozoico, se dará en el siguiente “piso” (At-

10. Algunos Pisos, como el Tommotiense y el Atdabaniense, no han sido aceptados oficialmente, pero son de uso común entre los especialistas.

dabaniense). A partir de allí los cambios y apariciones se sucederán a un ritmo no igualado en el resto de la historia de la Tierra. Se trata de un paso de significación ocurrido en los organismos, los cuales adquirieron, quizás por vías independientes, la capacidad de utilizar elementos minerales para construir parte de su estructura (“biomineralización”).

Sea como sea, es adecuado el hecho de hablar de una “explosión cámbrica” de la vida, y más cuando nos restringimos a los organismos con esqueleto. ¿Por qué en ese momento y no en otro, y qué circunstancias se dieron para que este fenómeno sucediera? Hay varias hipótesis al respecto, y quizás hayan confluído varios factores. Se ha indicado, por ejemplo, la importancia de un mayor número de nutrientes, la desagregación de Pannotia en continentes menores con el consiguiente aumento de las plataformas continentales, un tenor de oxígeno adecuado en la atmósfera, el desarrollo de nuevas estrategias ecológicas como la depredación, la necesidad de bloquear excesos de minerales, etc.

Al terminar el Cámbrico, ya habían aparecido todos los planes de organización modernos que incluyen esqueleto, con excepción de los briozoarios. Algunos yacimientos excepcionales que nos muestran fósiles de organismos sin esqueleto (como por ejemplo los de Burgess, Canadá), evidencian que la diversidad de dichos planes de organización fue mucho mayor en aquellos tiempos que posteriormente. Ello ha llevado a pensar que la vida primero ha estado frente a un fenómeno de “experimentación” y luego “estandarización” con diferenciación intralíneas.

Hasta promediando el Silúrico la vida se desarrolló en el medio acuático, momento en el cual comenzó la invasión del ambiente terrestre. Pioneros en esto fueron las plantas vasculares primitivas (Psilofitas) y los artrópodos (miriápodos y precursores de los escorpiones). La interacción biota-corteza facilitó rápidamente el desarrollo de estos grupos y la aparición o arribo de otros. Este cambio de ambiente supuso la aparición de numerosas adaptaciones dirigidas a permitir la respiración, circulación, reproducción y a evitar la desecación.

Los cordados se registran desde el Cámbrico, línea que a la postre conducirá a la especie humana. Entre ellos evolucionan los vertebrados, que protagonizaron marcados cambios a través del Paleozoico, contribuyendo a modificar las comunidades. El surgimiento de peces con mandíbula (placodermos, tiburones, óseos), implicó cambios anatómicos, alimenticios y etológicos entre otros, residiendo aquí el origen de la depredación en los vertebrados.

En consonancia con los procesos evolutivos de “experimentación”, dentro de los vertebrados se desarrollaron los tetrápodos, cuyos primeros representantes han sido los anfibios, con capacidad de habitar espacios subaéreos, y posteriormente las primeras y variadas formas agrupadas en reptiles incluyendo a los predecesores de los mamíferos.

Otros puntos de interés desde el punto de vista de los grupos representados actualmente, son la aparición de los insectos –el grupo más diverso en la actualidad– producida en el Devónico, el surgimiento del ala no plegable en el Carbonífero, y la más moderna ala plegable en el Pérmico.

Las oscilaciones de la diversidad biológica tomada globalmente a través del Paleozoico, se correlacionan en parte con la historia de las masas continentales, su aislamiento y/o conexión, el desarrollo de plataformas continentales aisladas, etc. Así, los picos de mayor diversidad coinciden en grandes rasgos con los momentos de mayor cantidad de masas continentales aisladas, favoreciendo la diversificación biológica global. Durante el Cámbrico–Ordovícico se produce segregación de fauna marina como consecuencia de un importante desarrollo de mares y océanos en torno a las masas continentales aisladas. En el Silúrico, debido a un mayor acercamiento de continentes en latitudes bajas se produce un mayor cosmopolitismo. Hacia el Devónico, como consecuencia de la unificación de tres masas continentales, a raíz del cierre del Océano Iapetus, al producirse contactos intercontinentales se incrementa progresivamente la fauna marina común e intercambio creciente de peces de agua dulce (Fig. 6).

John Sepkoski Jr. (1948-1999), a partir de la década de 1970, distinguió mediante estudios multifactoriales tres “faunas evolutivas”: Cámbrica, Paleozoica y Moderna (Fig. 7). Conceptualmente, esta idea pretende significar que ciertos intervalos de tiempo geológico estuvieron caracterizados por un conjunto de grupos que fueron predominantes en el mismo, pautando un momento de la evolución biológica por la asociación de diversos grupos, no necesariamente relacionados por parentesco. Ello se aparta de la visión clásica de adscribir las grandes divisiones de la historia de la Tierra (Eras) a grupos únicos (*v.gr.*: “la era de los peces”), idea muy alejada de la realidad ecológica.

La fauna Cámbrica (caracterizada por trilobitas, braquiópodos inarticulados, hyolítidos, monoplacóforos y eocrinoideos), dominó durante este período y principios del Ordovícico, declinando luego de una importante extinción acaecida en este mismo período (Fig. 8). La fauna Paleozoica (*e.g.* braquiópodos articulados, corales antozoarios, cefalópodos, briozoarios, asteroi-

deos primitivos, eocrinoideos, ostrácodos, graptolitos), si bien con representantes desde el principio de la Era, tuvo su apogeo en los mares a partir de la antedicha extinción hasta el fin del Pérmico (Fig. 8), a partir del cual sus elementos son solamente componentes menores de la diversidad, frente al predominio de la fauna Moderna (Fig. 7). El desplazamiento de la fauna Cámbrica por la Paleozoica se expresó desde el punto de vista ecológico, en que la primera fue desplazada de contextos *onshore* a *offshore*, quedando las formas de la fauna Paleozoica predominando en los primeros.

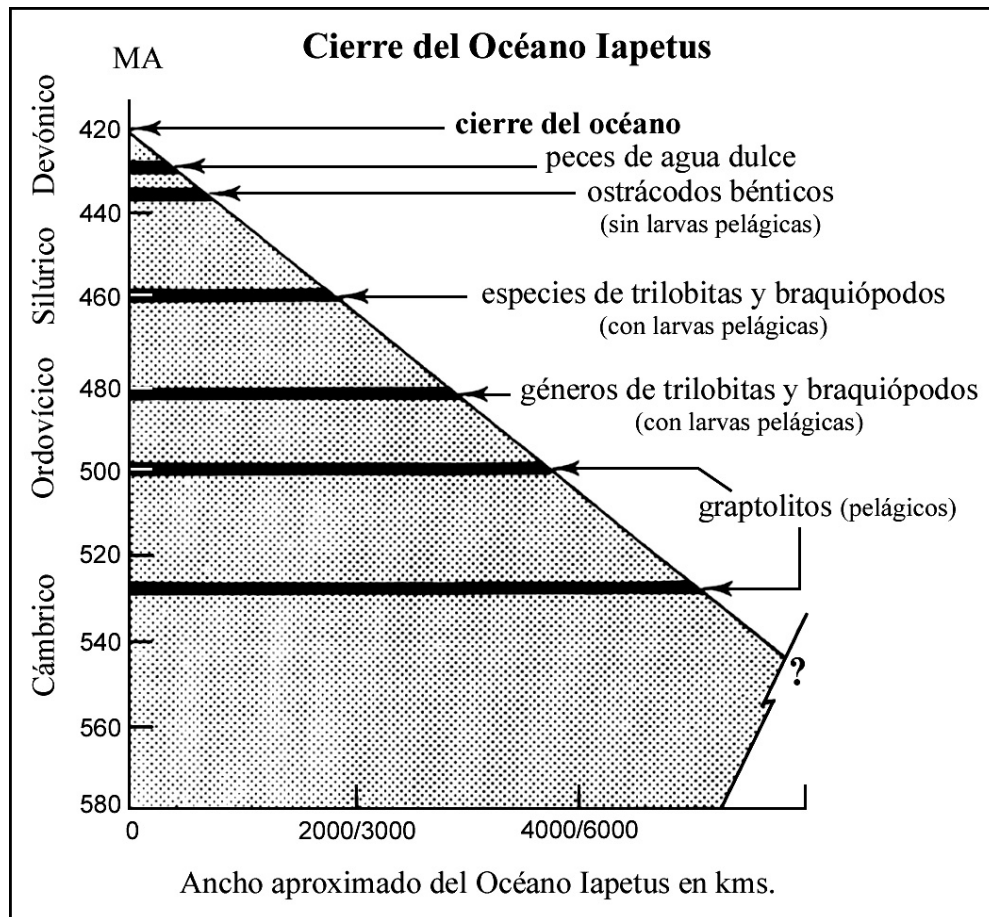


Figura 6 – A medida que transcurrió el tiempo desde el Cámbrico al Devónico, como consecuencia del acercamiento de los continentes Laurentia, Avalonia y Baltica, se incrementó la fauna común a ambos lados del Océano Iapetus y se produjo finalmente el cierre del mismo al colisionar dichos continentes generándose Euramérica.
Modificado de Hallam (1994).

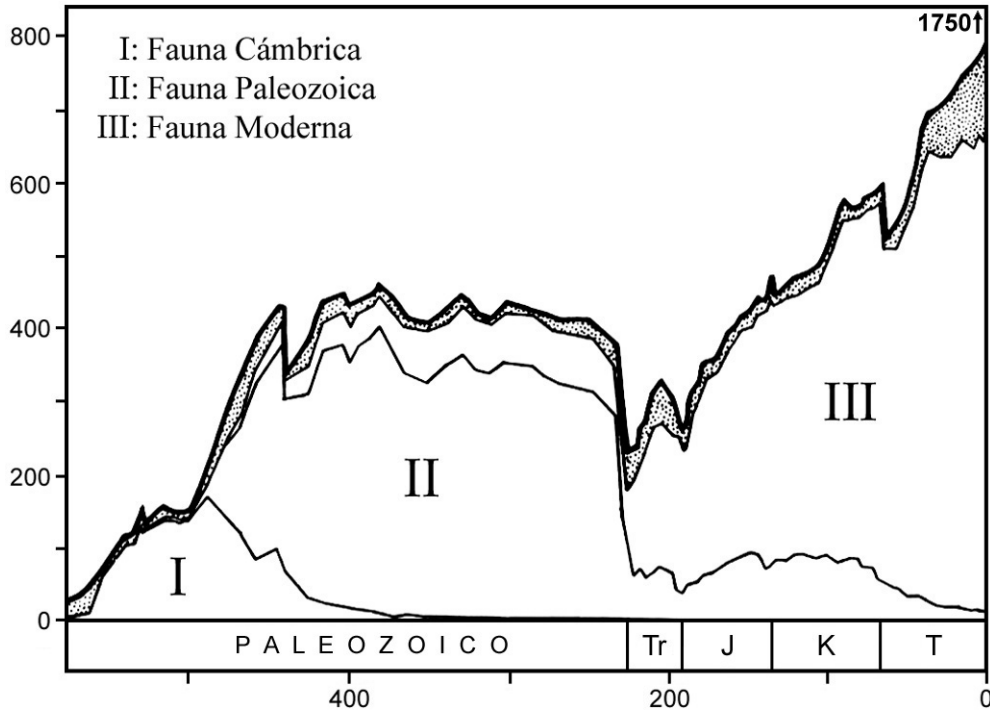


Figura 7 – *Curvas correspondientes a las tres “faunas evolutivas”.*
El área punteada corresponde al residuo no explicado por el análisis.
Modificado de Sepkoski (1981).

Siguiendo esta idea original, estudios sobre los vegetales terrestres han distinguido cuatro grandes componentes de plantas vasculares (Fig. 9): el I predomina a fines del Silúrico e inicio del Devónico, y corresponde a las traqueofitas primitivas que invadieron la tierra; el II comprende principalmente a las pteridofitas, y se desarrolló a partir del Devónico Superior, decreciendo notablemente luego del Triásico. Esta flora es la que produjo los grandes bosques característicos del Carbonífero. El componente III (gimnospermas) va incrementando lentamente su diversidad a partir del Devónico, siendo particularmente dominante en el Mesozoico; y finalmente el IV (angiospermas) es el predominante desde el Cretácico hasta nuestros días. Nótese la importancia del Paleozoico en todo este desarrollo. Durante el Pérmico las plantas desarrollaron importante regionalidad, con varios reinos, entre ellos el Tropical, el Templado Norte y Sur y de Angara (Fig. 10).

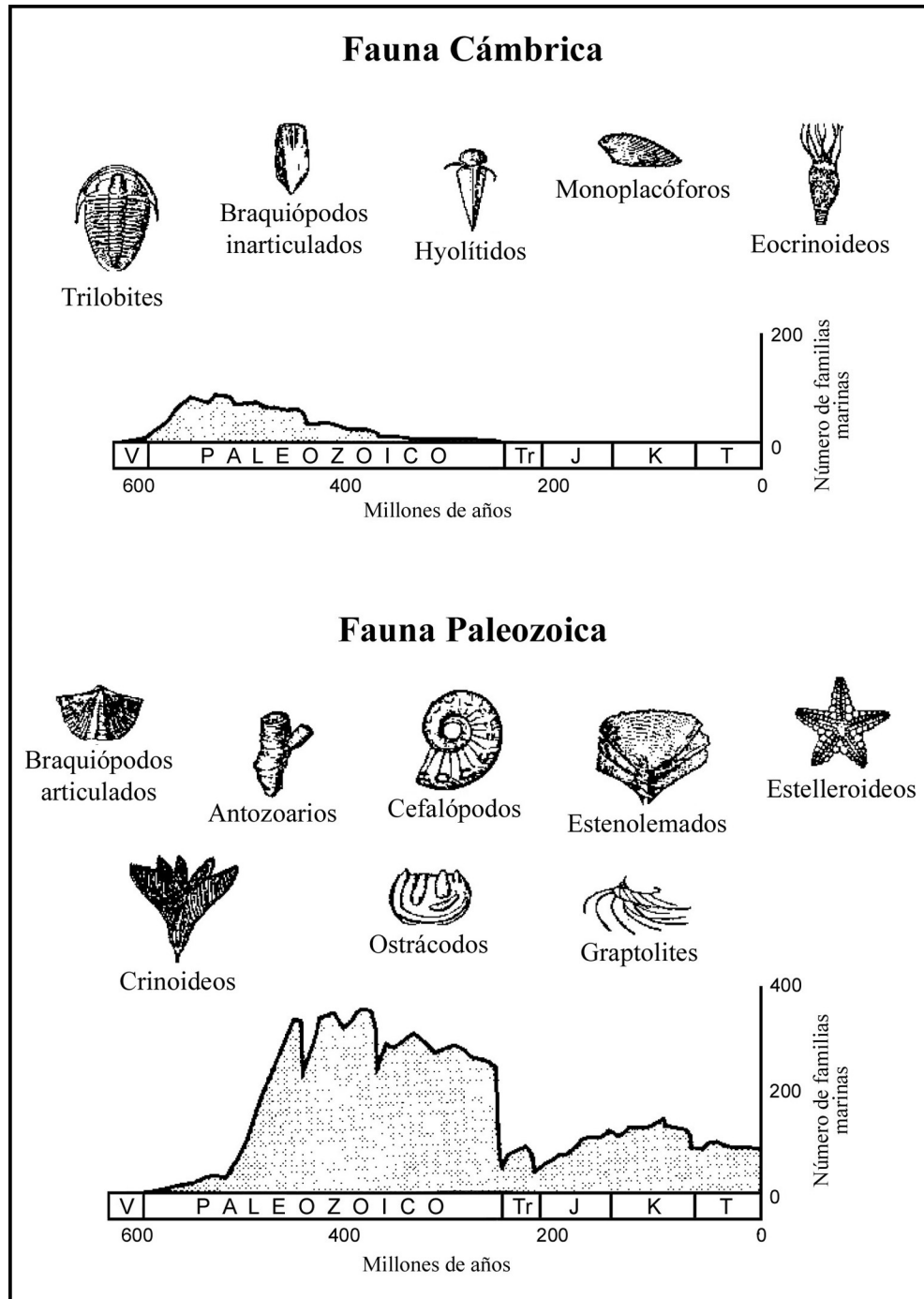


Figura 8 – Fauna Cámbrica y Paleozoica.
Modificado de Benton & Harper (1997).

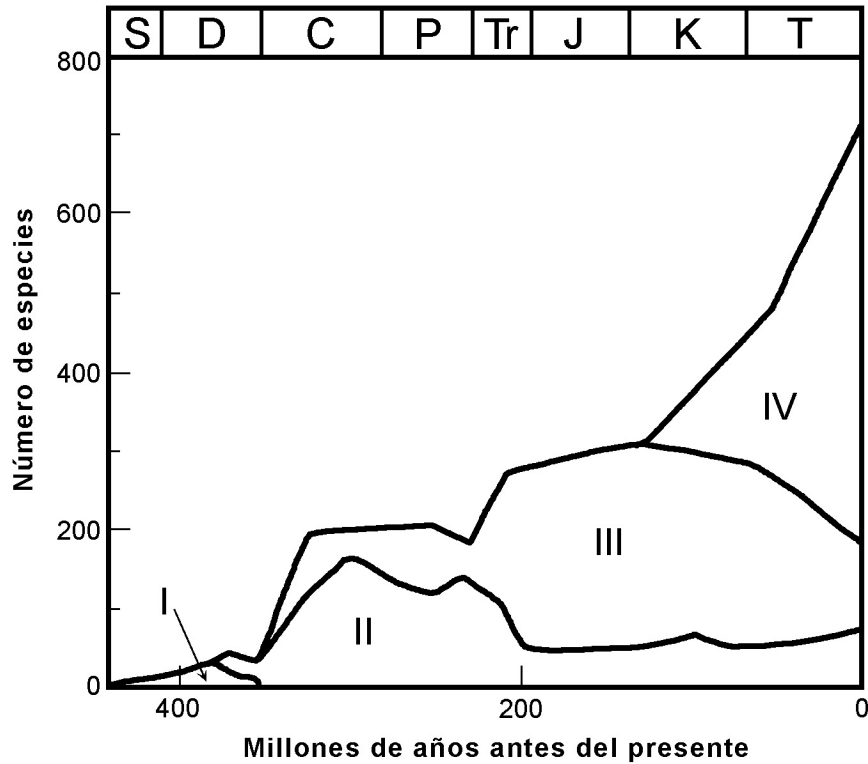


Figura 9 – Grupos de plantas vasculares a lo largo del tiempo geológico. Modificado de Bambach et al. (1985).

El Paleozoico se cerró con la extinción más severa del registro geológico (Fig. 7). Se estima que un 95% de las especies marinas con esqueleto no pasaron al Mesozoico, quedando por el camino grandes grupos como los trilobitas, fusulínidos, corales primitivos y habiendo sufrido severas pérdidas otros como los braquiópodos. La causa de esta extinción es motivo de debate, aunque existe cierto consenso básico en que varios factores coadyuvieron para que se produjera, como el impacto de un cuerpo extraterrestre, o la confluencia de los continentes en Pangea, o procesos regresivos del nivel del mar, etc. El proceso de extinción masiva no habría afectado por igual a todos los organismos; en el caso de los vertebrados, el impacto de extinción habría sido menor que lo pensado inicialmente, teniendo en cuenta no la lectura directa del registro fósil, sino las relaciones evolutivas de los grupos, que sugiere que varios de ellos debieron originarse en realidad antes del límite Pérmico–Triásico. Es importante destacar que de acuerdo a la Carta Estratigráfica Internacional 2005, el inicio del Triásico es más joven que la extinción, la que de acuerdo a este punto de vista, queda contenida en la parte final del Pérmico.

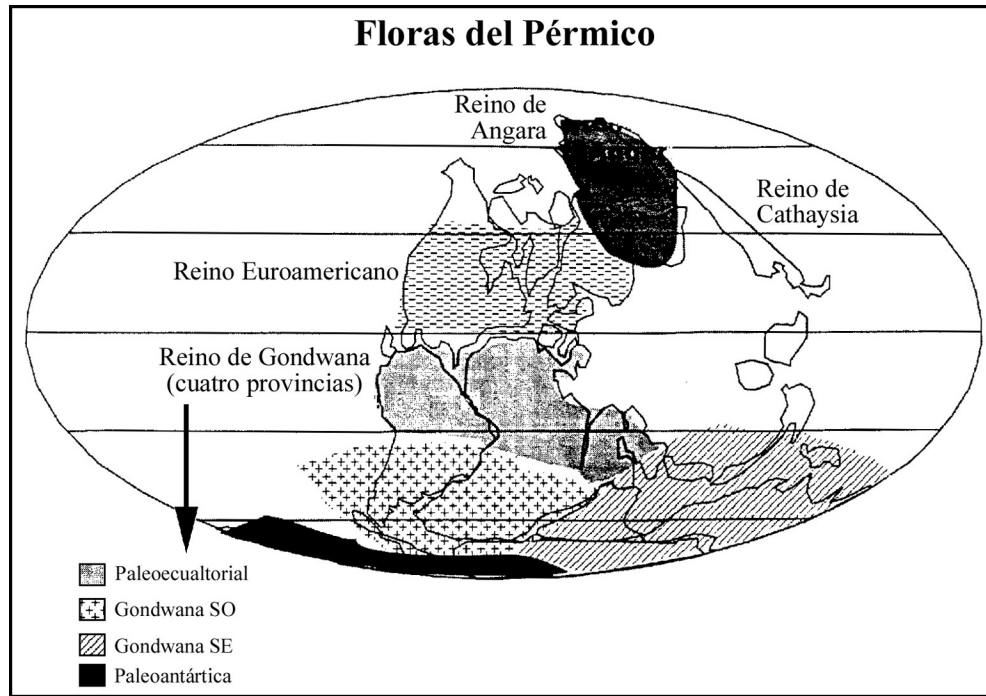


Figura 10 – Regionalización de la flora pérmica.
Modificado de Ariabe et al. (2003).

Gondwana¹¹

Gondwana fue una gran masa continental que se formó hacia finales del Proterozoico y sobrevivió con pequeñas modificaciones hasta el Mesozoico.¹² Su nombre deriva de la región central de la India donde aflora una sucesión de estratos relativamente continua que se extiende desde el Carbónífero Tardío al Cretácico Temprano. Estas rocas sedimentarias contienen restos vegetales del género *Glossopteris*, cuyas características distintivas permitieron a los primeros paleontólogos el establecimiento de correlaciones bioestratigráficas con otras sucesiones sedimentarias de África, Sudamérica, Australia y Antártida.

-
11. Buena parte del contenido de esta sección se toma de la síntesis evolutiva de Gondwana realizada en 1997 por Edison Milani en su tesis doctoral (*vide* bibliografía al final de este Capítulo).
12. La expresión Gondwana (“Tierra de los Gond”) fue usada por primera vez en 1872 por el geólogo británico Henry B. Medlicott (1829-1905) en un informe manuscrito destinado al *Geological Survey of India*, y refiere al nombre de una antigua tribu aborigen que habitó donde se desarrolla la sección estratigráfica más completa. El término vio la luz en 1876 en una publicación de O. Feismantel sobre la paleontología de esas sucesiones sedimentarias.

La idea de que estas sucesiones sedimentarias pudieran haber sido depositadas sobre un único bloque continental en el pasado geológico se debió al geólogo austríaco Eduard Suess (1831-1914) en 1885, quien no sostuvo la deriva continental aunque propuso originalmente la unión de África, Madagascar e India para formar un gran continente denominado *Gondwanaland*. En 1915, fue Alfred Wegener en su primera edición de *El origen de los continentes y los océanos* quien incorporó también a Australia y Antártida.¹³ La notable contribución de Keidel (1916) estableció fuertes correlaciones geológicas entre América y Sud-África al definir el cinturón orogénico de El Cabo–Ventana.¹⁴ El geólogo sudafricano Alexander Du Toit, luego de su viaje a América Meridional (Brasil, Argentina y Uruguay) en 1923 incorporó al concepto de Gondwana a Sud-América e hizo la primera reconstrucción rigurosa de la posición pre-deriva de África–Sud-América, basándose en la continuidad de los elementos geológicos, paleontológicos y el encastre de las márgenes continentales a ambos lados del Atlántico.

-
13. Alfred Wegener (1880-1930), alemán, meteorólogo, estremeció a la comunidad científica cuando en enero de 1912 realizó dos conferencias que, después de más de sesenta años, terminarían formando parte de los antecedentes fundamentales de la Teoría de la Tectónica de Placas. La primera fue en la Sociedad Geológica, en Frankfurt: *El origen de las megaformas de la corteza terrestre, continentes y océanos, basado en la geofísica*. La segunda conferencia, en la Sociedad para el Progreso de las Ciencias de la Naturaleza, en Marburg, se tituló *El desplazamiento horizontal de los continentes*. Aún ese mismo año publicó en *Geologische Rundschau* el artículo *El origen de los continentes*. Algunos de los conceptos revolucionarios planteados por Wegener contaban con antecedentes recientes esbozados en los trabajos de Roberto Mantovani (*L'Antarctide*, 1909) y Frank Taylor (*Bearing of the Tertiary mountain belt on the origin of the Earth's plan*, 1910), demostrando que en la época ya había algunas condiciones para soportar esas ideas. Con el inicio de la Primera Guerra Mundial, Wegener debió ir al frente de batalla donde fue herido de bala en el cuello, posibilitando que durante su recuperación escribiera *El origen de los continentes y los océanos*. Este libro, cuya primera edición data de 1915, generó una gran conmoción en la comunidad geológica y geofísica de la época, al presentar ordenadamente los datos geológicos, geofísicos, paleontológicos, geodésicos y climatológicos a favor de la deriva continental. Luego de su trágica muerte, los principales francotiradores a favor de la movilidad continental fueron el sud-africano Alexander Du Toit (1878-1949), el escocés Arthur Holmes (1890-1965), el australiano Samuel W. Carey (1911-2002) y el inglés Stanley Keith Runcorn (1922-1995). Hacia 1970, aceptada por la comunidad científica la Tectónica de Placas, quedaron muy pocos francotiradores “inmovilistas” entre los que se destacaron el ruso Vladimir V. Belousov (1907-1990), y los estadounidenses Arthur A. Meyerhoff (1928-1994), su padre Howard Meyerhoff, y Paul S. Wesson.
14. Juan Keidel (1877-1954) era geólogo de la Dirección Nacional de Minas de Argentina, cuando en 1914 presentó en un congreso en Toronto (Canadá) un trabajo sobre la gran semejanza entre terrenos aflorantes en la sierra de la Ventana (a unos 560 km de Buenos Aires, cerca de Bahía Blanca) y otros de las cercanías de El Cabo, en Sud-África. El trabajo fue al año siguiente un argumento referencial para Wegener. Keidel publicó luego un trabajo sobre la precisa correlación entre las formaciones marinas y continentales de ambas regiones y la presencia de depósitos glaciares, como pruebas de que ambas zonas habían estado unidas a fines del Paleozoico. Keidel fue profesor en la Universidad de Buenos Aires hasta su retiro en 1941. (Tomado de un artículo de V.A. Ramos en la revista *Ciencia Hoy* v.6 N° 32, 1966) (*N. de E.*)

Con el correr de los años y los estudios, el concepto de Gondwana fue adquiriendo paulatinamente una fuerte connotación paleogeográfica tanto para geólogos como para paleontólogos. Desde el punto de vista geográfico, Powell & Li (1994) consideran al Gondwana dividido en dos regiones: el Gondwana Oriental, agrupando Australia, India y Antártida, y el Gondwana Occidental, constituido por Sud-América y África. La evolución de la porción Sudoeste del Gondwana Occidental es la que mayor importancia tiene para nuestra geología regional y, en particular, para entender los aspectos más particulares de la evolución paleozoica de nuestro territorio.

Por ese motivo, para el Paleozoico, los registros geológicos sudamericanos australes (y del Sur de África) deben ser analizados bajo ese contexto geotectónico, en particular teniendo en cuenta los eventos tectónicos de orden mayor que se desarrollaron hacia la margen activa del borde de placa, donde durante el Paleozoico se registraron interacciones tectónicas entre bloques litosféricos correspondientes al paleocontinente, al océano Panthalassa y a terrenos alóctonos que colisionaron a lo largo de ese borde activo (Milani 1997).

En ese marco, es importante reconocer que el basamento de Gondwana, sobre el que se acumularon las sucesivas secuencias sedimentarias paleozoicas, está constituido por un extenso y heterogéneo mosaico de unidades precámbricas, adosados entre sí a lo largo de varios cinturones móviles activos, principalmente, entre los 900 a 450 millones de años (Fulfaró *et al.* 1982). En este intervalo de tiempo se incluyen los eventos geotectónicos ligados a la Orogenia Brasiliana/Panafricana. Según Milani (1997), buena parte de esas suturas muestran fragmentos ofiolíticos de cuencas oceánicas del Proterozoico tardío, cerradas durante el Paleozoico temprano; mientras que otras representan cinturones móviles más antiguos pero que fueron reactivados durante la consolidación de Gondwana. Se admite un rejuvenecimiento térmico entre los 600 a 500 millones de años que se manifiesta en amplios dominios del basamento gondwánico, fenómeno que probablemente coincida con la etapa final de las colisiones de los diferentes bloques litosféricos que formarían el paleocontinente.

Son esas grandes discontinuidades corticales que ofrece el basamento sudamericano (en el sentido de la “Plataforma Sudamericana” de Almeida 1978), las que jugarán un rol fundamental en el control de la subsidencia, de las reactivaciones y en el estilo de apilamiento de las sucesiones sedimentarias que alberga, básicamente, como respuesta a los fenómenos tectónicos que

se sucedieron a lo largo del borde de la margen meridional del Gondwana Occidental. La comprensión e identificación de estos eventos tiene una importancia fundamental para entender las reactivaciones que sufre el interior de las áreas cratónicas, confirmándose que los grandes levantamientos, discordancias y períodos de erosión en las “áreas estables”, son respuesta a la transmisión de esfuerzos de intraplaca correlacionados a los eventos que ocurrieron en el borde activo occidental de Gondwana.

Cabe recordar que Gondwana logró soldarse con Laurasia hacia el Pérmico para pasar a conformar Pangea. Esta nueva situación paleogeográfica se mantuvo prácticamente sin cambios por casi 100 millones de años. La destrucción de este supercontinente se habría debido a la existencia generalizada de anomalías térmicas dentro de Pangea durante el Mesozoico (*vide* Peate 1997).

La sedimentación paleozoica en Gondwana Occidental: Cuenca Chaco–Paraná

La sedimentación paleozoica ocupó amplias áreas geográficas de la región meridional de Gondwana Occidental (Fig. 11), la que tuvo como principales áreas fuente las regiones cratónicas de la Plataforma Sudamericana al Este y Noroeste. A medida que se avanzaba desde las áreas cratónicas fuente hacia el Oeste, las condiciones marinas fueron más predominantes al estar más próximas del nivel de base oceánico que imponía el Panthalassa. Sin embargo, las condiciones de borde activo del margen occidental complicaron en algunos momentos los aspectos fisiográficos, motivado en colisiones de bloques menores que se irían adosando.

En este contexto paleogeográfico, la Cuenca Chaco–Paraná se destaca como una de las principales cuencas intracratónicas del margen meridional de Gondwana Occidental. Esta cuenca, en un sentido amplio, ocupó más de 1.700.000 km², abarcando parcialmente los actuales territorios de Brasil, Uruguay, Paraguay, Argentina y Bolivia. La Figura 12 muestra las principales cuencas sedimentarias que funcionaron durante el Paleozoico en la región meridional de Gondwana Occidental. De una forma general, se puede decir que hasta el Ordovícico buena parte del basamento gondwánico presentaba todavía una actividad tectónica importante, por lo que el inicio de la instalación de las grandes sineclises que serían palco de la sedimentación paleozoica ocurriría sólo a partir del Silúrico (Basei & Brito Neves 1992). Por lo que, entre el Cámbrico y parte del Ordovícico, la característica principal está dada por la atenuación de los procesos de deformación cortical y la sucesión de

fallamientos que dan origen a cuencas de intermontaña ligadas a los estadios finales del Ciclo Brasiliano. Las cuencas cuyos rellenos son básicamente de tipo vulcanosedimentario se localizan sobre o próximas a las fajas de plegamientos generadas en el Ciclo Brasiliano (Fulfaro *et al.* 1982). En nuestro país, se asocia a este momento de la evolución cortical la Formación Barriga Negra, entendida aquí en el sentido de Bossi & Navarro (1991).

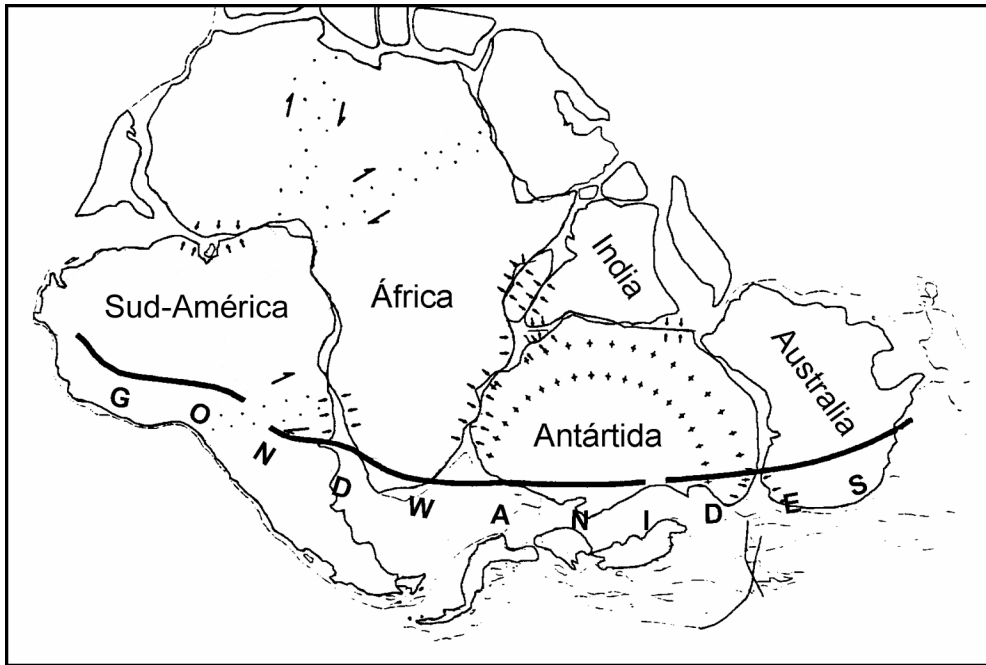


Figura 11 – Reconstrucción del continente de Gondwana según Witt *et al.* (1989).

Con la atenuación de la Orogenia Brasiliana surgieron las grandes sineclisas que dieron lugar a la formación de las “verdaderas” cuencas sudamericanas intracratónicas. Se destaca entre otras la Cuenca Chaco–Paraná (Fig. 12) por su extensión y preservación de registros sedimentarios.

La sedimentación Ordovícico–Silúrico ocurre en diferentes contextos sobre la Plataforma Sudamericana y se caracteriza por una discordancia regional entre esta sedimentación y las unidades del evento precedente. Durante la sedimentación Ordovícico–Silúrico, las cuencas fueron rellenadas

por sedimentitas continentales y marinas con una clara conexión con las cuencas marinas que se desarrollaban hacia el Oeste (Proto-Pacífico). En Uruguay no se conocen depósitos que puedan ser asignados a este momento de la evolución geológica, probablemente asociado a un comportamiento positivo del Alto del Río de la Plata.

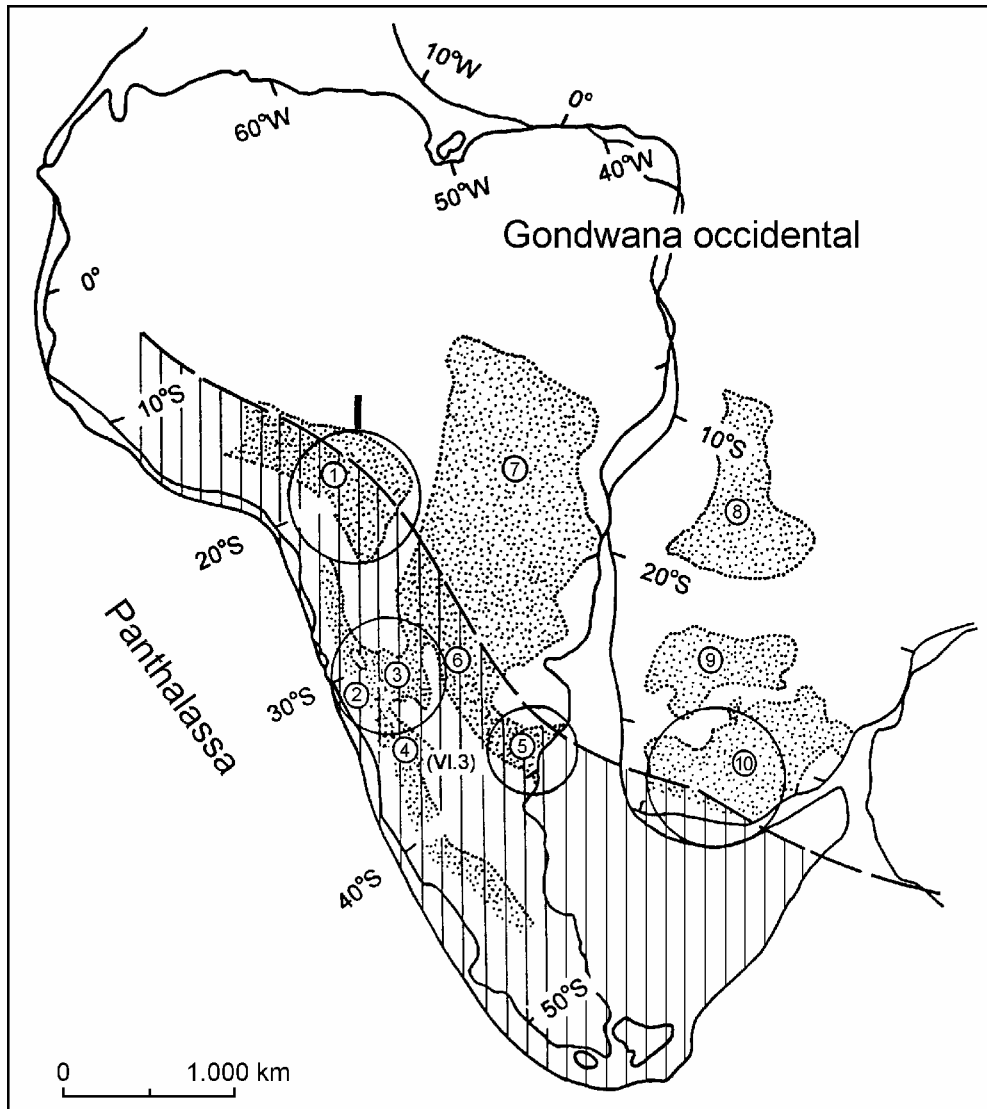


Figura 12 – Cuencas sedimentarias paleozoicas del Gondwana Occidental. El rayado vertical señala el cinturón Gondwanides. Las cuencas numeradas son: 1. Tarija; 2. Calingasta-Uspallata; 3. Paganzo; 4. San Rafael; 5. Sauce Grande; 6. Chaco-Paraná; 7. Paraná; 8. Barotse; 9. Kalahari; 10. Karoo. Tomado de Milani (1997).

Durante el Paleozoico superior, y afectando la mayor parte del Gondwana Occidental, tuvo lugar un importante evento glacial conocido como “Glaciación Gondwánica”. Depósitos relacionados a este evento han sido reportados en Bolivia, Argentina, Brasil, Uruguay, Sud-África, Antártida e India. Este episodio paleoclimático no fue isocrónico, dependiendo su edad de la posición paleolatitudinal de la región considerada. De esta forma, los registros más antiguos probablemente corresponden al Carbonífero Inferior de Bolivia mientras que los más jóvenes se localizan en Sud-África correspondiendo al Pérmico Inferior. En un sentido amplio, la “Glaciación Gondwánica” incluye al menos tres eventos principales correspondientes al: Devónico–Carbonífero Inferior, Carbonífero Superior temprano, y Carbonífero Superior tardío–Pérmico inferior.

En Uruguay se desarrollan depósitos transicionales a marinos platformales, muy ricos en fósiles que establecen una edad Devónico Temprano, y si bien se los atribuye a condiciones climáticas frías, no se encuentran evidencias de depositación bajo influencia glacial en las unidades que integran el Grupo Durazno (formaciones Cerrezuelo, Cordobés y La Paloma). Las sedimentitas que se apoyan inmediatamente por encima del Devónico uruguayo sí han sido acumuladas por la acción glacial o bajo la fuerte influencia de estos procesos. Litoestratigráficamente, estos depósitos están representados por las formaciones San Gregorio y Cerro Pelado, siendo aún controvertida la edad de la depositación basal, unos admitiendo una edad Carbonífero Tardío y otros considerando que los registros preservados corresponden a la base del Pérmico Temprano.

En un contexto más general, la sedimentación de edad Pérmico en la Cuenca Chaco–Paraná fue completamente diferente que el que se registró para las cuencas silúricas y devónicas, al mostrar una mayor extensión areal del mar epicontinental sobre la región cratónica. Ese mar, que se mantuvo hasta el Pérmico temprano, fue paulatinamente desapareciendo como resultado del levantamiento generalizado de la plataforma sudamericana, evento asociado a la construcción final de Pangea (Orogenia tardiherciniana). A partir de este momento, se produce una fuerte colmatación y continentalización de los registros de la Cuenca Chaco–Paraná y el mar no volverá a ocupar más las áreas intracratónicas. En nuestro territorio esta situación está representada por el progresivo desplazamiento de los sistemas deltaicos a marinos (formaciones Tres Islas y Frayle Muerto), hacia sistemas litorales–*lagoon* que se ligan a episodios transgresivos (formaciones Mangrullo y Paso Aguiar). Posteriormente, y en forma definitiva, se registra un progresivo proceso de continentalización asociado a un levantamiento generalizado de las áreas cratónicas de Gondwana,

que se traduce en el pasaje de sistemas litorales dominados por mareas (Formación Yaguari) a ámbitos netamente continentales, con dominio fluvial y eólico (Formación Buena Vista).

Recursos minerales paleozoicos de Uruguay

Los principales recursos naturales asociados a las rocas paleozoicas en Uruguay, son enumerados y vinculados a las unidades geológicas portadoras:

- Formación Cordobés (Devónico) – arcillas caoliníticas;
- Formación San Gregorio (Pérmico) – aguas subterráneas y aguas termales;
- Formación Tres Islas (Pérmico) – aguas subterráneas;
- Formación Mangrullo (Pérmico) – lutitas pirobituminosas;
- Formación Yaguari (Pérmico) – arcillas bentoníticas;
- Formación Buena Vista (Pérmico–Triásico temprano) – aguas subterráneas.

Por otra parte, la Cuenca Norte ha sido históricamente objeto de varias campañas de exploración de recursos energéticos, particularmente hidrocarburos, que han permitido conocer los grandes rasgos geológicos y estructurales del subsuelo del Noroeste del país. Varias unidades paleozoicas, particularmente en los departamentos de Durazno y Cerro Largo, fueron objeto de estudio y evaluación de su potencial mineral durante las sucesivas campañas de prospección de uranio que llevó adelante la Dirección Nacional de Minería y Geología.

Bibliografía

- Almeida FFM (1969): *Diferenciação tectônica da plataforma brasileira*, pp. 29-46 de 23^o Cong. Brasil. Geol. Salvador, SBG, Anais.
- Almeida FFM (coord.) (1978): *Tectonic Map of South America – 1:5.000.000*. Commission for the Geological Map of the World. MME/DNPM/DGM–UNESCO.
- Anguita F (2002): *Biografía de la Tierra*. Aguilar Ed., Madrid, 350 pp.
- Artabe A, Morel E & Spalletti L (2003): *Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical*. Ameghiniana, 387-405.
- Bambach RK, Briggs JC, Clemens WA, Niklas KJ, Padian K, Raup DM, Raven PH, Russell DA, Sepkoski Junior JJ & Valentina JW (1985): *The Evolution of complex and higher organisms*, Nasa–SP, 27-65.
- Basei MAS & De Brito Neves BB (1992): *Características geológicas da transição Proterozóico–Fanerozóico no Brasil*, pp. 331-342 de Gutiérrez Marco JG, Saavedra J & Rabano I (eds): *Paleozoico Inferior de Ibero-América*. Univ. Extremadura, España.
- Benton M & Harper D (1997): *Basic Paleontology*. Longman, London, 342 pp.

- Bossi J & Navarro R (1991): *Geología del Uruguay*. Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo, 967 pp.
- Briggs J (1995): *Global Biogeography*. Elsevier, Amsterdam, 454 pp.
- Brown J & Lomolino M (1998): *Biogeography*. Sinauer, New York, 691 pp.
- Cooper JD, Miller RH & Patterson J (1990): *A trip through time: principles of historical geology*. Merrill Publ. & Cia., Los Ángeles, 544 pp.
- Crowley T & North G (1991): *Paleoclimatology*. Clarendon Press, New York, 349 pp.
- Dalla Salda L, Cingolani C & Varela R (1992): *Early Paleozoic orogenic belt of the Andes in southwestern South America: result of Laurentia–Gondwana collision?*. *Geology*, 20: 617-620.
- Dalziel IWD (1997): *Neoproterozoic–Paleozoic geography and tectonics: Review, hypothesis, environmental speculation*. *Geological Society of American Bulletin*, 109(1): 16-42.
- de Santa Ana H (1989): *Consideraciones tectónicas y deposicionales de la Cuenca Norte del Uruguay*. *Boletín Técnico de Arpel*, 18(4): 319-339.
- De Witt MJ, Jeffery M, Bergh H & Nicolaysen L (1988): *Geological map of sectors of Gondwana, reconstructed to their position 150 Ma*. En: De Witt MJ & Ransome ID (eds), *American Association of Petroleum Geologist*. Univ. of Witwatersrand.
- Dott RH & Batten RL (1988): *Evolution of the earth*. Ed. McGraw-Hill (4ª), New York, 643 pp.
- Frakes L (1979): *Climates throughout geologic time*. Elsevier Scientific Publications, Amsterdam, 310 pp.
- França AB, Milani EJ, Schneider RL, López-Paulsen O, López JM, Suárez-Soruco R, de Santa Ana H, Weins F, Ferreiro O, Rossello EA, Bianucci EH, Aramayo-Flores RF, Vistalli MC, Fernández-Seveso FA, Fuenzalida RP & Muñoz N (1996): *Phanerozoic correlation in Southern South America*, pp. 129-161 de Tankard AJ, Suárez-Soruco R & Wel-sink HJ (eds): *Petroleum basins of South America*. Tulsa, American Assoc. of Petroleum Geologists, Memoir 62.
- Fulfaro VJ, Saad AR, Etchebehere ML de C, & Ciguel JHG (1992): *Paleozóico Inferior do Brasil*, pp. 310-330 de Gutiérrez Marco JG, Saavedra J & Rabano I (eds): *Paleozoico Inferior de Ibero-América*. Univ. Extremadura, España.
- Fulfaro VJ, Saad AR, Santos MV & Vianna RB (1982): *Compartimentação e evolução tectónica da Bacia de Paraná*. *Revista Brasileira de Geociências*, 12(4): 590-611.
- Gould SJ (1993): *El libro de la vida*. Crítica, Barcelona, 256 pp.
- Hallam A (1994): *An outline of Phanerozoic biogeography*. Oxford Univ. Press, 245 pp.
- Hoffman PF, Kaufman AJ, Halverson GP & Schrag DP (1998): *A Neoproterozoic Snowball Earth*. *Science* 28, 281: 1342-1346.
- Holland W, Armstrong R, Cox A, Craig L, Smith A & Smith D (1990): *A geologic time scale*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 263 pp.
- Milani EJ (1992): *Intraplate tectonics and the evolution of the Paraná Basin*, pp. 109-116 de De Witt MJ & Ransome IG (eds): *Inversion Tectonics of the Cape Fold Belt, Karoo and Cretaceous Basins of Southern Africa*, Rotterdam, Balkema.
- Milani EJ (1997): *Evolução tectono–estratigráfica da Bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana Sul-Occidental*. Tesis de Doctorado, Univ. Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 255 pp.
- Peate DW (1997): *The Paraná–Etendeka Province*, pp. 217-245 de Mahoney JJ & Coffin MF (eds): *Large igneous provinces, Continental: oceanic and planetary flood volcanism*. American Geophysical Union, Geophysical Monograph, vol. 100.
- Ogg JG (2004): *Status of Divisions of the International Geologic Time Scale*. *Lethaia* 37: 183-199.

- Petri S & Fulfaro VJ (1983): *Geologia do Brasil (Fanerozóica)*. Univ. de São Paulo, São Paulo, 631 pp.
- Powell CMA & Li ZX (1994): *Reconstruction of the Panthalassan margin of Gondwanaland*, pp. 5-9 de Vevers JJ & Powell CM (eds): *Permian–Triassic Pangean basins and foldbelts along the n margin of Gondwanaland*. Memoir Geological Society of America, 184.
- Reguant S (2005): *Historia de la Vida y de la Tierra*. Ed. Ariel, Barcelona, 355 pp.
- Sepkoski Jr JJ (1981): *A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record*. *Paleobiology*, 7: 36-53.
- Southwood R (2004): *La historia de la vida*. Ed. El Ateneo, Buenos Aires, 350 pp.
- Stanley SM (1989): *Earth and life through time*. Freeman & Cia (2ª ed.), New York, 689 pp.
- Szatmari P (1990): *Tectônica de placas e classificação de bacias*, pp. 15-30 de Raja Gabaglia G & Milani EJ: *Origem e evolução de bacias sedimentares*. PETROBRAS, Rio de Janeiro.
- Teixeira W, Motta de Toledo MC, Rich Fairchini T & Taioli F (2001): *Decifrando a Terra*. Eda. USP, São Paulo, 568 pp.
- Zalan PV, Wolff S, Astolfi MM, Vieira IS, Conceição JC, Appi VT, Neto EV, Cerqueira J & Marques A (1990): *The Paraná Basin, Brazil*, pp. 681-708 de Leighton MW, Kolata DR, Oltz DF & Eidel JJ (eds): *Interior cratonic basins*. Amer. Assoc. Petrol. Geol. Memoir, 51.