

# Fundamentos de paleontología

---

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA.  
COMISIÓN SECTORIAL DE ENSEÑANZA

---

Daniel Perea (Ed.)  
Fernanda Cabrera  
Andrea Corona  
Gloria Daners  
Sergio Martínez  
Valeria Mesa  
Alejandra Rojas  
Matías Soto  
Martín Ubilla  
Mariano Verde



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



comisión sectorial  
de enseñanza





Daniel Perea (Ed.) · Fernanda Cabrera  
Andrea Corona · Gloria Daners · Sergio Martínez·  
Valeria Mesa · Alejandra Rojas · Matías Soto  
Martín Ubilla · Mariano Verde

# Fundamentos de paleontología



Fundamentos de paleontología / Daniel Perea (Ed.) ; Fernanda Cabrera , Andrea Corona , Gloria Daners , Sergio Martínez , Valeria Mesa , Alejandra Rojas , Matías Soto , Martín Ubilla , Mariano Verde.– Montevideo : Comisión Sectorial de Enseñanza, 2018.  
99 p. ; il. , 21 cm. -- (Manuales didácticos / Comisión Sectorial de Enseñanza).

ISBN: 978-9974-0-1610-1

1. Paleontología.

I. Perea, Daniel (Ed.) II. Cabrera, Fernanda III. Corona, Andrea IV. Daners, Gloria  
V. Martínez, Sergio VI. Mesa, Valeria VII. Rojas, Alejandra VIII. Soto, Matías  
IX. Verde, Mariano X. Ubilla, Martín

CDD: 560

La publicación de este libro fue realizada con el apoyo de la Comisión Sectorial de Enseñanza (CSE) de la Universidad de la República.



Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 3.0, *Daniel Perea (Ed.) , Fernanda Cabrera, Andrea Corona, Gloria Daners, Sergio Martínez, Valeria Mesa, Alejandra Rojas, Matías Soto, Martín Ubilla, Mariano Verde, 2018*

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/es/>

Publicaciones-Comisión Sectorial de Enseñanza, Universidad de la República

José Enrique Rodó 1854 C.P. 11200

Montevideo, Uruguay

Tel.: (+598) 24080912

[www.cse.udelar.edu.uy](http://www.cse.udelar.edu.uy)

[comunicacion@cse.udelar.edu.uy](mailto:comunicacion@cse.udelar.edu.uy)

Diseño de tapa: Gabriela Pérez Caviglia

Diagramación: Levy Apolinar

Corrección de estilo: Damián Weisz

# Índice

## CAPÍTULO 1

<b>La paleontología: definiciones y conceptos introductorios .....</b>	<b>13</b>
La paleontología, una ciencia .....	13
Ramas de la paleontología .....	17
¿Cómo son los fósiles? .....	17
¿Dónde y cómo buscar fósiles? .....	19
Las rocas sedimentarias .....	20
Preguntas.....	23

## CAPÍTULO 2

<b>Fósiles e historia de la vida en la Tierra: estratigrafía, sucesión de eventos, cuadro geocronológico y tabla cronoestratigráfica internacional.....</b>	<b>25</b>
La estratigrafía y la sucesión de eventos terráqueos.....	25
Unidades bioestratigráficas o biozonas .....	29
Fósiles de facies.....	31
Preguntas.....	33

## CAPÍTULO 3

### Tafonomía: la pérdida de información en el registro paleontológico

#### Procesos post mortem

#### Origen de los yacimientos fosilíferos

<b>Formas de presentación de los fósiles.....</b>	<b>33</b>
Bioestratinomía .....	35
Soterramiento o sepultamiento.....	37
Diagénesis y formas de presentación de los fósiles.....	39
Preservación excepcional.....	41
Preguntas.....	43

## CAPÍTULO 4

### Paleoicnología: las evidencias de actividad vital

#### Clasificación de los icnofósiles

#### Parataxonomía

<b>Importancia en la reconstrucción de ambientes del pasado .....</b>	<b>45</b>
Clasificación etológica de los icnofósiles .....	47
Icnofósiles y ambientes: las icnofacies.....	48
Preguntas.....	50

## CAPÍTULO 5

### Paleoecología: organismos del pasado y su entorno

#### Paleocomunidades y reconstrucción de los antiguos ecosistemas

<b>Paleoecología evolutiva.....</b>	<b>51</b>
Parámetros ambientales que controlan la distribución de los organismos.....	53
Adaptación.....	56
Estudio de poblaciones antiguas.....	57
Paleoecología evolutiva.....	58
Glosario.....	59
Preguntas.....	60

## CAPÍTULO 6

<b>Tectónica de placas, biogeografía y paleoclimatología .....</b>	<b>61</b>
Geografía y distribución de los organismos a través del tiempo.....	61
Fósiles y climas del pasado.....	67
Preguntas.....	69

## CAPÍTULO 7

### Evolución biológica y paleontología: el aporte macroevolutivo a la teoría de la evolución

#### Interpretación del registro fósil

<b>El papel de las extinciones masivas.....</b>	<b>71</b>
Las extinciones masivas .....	74
Preguntas.....	76

## CAPÍTULO 8

<b>Registro fósil en el Precámbrico y en el Paleozoico.....</b>	<b>77</b>
Eones Hádico, Arcaico y Proterozoico: el Precámbrico.....	77
Eón Hádico.....	77
Eón Arcaico.....	78
Eón Proterozoico.....	78
El inicio del Eón Fanerozoico y Era Paleozoica .....	80
Cámbrico, Ordovícico, Silúrico y Devónico.....	80
Carbonífero y Pérmico.....	81
Preguntas.....	84

## CAPÍTULO 9

Registro fósil en el Mesozoico

Radiación adaptativa luego de la gran extinción pérmica

Vida y vulcanismo en la Pangea

Diversificación de los reptiles y origen de los dinosaurios

La última gran extinción..... 85

Preguntas..... 90

## CAPÍTULO 10

Registro fósil en el Cenozoico

Diversificación de los mamíferos y las angiospermas

Las glaciaciones y desarrollo de los grandes biomas modernos

Origen de los primates y el linaje humano..... 91

Preguntas..... 96

Tabla geocronológica..... 97

**Lecturas recomendadas..... 99**





*A la memoria de mis padres Clara y Alfonso, quienes siempre apoyaron incondicionalmente mi vocación.  
(D. P.)*



## Agradecimientos

A todos los alumnos, amigos y colegas que contribuyeron directa e indirectamente a motivar la realización de este manual y su perfeccionamiento, entre otros: Gerardo Veroslavsky, Pablo Toriño, César Goso, Aldo Manzuetti, Andrés Batista, Felipe Montenegro, Ana Clara Badín, Andrés Rinderknecht, María Inés Pérez, Richard Möller, Mariana Demichelli, Guillermo Roland, Diego Antuña, Elizabeth Morosi, Eva Silva, Romina Echagüe y Gianella Brancatti.

A la Comisión Sectorial de Enseñanza de la Universidad de la República, por financiar la realización de este manual.



# La paleontología: definiciones y conceptos introductorios

En este capítulo se desarrollan aspectos introductorios a la disciplina, que tienen que ver con su metodología de trabajo y ubicación dentro de las ciencias naturales y sus relaciones con otras ciencias. Luego se efectúa un breve recuento de la historia del conocimiento paleontológico, desde los primeros trabajos científicos documentados sobre fósiles hasta las principales investigaciones en la actualidad. A continuación, se muestra una clasificación y definición de las ramas tradicionales de la paleontología. Se enfatiza específicamente en los tipos de fósiles: cómo se generan y dónde se encuentran. Finalmente, se realiza una breve reseña sobre las rocas sedimentarias (aquellas que contienen los fósiles), su origen e importancia.

La paleontología —del griego *παλαιός* (*palaiós* ‘antiguo’), *όντος* (*óntos* ‘ser’) y *λόγος* (*lógos* ‘estudio’ o ‘tratado’)— es la disciplina que estudia los fósiles. El término fue utilizado por primera vez en 1832 por el naturalista francés Henri Marie Ducrotay de Blainville (1777-1850). Los fósiles (del latín *fossilis* ‘lo que se extrae excavando’) son los restos o rastros de vida antigua. Un hueso, diente o concha; un fragmento esquelético; una huella de pisada; marcas; cuevas; nidos; etc., que hayan perdurado en el tiempo a través de sus avatares (procesos físicos, químicos y biológicos) constituyen un fósil. La génesis de los fósiles no se puede separar del origen de las rocas sedimentarias y casi siempre estos procesos están estrechamente asociados. Dichas rocas son aquellas que se forman por el desgaste de otras, por fenómenos químicos en donde predomina la precipitación de determinadas sustancias (como carbonato de calcio en el caso de las rocas calizas) o íntegramente por acumulación de fósiles (restos vegetales como el carbón, arrecifes, etc.).

Los fósiles se preservan casi siempre incluidos en rocas, por lo que su estudio está estrechamente vinculado al de otras ciencias naturales, en especial la biología —que abarca el estudio de la vida— y la geología —que comprende el estudio de la Tierra—. Como estas, desde el punto de vista de su método, la paleontología es una ciencia empírica basada en la observación y la experimentación. También es una ciencia hipotético-deductiva, en donde una serie o conjunto de observaciones o experiencias conduce a un determinado resultado o conclusión.

## La paleontología, una ciencia

Las primeras conclusiones paleontológicas científicamente documentadas se pueden atribuir a Leonardo da Vinci (1452-1519). En el año 1500, este sabio hace una interpretación de restos de animales marinos —encontrados en Italia, incluidos en rocas muy lejanas a la costa— discorde con la idea bíblica reinante del diluvio universal. En efecto, Leonardo afirma que dichos restos (principalmente conchas de moluscos) no

podrían haber llegado tan bien preservados y tan lejos de la costa en solo cuarenta días, como expresa la Biblia. Al mismo tiempo, observando las capas de rocas superpuestas nota que algunas de estas contienen restos de organismos, pero otras no. Esto lo lleva a pensar que esa disposición responde a varios fenómenos independientes en el tiempo y no a una sola gran inundación.

Más de cien años más tarde el anatomista, geólogo y obispo Nicolás Steno (1638-1686) elabora con precisión las primeras ideas paleontológicas. El primer tratado sobre el origen orgánico de los fósiles se puede atribuir sin dudas a este autor, quien, analizando las mismas rocas que Leonardo en Italia, estableció las bases de la paleontología y la geología modernas (cap. 2, cuadro 2.1).

La paleontología se erige como ciencia independiente a partir de los trabajos de varios naturalistas a principios del siglo XIX. Entre ellos se deben destacar las figuras de Georges Cuvier (1769-1832) —quien estudia en profundidad la anatomía esquelética de vertebrados fósiles y los compara con las especies actuales— y de Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829), quien hace lo propio con numerosos invertebrados. A partir de los estudios de ambos naturalistas se asientan algunos principios básicos de esta disciplina. Los geólogos británicos James Hutton (1726-1797) y, más tarde, Charles Lyell (1797-1875) desarrollaron el llamado *principio de uniformismo o actualismo*. Este principio indica que los fenómenos naturales que han ocurrido a lo largo de la historia de la Tierra son uniformes y semejantes a los actuales. Básicamente —y no atándonos a la idea de uniformidad estricta— indica que los fenómenos del pasado que afectaron a fósiles y rocas se rigieron por los mismos procesos y leyes generales que los actuales. Es algo así como decir que el presente es la clave del pasado. Si se estudia cómo se erosionan y forman las rocas en la actualidad y cómo mueren, se transportan, acumulan y sepultan los restos orgánicos, es más fácil deducir qué fenómenos originaron los yacimientos fosilíferos. Recíprocamente, ciertas veces, al estudiar las rocas y fósiles se pueden explicar mejor muchos fenómenos de la actualidad.

Si se combinan los resultados de las observaciones realizadas aplicando el principio del actualismo con un estudio riguroso de la forma de los organismos (anatomía comparada), es posible llegar a reconstruir muchos aspectos de la biología de los organismos del pasado remoto.

Los fósiles constituyen uno de los fundamentos de la teoría de la evolución, concebida de forma independiente por los naturalistas británicos Charles Darwin (1809-1882) y Alfred R. Wallace (1823-1913) en la segunda mitad del siglo XIX; la biodiversidad actual se explica a través de la reconstrucción del frondoso árbol de la vida (fig. 1.1). Los brotes y hojas más nuevos de este árbol representan la diversidad biológica actual (o presente), mientras que las ramificaciones que los generan fueron los pasos previos a través de los cuales se fundamenta esa diversidad. De esas ramas viejas solo quedaron preservados algunos fragmentos muy incompletos: los fósiles. Es labor permanente de la paleontología tratar de establecer sus posibles uniones a través del tiempo geológico. Los tres grandes dominios de seres vivos que se reconocen hoy día —bacterias (Bacteria), arqueobacterias (Archaea) y eucariotas (Eucarya) (fig. 1.1)— fueron propuestos a través de los estudios del microbiólogo estadounidense Carl R. Woese (1928-2012). Estos dominios tienen sus antecedentes históricos a través de miles o cientos de millones de años. El antiguo árbol de la vida se puede intentar reconstruir mediante los fósiles por una parte y, por otra, con el estudio de la forma y las características moleculares de los seres actuales. Dicho árbol

refleja las relaciones genealógicas de sus integrantes con base en su historia evolutiva o filogenia.

De acuerdo con esta filogenia se pueden establecer jerarquías menores dentro de cada gran dominio, es decir, establecer una clasificación biológica reconociendo grupos y subgrupos. Los seres vivos han sido clasificados y nombrados con diferentes criterios para poder ordenar su estudio. El estudio de la teoría y práctica de la clasificación biológica, vale decir, qué criterios deben ser utilizados para clasificar a los seres vivos, se denomina *taxonomía*, del griego τάξις (taxē 'ordenación').

Los conceptos básicos del actual sistema taxonómico fueron formulados en varios libros del botánico y naturalista sueco Carl Linné (1707-1778), principalmente en la décima edición de *Systema Naturae* (1758). Para ello utilizó el latín, idioma entonces habitual en los escritos científicos, y latinizó su nombre a Carolus Linnaeus (castellanizado Linneo).

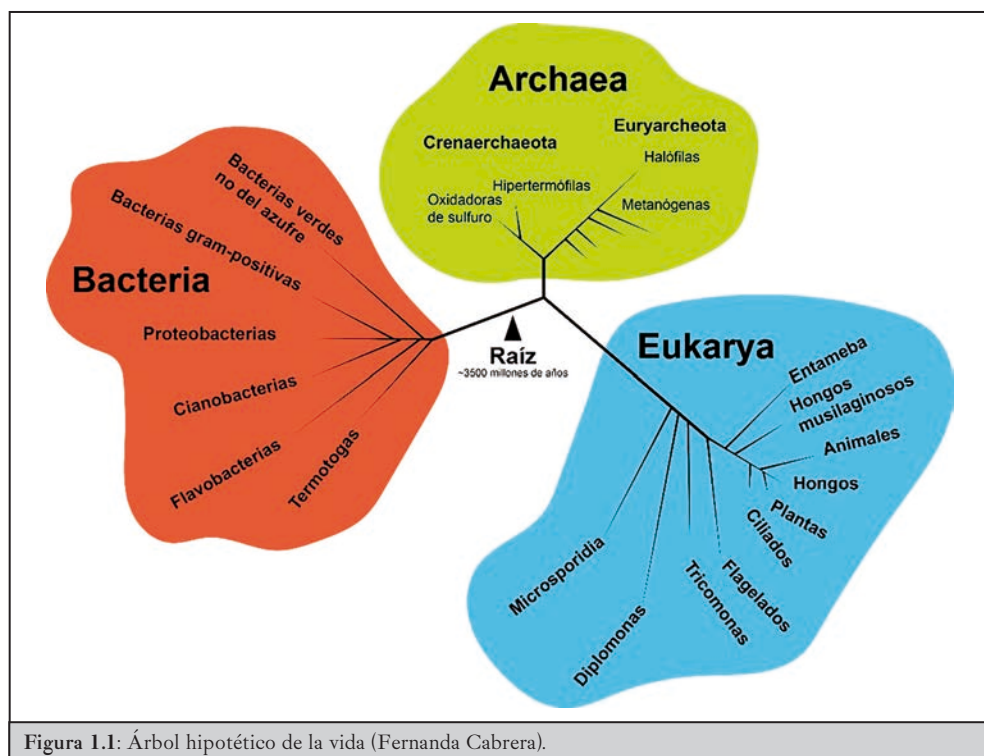


Figura 1.1: Árbol hipotético de la vida (Fernanda Cabrera).

Las rocas y sus fósiles nos brindan datos que, junto al estudio de la forma y las características moleculares de los seres actuales, permiten reconstruir algunas de las ramificaciones principales de este árbol, las que se integran a los tres grandes dominios biológicos que se indican en la figura.

Un siglo después, Darwin publica su famoso libro *El origen de las especies por medio de la selección natural* (1859). La comunidad científica mundial fue asimilando sus ideas y actualmente la taxonomía se rige principalmente por criterios filogenéticos (o evolutivos) para establecer los distintos grupos o taxones. Estos son nominados siempre sobre la base del latín y el griego.

En la clasificación biológica, las categorías taxonómicas se jerarquizan desde la más abarcativa a la más particular: dominio, reino, filo, clase, orden, familia, género y especie. Entre ellas pueden existir categorías intermedias como subfilo, suborden, infraorden, superfamilia, subespecie, etc. Cada grupo (taxón, plural taxones; plural latino *taxa*) de ejemplares de seres vivos o fósiles se coloca en estas categorías utilizando un nombre particular para cada uno de ellos. La reglas de cómo se deben nominar los diferentes taxones (nomenclatura), tanto actuales como fósiles, están establecidas en convenciones internacionales plasmadas en los códigos de nomenclatura zoológica y botánica.

A vía de ejemplo, en la siguiente tabla se muestran la taxonomía y la nomenclatura para algunos seres vivos bien conocidos como la cebada, la mosca y el hombre.

TAXA			
CATEGORÍAS	(CEBADA)	(MOSCA)	(HOMBRE)
Reino	Plantae	Animalia	Animalia
Clase	Angiospermae	Hexapoda	Mammalia
Orden	Poales	Diptera	Primates
Familia	Gramineae	Mnscidae	Hominidae
Género	<i>Hordeum</i>	<i>Musca</i>	<i>Homo</i>
Especie	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Musca doméstica</i>	<i>Musca sapiens</i>
Tabla taxonomía y nomenclatura			

La taxonomía y la nomenclatura son herramientas permanentes de biólogos y paleontólogos para enmarcar con mayor operatividad la información que manejan. Frecuentemente se ha utilizado el término *sistemática* como sinónimo de taxonomía, pero el concepto más usado en la actualidad es distinguir la sistemática biológica como el estudio de la clasificación de los seres en arreglo a su historia evolutiva o filogenia, idea que prima a partir de la teoría de Darwin-Wallace citada anteriormente.

También tiene cada vez más adeptos —entre biólogos y paleontólogos— la escuela clasificatoria denominada *sistemática filogenética* (o *cladismo*), propuesta en 1950 por el entomólogo alemán Willi Hennig (1913-1976). El criterio clasificatorio de la sistemática filogenética es, como su nombre lo indica, evolutivo a ultranza. No admite taxones que no pertenezcan a un mismo clado (el ancestro y todos sus descendientes) y el arreglo de los caracteres obedece a su condición de primitivos o plesiomórficos (presentes en las formas más antiguas o basales) y derivados o apomórficos (típicos de los taxones más modernos). Se entiende por basales aquellos grupos que mantienen un conjunto de caracteres primitivos, típicos de las formas más antiguas dentro de un conjunto de especies vinculadas. Son derivados aquellos caracteres nuevos, así como los grupos que los presentan.

Las categorías taxonómicas en sistemática filogenética no estarían entonces preestablecidas como en la taxonomía tradicional, sino que surgirían con cada clado resultante del análisis de caracteres efectuado. De tal forma, la tendencia en la sistemática



moderna es ordenar los taxones de acuerdo con su jerarquía, pero no necesariamente incluirlos en los grados jerárquicos tradicionales a los que se corresponderían (clase, orden, familia, etc.), ya que estos están establecidos de antemano y por tanto son subjetivos.

## Ramas de la paleontología

Desde su surgimiento, a medida que se ha incrementado el conocimiento, la paleontología amplió su campo de análisis de tal forma que tradicionalmente se pueden distinguir varias divisiones, cuyos límites suelen ser a veces bastante imprecisos. A comienzos del desarrollo de esta disciplina, su campo de estudio se enmarcó en tres ramas con un criterio muy global, según se trate de animales (paleozoología), vegetales (paleobotánica) o fósiles microscópicos (micropaleontología). A los efectos prácticos, es común hallar en la literatura especializada el término *microfósiles* para referirse a partes microscópicas de organismos macroscópicos o a seres microscópicos enteros. Por contraposición, los microfósiles son aquellos que se pueden ver a simple vista. Hoy día existen múltiples ramas que surgen como consecuencia de la diversificación del estudio paleontológico. De tal manera podemos reconocer, dentro de la paleozoología, la paleomalacología, la paleoictiología o la paleomastozoología —para tratar el estudio de moluscos, peces o mamíferos respectivamente—, entre otras subdisciplinas. La paleopalinología —de gran desarrollo en la actualidad— es la parte de la micropaleontología que estudia el polen y las esporas fosilizados. También se pueden reconocer divisiones según el enfoque metodológico y objetivos del investigador o conjunto de investigadores que las desarrollen, entre las que se pueden citar: la paleontología estratigráfica o bioestratigrafía (cap. 2), que aborda el estudio de los fósiles en estrecha vinculación al tipo y edad de las secuencias de rocas que los contienen; la paleoecología (cap. 5), que intenta la reconstrucción de los ambientes del pasado a través de los antiguos organismos; la paleobiología, que tiene como fin la formulación de hipótesis en torno a diversos aspectos de la vida de los organismos del pasado (cómo se desplazaban, se reproducían, se alimentaban, etc.), aunque también suele utilizarse como sinónimo de paleontología; la tafonomía (cap. 3), que analiza los procesos que dieron origen a los yacimientos fosilíferos; la paleoicnología (cap. 4) que estudia los icnofósiles y la paleobiogeografía (cap. 6), que reconstruye la distribución espacial de los organismos del pasado.

A pesar de estas divisiones —que tienen un fundamento principalmente metodológico—, la paleontología tiende a integrar en sus conclusiones los datos proporcionados por sus más diversas ramas, incluyendo también disciplinas que provienen de los campos más estrictamente biológicos y geológicos.

## ¿Cómo son los fósiles?

Conchas, huesos, espinas y escamas suelen predominar en los conjuntos fosilíferos incluidos en las rocas, normalmente denominados *yacimientos*. Esto obedece a que se trata de estructuras mineralizadas (duras) que poseen mayor chance de preservarse (cap. 3). Muchas veces, esos restos esqueléticos se disocian de la roca por medios químicos o físicos dejando solamente su marca, lo que se denomina *molde* o *vaciado* (fig. 3.5). Otras veces, sucede que los minerales esqueléticos originales se reemplazan por otros (sustitución). Las sustancias inorgánicas más frecuentes que constituyen las partes duras en los seres

vivientes son carbonato de calcio, fosfato de calcio o sílice. A menudo, en los procesos de fosilización, estas sustancias son reemplazadas unas por otras o por algunas que son menos comunes. En el caso de la madera puede darse el relleno del contenido intracelular y la sustitución de las paredes celulares o relleno de poros por sustancias de origen inorgánico (permineralización), lo que comúnmente se conoce como *petrificación*. Tales son los ejemplos de la madera petrificada o inclusive la mineralización de material orgánico blando (piel, músculos, etc.) en casos muy excepcionales.

También es común encontrar fósiles en estructuras sedimentarias denominadas *nódulos* o *concreciones*. Estas son formaciones esferoidales, ovoidales o discoidales que se pueden hallar dentro de ciertas rocas y suelen originarse por precipitación de algunas sustancias inorgánicas alrededor de un objeto antes, durante o después de los procesos que forman las rocas sedimentarias (fig. 1.2).

Otras veces, raramente, se conservan partes blandas o muy delicadas. Entre estos casos se destacan, como ejemplo, los mamuts que se hallaron congelados (criopreservación) en Siberia y Alaska. Los suelos permanentemente congelados de la tundra posibilitaron preservar intactos —durante más de 25000 años— no solo los huesos sino la piel, músculos y hasta las vísceras de estos ejemplares (cap. 3).

La fosilización excepcional de partes no esqueléticas se puede dar también en ambientes muy secos, en donde la actividad descomponedora de los microorganismos se ve disminuida. En estos casos, ciertas estructuras como la piel, tendones y hasta algunos músculos se conservan completamente desecados (momificación). Un ejemplo de este tipo se observa en Chile austral, en cavernas en las que especímenes de grandes mamíferos se han fosilizado y momificado. Las partes blandas, delicadas y poco voluminosas — como hojas, tallos, plumas, invertebrados de cuerpo blando— suelen preservarse como impresiones. Estas requieren al menos algo de compresión para formarse y muchas veces aún conservan restos del material original que constituía el organismo (cap. 3). Otro caso de preservación de partes blandas se da por inclusión en materiales asépticos que evitan o dificultan la descomposición como la brea, la sal o la turba. Por último, deben destacarse los insectos, arañas, microvertebrados y restos vegetales como hojas y flores incluidos en ámbar. El ámbar es una resina vegetal fosilizada cuyos componentes orgánicos originales se sustituyen por minerales. Los pequeños animales así preservados se presentan dentro del material vidrioso y transparente con las estructuras externas — como alas, patas, antenas, pelos, etc.— prácticamente intactas (cap. 3).

Todos los ejemplos anteriores refieren a organismos enteros, partes de estos o marcas dejadas por esas partes en la roca sedimentaria; todos ellos se originan por procesos *post mortem*. Este tipo de fósiles se denomina *fósiles de cuerpo* o *fósiles corpóreos*. Existe otro gran conjunto de fósiles que son el producto de alguna actividad biológica realizada por los organismos mientras estaban vivos, tales como huellas, nidos, cuevas y trazas dejadas durante procesos de forrajeo, reproducción, etc. Este tipo de fósiles reciben el nombre de *icnofósiles* (cap. 4).

Una atención especial merecen las grandes acumulaciones fosilíferas, que por su gran concentración de fósiles o la excelente calidad de su preservación aportan una muy completa y valiosa información. Entre estas se pueden mencionar las coquinas, que son acúmulos de conchas de invertebrados, principalmente moluscos; los bancos osarios o *bone beds*, integrados por aglomerados de restos óseos; las cretas, formadas por la acumulación de enormes cantidades de microfósiles calcáreos y los *Lagerstätten*, que resultan del almacenamiento natural de numerosos restos fósiles en excelente estado de conservación (cap. 3).

## ¿Dónde y cómo buscar fósiles?

Los fósiles provienen de organismos otrora integrantes de la capa terrestre donde se desarrolla la vida, la biósfera. Estos ingresaron por diversos procesos a la capa rocosa más superficial de la Tierra, la litósfera (ver cap. 3). Específicamente, están incluidos en las denominadas *rocas sedimentarias*, aquellas que, por los procesos que las generan, son aptas para albergar fósiles.

Los lugares más aptos para la búsqueda de fósiles son aquellos terrenos en los que las rocas sedimentarias aparecen descubiertas, limpias, sin mayor cobertura vegetal. Esto se produce en sitios naturales donde dichos terrenos están sometidos a permanente desgaste, por ejemplo, en barrancas costeras o aledañas a cursos de agua. También la mano del hombre suele hacer aflorar las rocas en canteras o desmontes para diferentes obras de ingeniería (rutas, vías férreas, etc.). Existen regiones de nuestro planeta especialmente aptas para el hallazgo de fósiles como los desiertos y zonas áridas en general, en donde hay muy escasa vegetación y poca formación de suelos, por lo que las rocas afloran completamente y se muestran desnudas. El sur y noroeste de Argentina, el Oeste norteamericano, los desiertos de Gobi en Mongolia o del Sahara en África —entre otros lugares— han proporcionado gran cantidad de fósiles, muchos de ellos muy llamativos y exhibidos en diferentes museos de todo el mundo.

La información que brindan los fósiles depende en gran medida de la forma en que fueron colectados y su preparación en el laboratorio. Debido a esto, se deben tener importantes recaudos en los trabajos paleontológicos de campo y de gabinete.

Los trabajos de campo en paleontología no requieren de un instrumental demasiado sofisticado. Muchas veces resultan suficientes una piqueta o hachuela de doble faz, una pala, algún punzón fuerte, puntas de acero, espátulas, pinceles y buen material para embalar. Otras veces son necesarias herramientas más pesadas como mazas y cinceles de acero o máquinas que cumplan funciones similares en forma más rápida y efectiva.

La búsqueda de fósiles macroscópicos suele efectuarse en forma visual, recorriendo el terreno minuciosamente y observando la superficie expuesta de la roca. De esta manera se puede apreciar alguna sobresaliente o discontinuidad en el volumen o color que indique la presencia de objetos distintos al sedimento que forma la roca, los probables fósiles. Luego de esto, antes de proceder a extraerlos, hay que registrar los datos de la roca que los contiene: color, textura, relación con otras rocas y profundidad (o altura) en la que se encuentra el fósil. Si es posible se deben realizar tomas fotográficas sobre el punto a diferentes distancias, o dibujos y esquemas en la libreta de campo, así como consignar la ubicación geográfica de la localidad lo mejor posible. También resulta muy importante registrar la ubicación tridimensional de los fósiles respecto a la roca que los contiene: su orientación, relación con otros fósiles, grado de articulación, fragmentación, desgaste, etc. Esta información nos puede dar datos acerca de los procesos que dieron origen al yacimiento fosilífero y el ambiente reinante en el momento del sepultamiento definitivo (cap. 3). Después de haber hecho esto, si es necesario, podremos comenzar con la extracción del material. Esta depende principalmente de dos factores: el estado de conservación del fósil y el grado de dureza de la roca. Cuanto mejor conservado esté el fósil y más blanda la roca, más fácil resultará la extracción. Las situaciones más complicadas se suelen dar con fósiles muy delicados en rocas muy duras. Otro factor muy importante es el tamaño; obviamente, los fósiles más grandes son los más difíciles de extraer. En todos los casos, lo recomendable

es tratar de sacar el fósil junto con el bloque de roca que lo rodea y luego terminar su extracción en el laboratorio. En muchos casos resultan muy útiles ciertos materiales cohesionantes como lacas, resinas, yeso o diferentes pegamentos, para dar resistencia a los fósiles frágiles antes de extraerlos definitivamente de la roca. Posteriormente deben etiquetarse con los principales datos de la colecta, y ser bien protegidos y embalados para trasladarlos al laboratorio en donde se completará su preparación en vistas de su estudio.

La búsqueda de fósiles microscópicos —por obvias razones— debe hacerse a ciegas, extrayendo muestras de los sedimentos de los que, por diferentes características, se sospecha que tengan mayor probabilidad de contener este tipo de fósiles. La precaución básica para tener en cuenta es hacer este muestreo de abajo hacia arriba en cada estación, para evitar que el desmoronamiento de fragmentos de roca durante la extracción de cada muestra contamine las que están por debajo.

En el laboratorio se culmina la preparación de los fósiles. Si es adecuado, se realiza la separación definitiva del sedimento que lo contiene. Otras veces se deja incluido en una cápsula protectora del mismo sedimento que a su vez evita su desarticulación o fragmentación, pero permite ver los elementos anatómicos principales. Para este tipo de trabajo se suelen utilizar técnicas mecánicas, con instrumental adecuado como agujas de acero, tornos, percutores, compresores, etc., o técnicas químicas, usando ácidos o álcalis en diferentes grados de concentración según la composición del fósil o la roca. Los microfósiles también se separan del sedimento por técnicas mecánicas y químicas combinadas —a veces usando centrífugas—, y luego se observan con aparatos ópticos de precisión (lupas binoculares, microscopios, etc.).

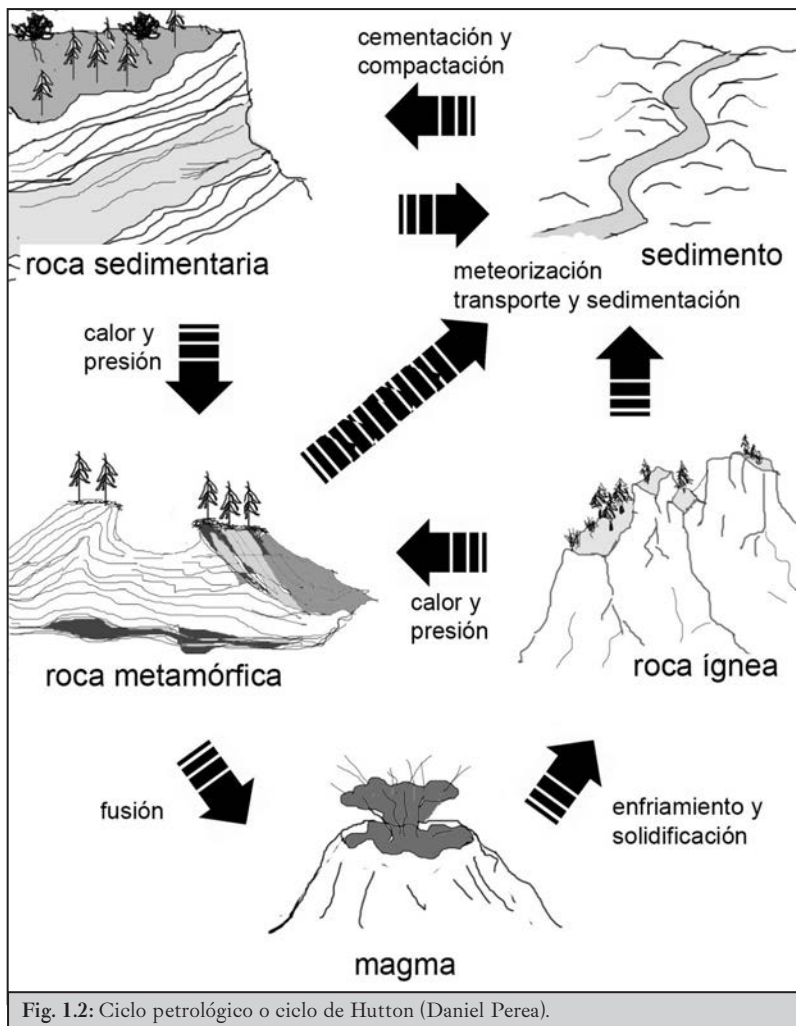
Para garantizar la preservación de los fósiles a largo plazo, estos deben ser ingresados a una colección paleontológica en una institución de referencia. Allí serán catalogados, acondicionados y almacenados y estarán disponibles para su estudio por parte de especialistas.

## Las rocas sedimentarias

Las rocas que integran la corteza terrestre se pueden clasificar dentro de tres grandes grupos: ígneas, sedimentarias y metamórficas; cada una de ellas es el resultado de algunos procesos del denominado *ciclo petrológico* (fig. 1.2) propuesto por James Hutton, quien documentó observaciones en el campo de la geología que llevaron a proponerlo, tras su muerte, como el padre de esta disciplina. En este ciclo las rocas sedimentarias se originan principalmente a nivel de la superficie de la corteza terrestre, a partir del desgaste (hipergénesis) de otras rocas, el posterior transporte y sedimentación (sedimentogénesis) de los productos de dicho desgaste y la acción de procesos físicos y químicos sobre estos productos acumulados (diagénesis). En estos procesos suelen intervenir factores biológicos: organismos y sus cadáveres, sus partes o trazas de actividad vital que quedan en los sedimentos que luego se transformarán en roca. Cuando el proceso de formación de roca sedimentaria culmina, dichos elementos de origen biológico pueden llegar a preservarse como fósiles.

La rocas ígneas y metamórficas tienen su origen en sectores más profundos de la corteza terrestre, por tanto, se ven sometidas a gran calor y presión que hacen que sus minerales cristalicen o recristalicen, de ahí el nombre de *rocas cristalinas*, con el que comúnmente se denominan. Suelen tener mayor dureza que las rocas sedimentarias y por sus señaladas

condiciones extremas de génesis es muy improbable que puedan contener fósiles. Entre las rocas ígneas más conocidas están los granitos —que resultan de la consolidación del magma a nivel profundo— y los basaltos, en donde dicho magma se solidifica rápidamente en superficie. Entre las rocas metamórficas se pueden citar, como ejemplo, los mármoles, que surgen de rocas calizas sometidas a presión y calor en la profundidad de la corteza.



Como se expresó más arriba, gran parte de las rocas sedimentarias están formadas por el producto de la desintegración de otras rocas (fig. 1.3). Los fragmentos (clastos) que resultan de este fenómeno se tienden a acumular en las depresiones de la superficie terrestre (cuencas sedimentarias). Luego de esta acumulación sobrevienen procesos de compactación y cementación —entre otros probables— que llevan a la formación definitiva de las rocas sedimentarias a partir de los clastos transportados y acumulados en una determinada cuenca. Dichos procesos se denominan *diagénesis* (fig. 1.3) y dan origen a las rocas sedimentarias clásticas. Los procesos diagenéticos afectan también a los restos orgánicos o cualquier otra evidencia de vida que contengan los sedimentos, por eso también

se habla de una diagénesis de los fósiles. Es en esta etapa que se dan los principales procesos de fosilización, algunos de los cuales se comentaron más arriba: disolución, sustitución mineral, recristalización, etc. (cap. 3). Este tipo de rocas sedimentarias suelen clasificarse por el tamaño del clasto que las compone: los conglomerados son las que están constituidas por clastos predominantemente grandes, del tamaño de un guijarro o más; las areniscas son aquellas compuestas preferentemente por arena, clastos de tamaño mediano; las limolitas están formadas por partículas finas (limo), aunque perceptibles al tacto; mientras que las arcillitas resultan del acúmulo de pequeñísimos granos de arcilla, los clastos más diminutos. Por lo general, las rocas sedimentarias clásticas resultan de una mezcla de diferentes porcentajes de todos o algunos de estos elementos.

Existen otros tipos de rocas sedimentarias de acuerdo con su origen, las llamadas *no clásticas*. Algunas de ellas se forman por precipitación de sustancias químicas que alguna vez estuvieron disueltas en agua. Tal es el caso de rocas compuestas por carbonatos, como calizas y dolomías. Otras veces se originan por el casi exclusivo acúmulo de fósiles, como el carbón (restos vegetales), las diatomitas y radiolaritas (fósiles microscópicos) y las coquinas o lumaquelas (esqueletos de moluscos), entre otras.

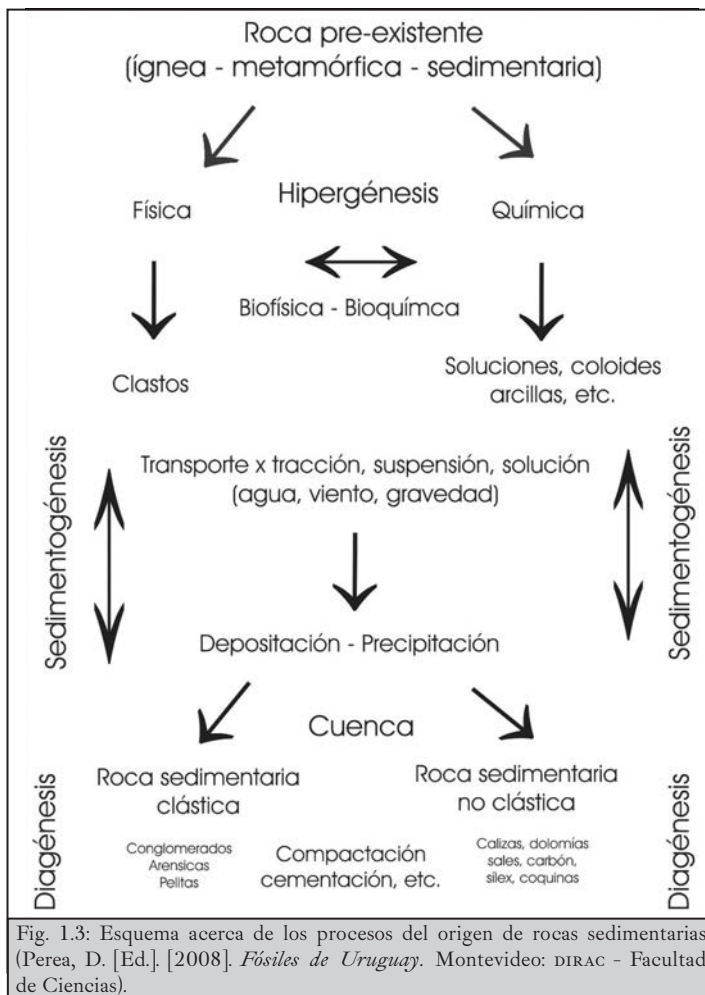


Fig. 1.3: Esquema acerca de los procesos del origen de rocas sedimentarias (Perea, D. [Ed.]. [2008]. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias).

## Preguntas

1. ¿Qué es un fósil?
2. ¿Qué es la paleontología? Mencionar dos ciencias con las que esta disciplina tenga estrechas relaciones.
3. ¿Qué expresa el principio del actualismo?
4. ¿Cuáles son los tres grandes dominios en que se dividen los seres vivos?
5. Describir brevemente el ciclo petrológico. ¿En qué momento de este se ubicarían los fósiles? Fundamentar la respuesta.
6. Mencionar tres ramas tradicionales de la paleontología. ¿Qué estudia cada una de ellas?





# Fósiles e historia de la vida en la Tierra: estratigrafía, sucesión de eventos, cuadro geocronológico y tabla cronoestratigráfica internacional

Aquí se explican y ejemplifican la importancia y el papel de los fósiles en tanto indicadores cronológicos y ambientales y su incidencia en la división de las etapas de la historia de la Tierra. Esto dio origen a un útil instrumento para geólogos y paleontólogos: la tabla estratigráfica y geocronológica.

Como se vio en el capítulo anterior, los fósiles nos *cuentan* de la vida a través del tiempo, pero ¿cuál es el tiempo que debemos manejar? ¿Cuál es la escala cronológica más adecuada para enmarcar los sucesos que se dieron en la larga historia de la Tierra?

Antes y durante las primeras observaciones rigurosas de las rocas de la corteza terrestre y sus fósiles, la antigüedad de la Tierra se fundamentaba fuertemente en concepciones bíblicas, calculándose para ella una edad poco menor a los 6000 años.

Hoy día se acepta que la Tierra tiene unos 4600 millones de años. El avance científico en materia de rocas y fósiles en los últimos decenios, sumado al descubrimiento de la radiactividad, ha permitido calcular con bastante precisión la antigüedad de los diferentes eventos que han pautado la historia del planeta.

## La estratigrafía y la sucesión de eventos terráqueos

Un cuadro geocronológico esquemático—con el agregado de información paleontológica y geográfica (fig. 2.1)— nos sintetiza un conjunto de fenómenos que afectaron a la Tierra y a los seres que habitaron sobre su faz. En este las divisiones no son arbitrarias, sino que, como veremos a continuación, responden a procesos notables que se deducen a partir de las rocas y los fósiles.

Como las primeras observaciones geológico-paleontológicas bien documentadas se efectuaron en Europa, este cuadro está delineado en sus términos generales por los registros de la corteza terrestre en ese continente. Se considera a Steno (ver cap. 1) como un precursor en este tipo de observaciones; él es quien establece una serie de principios que rigen hasta el presente (cuadro 2.1).

Posteriormente, a mediados del siglo XVIII, Giovanni Arduino (1714-1795) organizó la secuencia de estratos de rocas europeas bajo un esquema primario que en sus grandes rasgos se mantiene en la actualidad, nominando a los principales grupos dentro de las edades Primaria (la más antigua), Secundaria y Terciaria (la más reciente), sin considerar el aspecto u origen de las rocas como un criterio de antigüedad. A partir de esta propuesta inicial surgen posteriores modificaciones y adiciones que configuran la tabla moderna.

A mediados del siglo XVII, Nicolás Steno formula estos tres principios que aún tienen vigencia

- 1) **Superposición:** en una sucesión de estratos no deformados; el más antiguo yace en la base; mientras que los más modernos se disponen sucesivamente hacia arriba. Este principio constituye la base de la datación relativa de los estratos y sus fósiles.
- 2) **Horizontalidad original:** debido a que las partículas sedimentarias se asientan desde fluidos bajo influencia gravitacional; la principal estratificación es originalmente horizontal.
- 3) **Continuidad lateral:** los estratos originalmente se extienden en todas direcciones hasta que se afinan a cero o terminan hacia los bordes de su área original o cuenca de depositación.

Cuadro 2.1: Principios de Steno.

A principios del siglo XIX, el francés Jules Desnoyers (1800-1887) reconoce una subdivisión más reciente: el Cuaternario (Q). El término *Terciario* (T) (fig. 2.1), aunque hoy día formalmente no se reconoce, tiene un uso extendido en la literatura geológica y paleontológica, por lo que se lo sigue utilizando en esta obra por razones de practicidad.

Los trabajos sucesivos de grandes geólogos y paleontólogos europeos como el escocés Charles Lyell (1797-1875), entre otros, permitieron subdividir y volver a denominar las antiguas divisiones geocronológicas llegando a la propuesta que predomina actualmente, en cuyos nombres abundan etimologías basadas en accidentes geográficos o hechos históricos del viejo continente, o en características de las mismas rocas (fig. 2.1). Por ejemplo: *Cámbrico* viene de Cambria, el nombre romano de Gales; *Ordovícico* y *Silúrico* de ordovicos y siluros (tribus galesas prerromanas). El nombre *Carbonífero* se debe a rocas inglesas de ese período que se caracterizan por ser productoras de carbón.

Hasta el descubrimiento de la radiactividad y el estudio en profundidad de algunas propiedades físicas particulares como la termoluminiscencia, no existía un *reloj* que nos permitiese medir el tiempo absoluto transcurrido desde el origen de la Tierra hasta nuestros días.

Los principales lineamientos de la tabla geocronológica se rigieron al principio por un tiempo relativo, aquel que surge de la sucesión de eventos que representan las rocas y sus fósiles. A partir del estudio de los isótopos radiactivos y otros métodos de datación absoluta fue posible calibrar dicha tabla agregando el número muy aproximado de años para cada división (fig. 2.1). El cálculo de la antigüedad de rocas y fósiles tomando en cuenta la radiactividad se basa en el tiempo de semidesintegración (o vida media) de los elementos o isótopos radiactivos. Si se conoce la cantidad de elemento original y la tasa de desintegración para transformarse en el producto, es posible calcular durante cuánto tiempo ha persistido el proceso. La tasa de desintegración es diferente según el elemento, pero constante para cada uno de ellos y no es afectada por fenómenos externos.

Se supone que la mayoría de las evidencias que dejaron en la corteza terrestre los diferentes procesos (físicos, químicos, biológicos) que la afectaron quedaron registradas como testimonio del tiempo pasado. En particular, los fenómenos catastróficos globales

que provocaron grandes caídas de la diversidad biológica (extinciones masivas) han dejado su huella bien marcada en varios límites del cuadro geocronológico (fig. 2.1). Pero resulta claro, sin embargo, que es muy improbable que todos los fenómenos hayan sido registrados. Es así como del tiempo real transcurrido solo se conocen ciertas evidencias relativas en las rocas y en los fósiles; existen muchas veces amplias *lagunas* que evidencian la ausencia de información geológica y paleontológica. Entonces son comunes los hiatos, en donde se infiere —por la brusca interrupción del registro de las rocas y sus fósiles— que transcurrió el tiempo, aunque no haya quedado plasmada su marca (fig. 2.2).

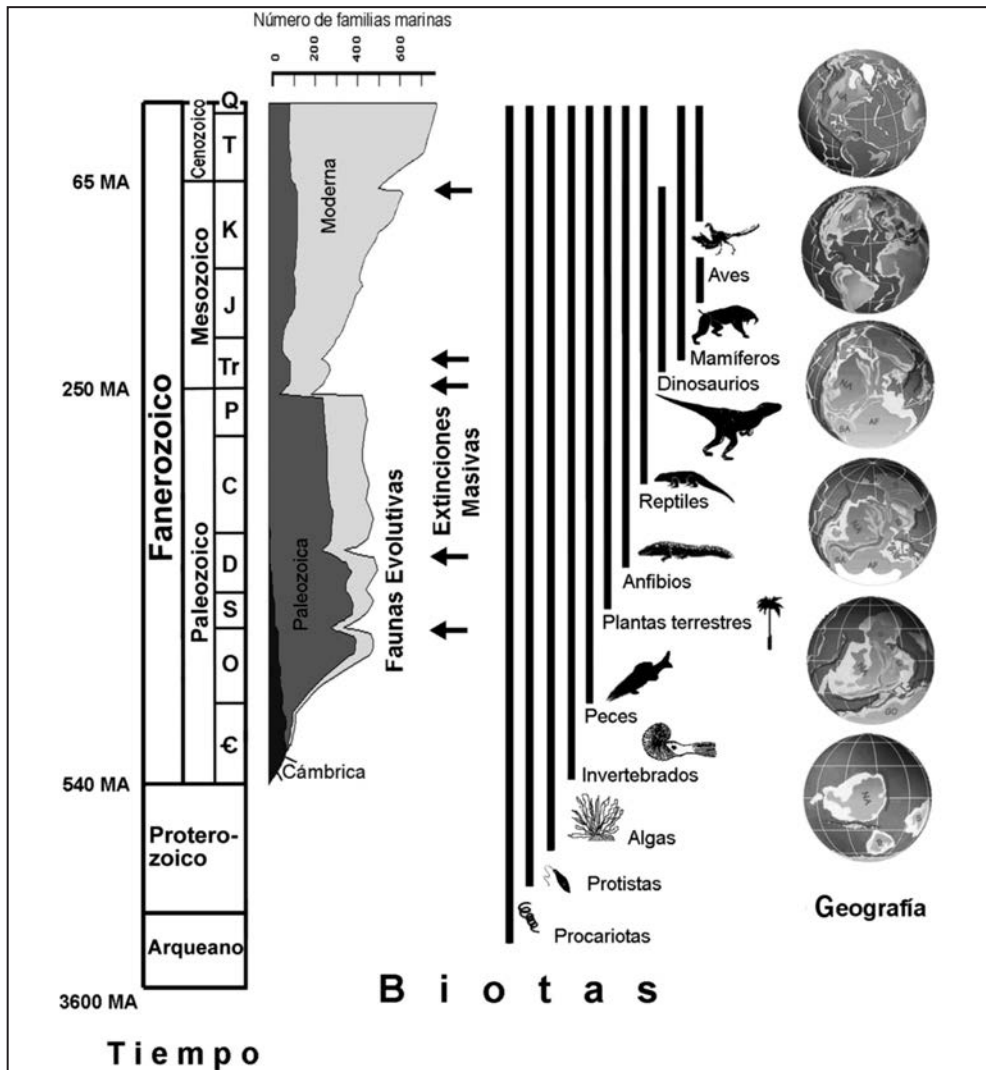


Figura 2.1: Cuadro geocronológico informal esquemático. Se representan los principales cambios biológicos y geológicos registrados en la corteza terrestre a partir de fósiles y rocas. Se presenta también la curva de faunas evolutivas ideada por John Sepkoski, en la que se observan las abruptas caídas de diversidad (extinciones masivas) basadas en datos de fauna marina.

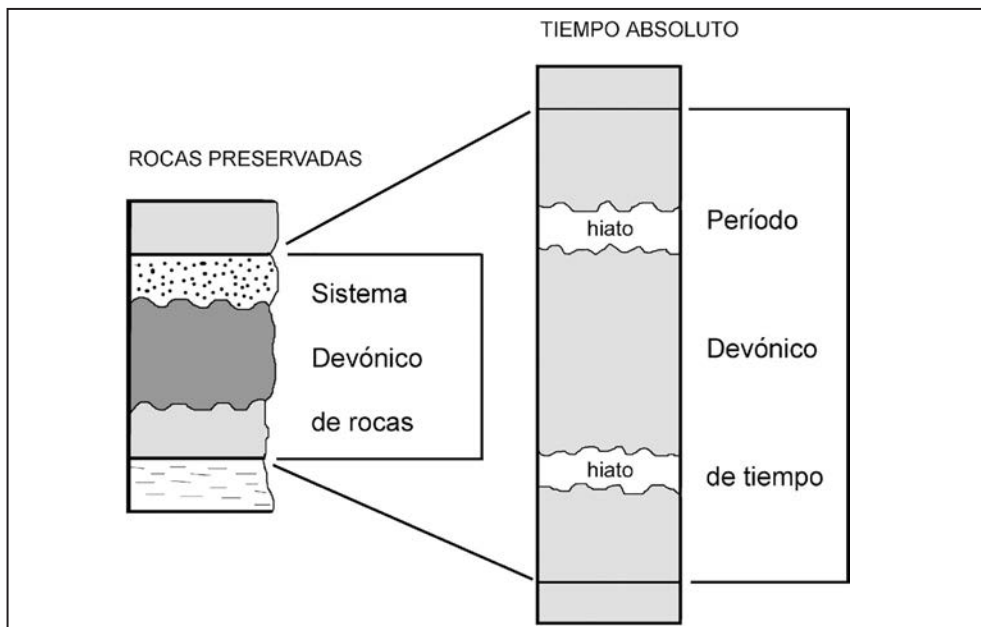
Ar: Arcaico; C: Carbonífero; C: Cámbrico; D: Devónico; J: Jurásico; K: Cretácico; O: Ordovícico; P: Pérmico; Pr: Proterozoico; Q: Cuaternario; S: Silúrico; T: Terciario; Tr: Triásico; MA: millones de años (Perea, D. [Ed.]. [2008]. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias).

La estratigrafía —del latín *stratum* ‘estrato’ o ‘capa’— es una disciplina geológica estrechamente vinculada a la paleontología que estudia la forma, disposición y relaciones temporales de las capas de roca que forman la corteza terrestre. Los procesos que dan lugar a la acumulación de dichas rocas son fenómenos complejos que se suceden a través del tiempo. Es así como la estratigrafía, al estudiar dichos procesos, funciona como una suerte de reloj de arena que mide el paso del tiempo geológico pautado por la acumulación de las sucesivas capas sedimentarias. Tal como un verdadero reloj de arena —a otra escala— lo mide por lo que dura el depósito de sus miles de diminutos granos.

La cronoestratigrafía —del griego *χρόνος* (khrónos ‘tiempo’)— estudia la sucesión de las capas de rocas de la corteza terrestre (y sus fósiles) a través del tiempo. Recíprocamente, las cronologías sucesivas de estas capas se han basado en su antigüedad relativa (cuadro 2.1), deducida fundamentalmente de sus fósiles.

Es así como la bioestratigrafía —del griego *βίος* (bíos ‘vida’)— estudia la distribución de los fósiles en las rocas y permite, muchas veces, poder asignar una edad a estas últimas basándose en aquellos, tomando en cuenta el grado evolutivo de los conjuntos fosilíferos. Aquellos yacimientos paleontológicos que representan comunidades de seres más antiguos y están dispuestos en los estratos más bajos suelen representar, a grandes rasgos, una diversidad y complejidad menor que los más modernos que se disponen por encima, constituyendo una sucesión biótica.

Basados en el avance de la estratigrafía, hoy en día geólogos y paleontólogos se guían por una tabla cronoestratigráfica internacional (*International Chronostratigraphic Chart*), que se actualiza permanentemente y no solo contiene la información geocronológica en millones de años, sino también las principales divisiones en la sucesión de rocas estratificadas de todo el mundo.



**Figura 2.2:** Las rocas estratificadas no representan todo el tiempo transcurrido, sino que existen hiatos en donde no hubo depósito, aunque sí transcurrió el tiempo (Perea, D. [Ed.]. [2008]. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias).

Los conjuntos de organismos que han poblado la Tierra han variado a través del tiempo; es posible entonces percibir el grado evolutivo en las diferentes asociaciones fosilíferas de las capas sucesivas de la corteza terrestre. Así, es factible diferenciar claramente las características de la vida primigenia de aquellos organismos más cercanos a nuestros días, con toda una gama de estados intermedios entre ambos extremos. La excepción a esta norma es un reducido número de organismos que han persistido sin cambios durante muchísimo tiempo; algunos de ellos incluso llegan hasta la actualidad. A manera de ejemplo de estos verdaderos *fósiles vivientes* podemos mencionar entre los vegetales al ginkgo, único representante viviente de un grupo de plantas muy comunes en el Mesozoico; entre los invertebrados, al molusco cefalópodo *nautilus* y al braquiópodo *lingula*, que existen desde el Paleozoico; y entre los vertebrados, al pez *latimeria*, único integrante actual de un grupo —los celacantos— que tuvo importante diversidad desde mediados del Paleozoico hasta mediados del Mesozoico, y al reptil *sphenodon* (tuátara), variedad de lagarto que se registra desde el Jurásico (J) y hoy día está confinado a Nueva Zelanda.

Mediante los fósiles es posible saber a qué momento de la historia geológica pertenece un conjunto de rocas y su correlación a distancia, y establecer su correspondencia y edad relativa (fig. 2.3). El método de la correlación de estratos con base en sus fósiles fue utilizado con excelentes resultados independientemente por Georges Cuvier en Francia y William Smith (1769-1839) en Inglaterra en la primera mitad del siglo XIX, para establecer los primeros mapas geológicos de esas regiones de Europa. En la actualidad, este método resulta el más importante al momento de ordenar los diferentes episodios de la historia de la Tierra (fig. 2.1).

Toda especie tiene una duración temporal o *biocrón* en la escala geocronológica. Aquellas especies que han sido más efímeras, es decir, de biocrón breve, son muy útiles para establecer correspondencias temporales acotadas entre estratos. Si además se agrega que son abundantes en el registro paleontológico y han tenido una amplia distribución geográfica, constituyen los *fósiles guía*, aquellos que permiten efectuar correlaciones de la mejor manera.

## Unidades bioestratigráficas o biozonas

Para poder manejar mejor la información cronológica que aportan los fósiles, resulta útil la definición de unidades operativas que permitan el ordenamiento y la comparación de los estratos con base en sus fósiles. Estas son las unidades bioestratigráficas o biozonas, es decir, conjuntos de rocas estratificadas definidas por la ocurrencia de una asociación fosilífera determinada, entre las que se suele elegir un taxón, por lo general aquel que es abundante y acotado en su biocrón, para darle el nombre (p. ej.: biozona de *Priohyodus arambourgi*, una unidad que caracteriza un conjunto de rocas estratificadas que hoy día se encuentran en parte de Sudamérica y norte de África).

Existen diferentes tipos de biozonas; son formales o informales según sean reconocidas por códigos estratigráficos internacionales o no. También varían en cuanto a su definición y alcances, pueden tener límites bien establecidos o no en la distribución de su volumen. Los límites más importantes a los efectos de establecer un tiempo determinado en la historia de la Tierra se observan en las rocas estratificadas y se denominan *biohorizontes*. Para una biozona dada existen dos biohorizontes: el inferior (biohorizonte de primera aparición, BPA) y el superior (biohorizonte de última presencia, BUP). Ambos marcan líneas de tiempo

relativo o cronohorizontes que a su vez delimitan conjuntos de roca estratificados entre esos límites (divisiones cronoestratigráficas o cronozonas, fig. 2. 4).

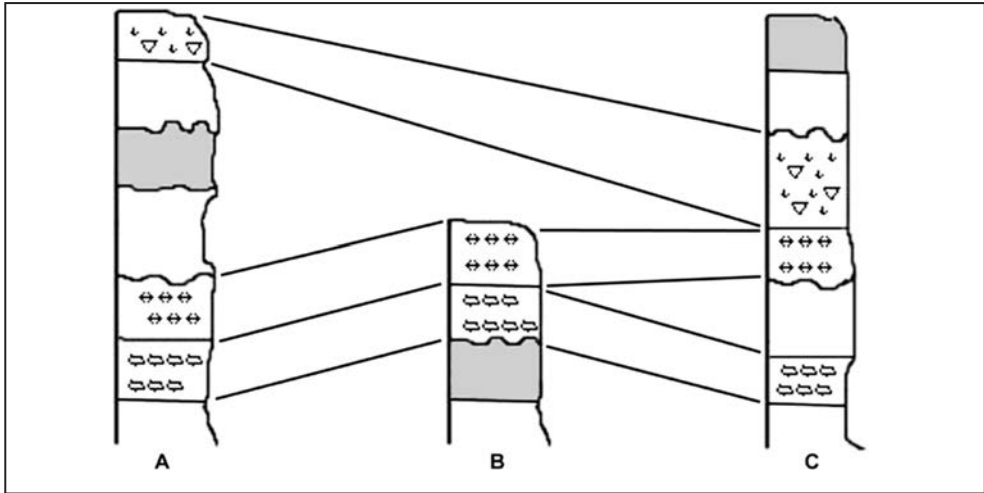


Figura 2.3: Correlación de estratos. Las columnas A, B y C representan cortes esquemáticos de rocas estratificadas ubicadas a gran distancia una de otra. Los fósiles (símbolos en la figura) permiten establecer la correspondencia (correlación) entre esos diferentes estratos e inferir su edad relativa. (Perea, D. [Ed.]. [2008]. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias).

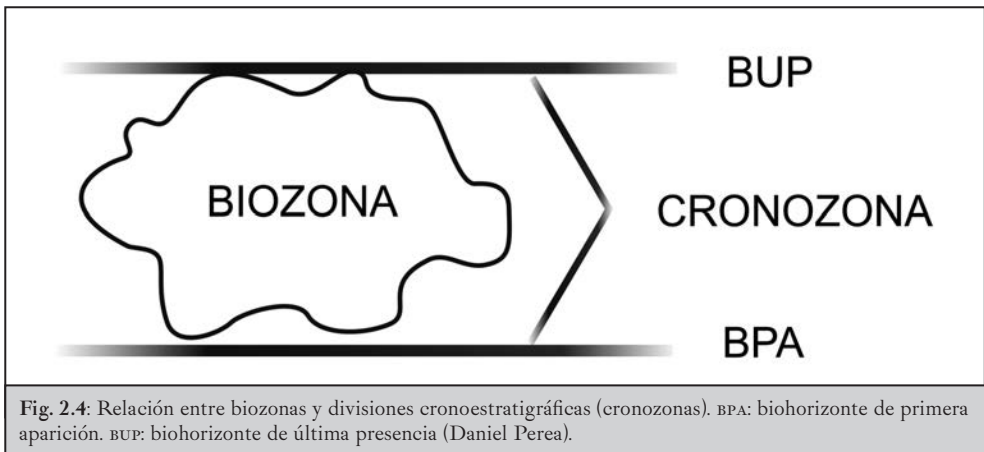


Fig. 2.4: Relación entre biozonas y divisiones cronoestratigráficas (cronozonas). BPA: biohorizonte de primera aparición. BUP: biohorizonte de última presencia (Daniel Perea).

Entre los tipos de biozonas, las que suelen tener mayor usanza son las biozonas de asociación o cenozonas, formales y definidas por un conjunto de taxones y nominadas por dos o más de ellos. Por lo general resultan una primera aproximación bioestratigráfica, ya que no es necesario definir límites extremadamente precisos para ellas.

Sin embargo, a veces los fósiles nos pueden *engañar* en cuanto a su condición de indicadores cronológicos. Esto sucede cuando están retrabajados, es decir, cuando han sido erosionados de rocas más antiguas y redepositados en rocas más modernas, por lo que dan una antigüedad mayor de la real a las rocas en las que están incluidos.

Lo contrario sucede con los fósiles colados, aquellos restos más modernos que por

algún mecanismo (agujeros, grietas, cuevas, etc.) quedan *atrapados* dentro de rocas más antiguas, *rejuveneciéndolas* consecuentemente.

## Fósiles de facies

Otras veces los fósiles son buenos indicadores de las condiciones ambientales y ecológicas que se infieren para una determinada capa sedimentaria. Estos se denominan *fósiles de facies*, justamente por identificar claramente una facies: aquella porción de sedimento que indica características medioambientales particulares. En general los buenos fósiles guía no son indicadores de condiciones ambientales, ni los fósiles de facies lo son de un momento de tiempo geológicamente breve (fig. 2.5).

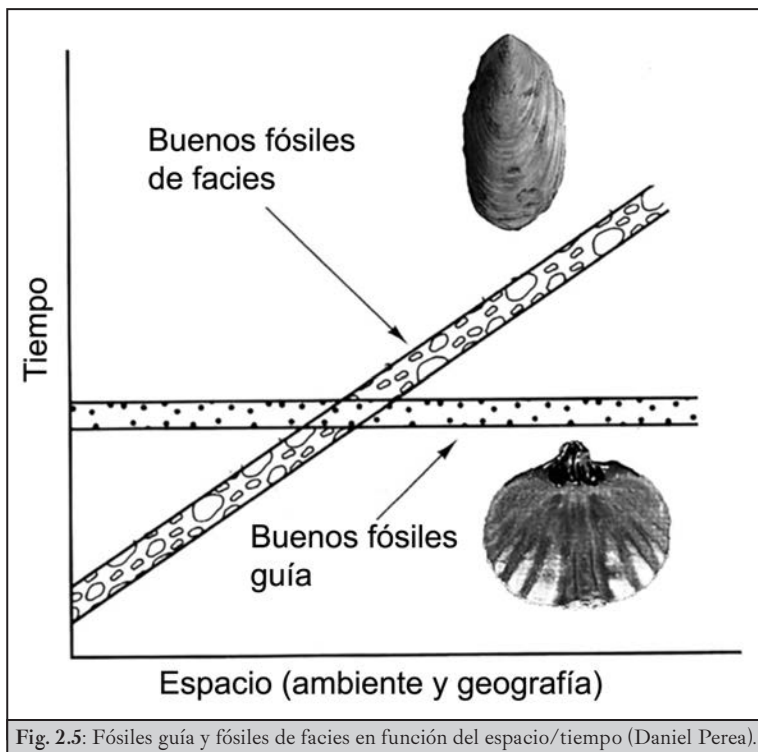


Fig. 2.5: Fósiles guía y fósiles de facies en función del espacio/tiempo (Daniel Perea).

## Preguntas

1. Mencionar cuatro grandes divisiones del tiempo geológico. ¿En qué continente se basaron estas divisiones? ¿Por qué?
2. ¿Qué expresa el principio de la superposición formulado por Steno?
3. ¿Cómo definirías la bioestratigrafía?
4. Explicar lo más brevemente posible los siguientes términos: fósil guía; biozona; fósil de facies.



# Tafonomía: la pérdida de información en el registro paleontológico

## Procesos *post mortem*

## Origen de los yacimientos fosilíferos

## Formas de presentación de los fósiles

La tafonomía —del griego *τάφος* (tafos ‘tumba’) y *νόμος* (nomos ‘ley’)— es el estudio de los procesos que ocurren luego de la muerte de los organismos y que determinan la preservación de sus restos como fósiles. El término fue utilizado por primera vez en 1940 por el geólogo, paleontólogo y escritor ruso Iván A. Yefrémov (1908-1972), quien fue el primero en desarrollar en profundidad estudios tafonómicos. El análisis detallado de los conjuntos de fósiles o yacimientos fosilíferos incluidos en las rocas sedimentarias ha tenido un gran desarrollo en las últimas décadas. Una gran parte de los fósiles provienen de fenómenos *post mortem*, pero hay un conjunto importante de información paleontológica que registra evidencias dejadas por los organismos en vida. Este último tipo de fósiles —los icnofósiles— son estudiados por otra disciplina, también de importante desarrollo en la actualidad, denominada *paleoicnología* (cap. 4).

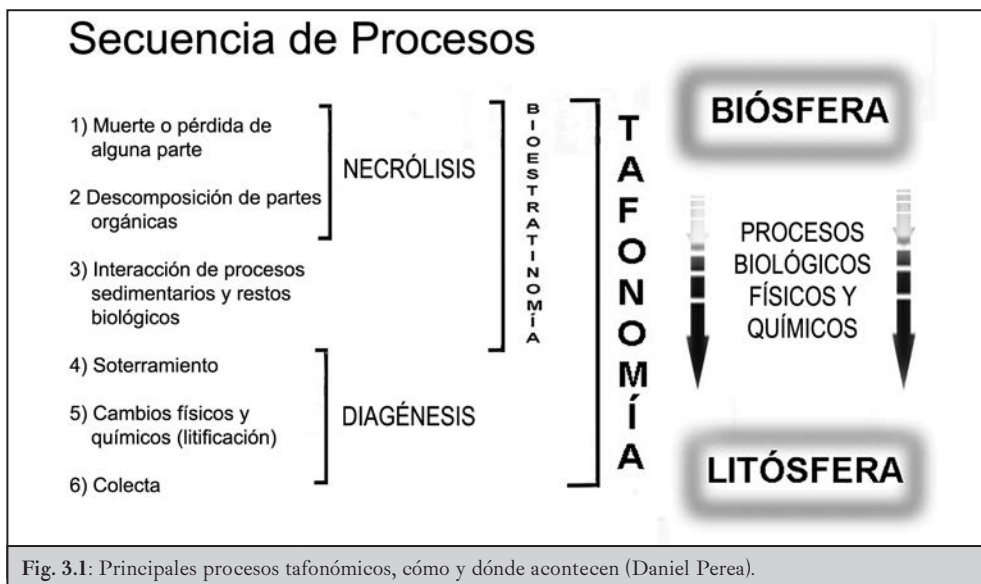
El estudio tafonómico es algo así como la reconstrucción de fenómenos biológicos (aunque también químicos y físicos) del pasado a través de los elementos que quedaron fosilizados. Se podría decir entonces que el tafónomo realiza un trabajo análogo al que efectúa un detective o un forense al determinar las causas de un crimen.

Los estudios tafonómicos son relevantes para estudios paleoecológicos (cap. 5) ya que el análisis pormenorizado de los yacimientos fosilíferos permite reconstruir las características de los ambientes en que se depositaron las evidencias biológicas y las probables relaciones entre los organismos que constituían los antiguos ecosistemas.

Luego de la muerte o pérdida de alguna parte de un organismo, sus restos suelen ser sometidos a una serie de procesos que ocurren primero en la biósfera, aquella capa de la Tierra que contiene la vida. Estos procesos incluyen la descomposición de las partes blandas, el transporte y la acumulación de partes esqueléticas. Este conjunto de procesos, es decir, la putrefacción (o necrólisis), la desarticulación, la fragmentación y el desgaste (abrasión) pueden darse total o parcialmente (p. ej. puede no existir el transporte, entonces se dice que los fósiles están *in situ* [del latín ‘en su sitio’]) y sus determinantes son un conjunto de agentes físicos, químicos y biológicos en permanente interacción. La bioerosión constituye otro fenómeno que modifica las partes duras de los organismos provocando marcas, canales, orificios, etc. a través de la acción de otros organismos. En la necrólisis,

la bioerosión, la desarticulación y la fragmentación, tiene especial preponderancia la acción de otros organismos; mientras que en el transporte, desgaste y acumulación, juegan un papel importante fenómenos de otra índole como las corrientes de agua, el viento o procesos químicos de disolución. Esta serie de etapas que forman parte de los fenómenos tafonómicos que se dan en la biósfera constituyen la bioestratinomía.

Luego sobreviene el sepultamiento definitivo, que puede ser *autóctono* cuando los restos se sepultan en el mismo ambiente donde vivieron, *parautóctono* cuando lo hacen en otro vinculado al de su hábitat original y *alóctono* cuando quedan soterrados en un ambiente completamente alejado de donde vivieron, aunque es común que el soterramiento definitivo se componga de restos de diferentes orígenes. Cuando el soterramiento es definitivo, supone el ingreso de los restos en proceso de fosilización a la capa rocosa superficial del planeta (litósfera), donde sobrevienen los fenómenos de la diagénesis. Estos son los cambios que experimentan los depósitos sedimentarios antes de convertirse en rocas, que comúnmente incluyen cementación, recristalización, reemplazo, disolución y compactación (fig. 3.1). Dichos procesos —frecuentemente de larga duración— afectan naturalmente a los elementos de origen orgánico contenidos en los sedimentos y constituyen los principales *modeladores* de los fósiles.



Como se expresó más arriba, no todos los cadáveres y sus restos se ven sometidos a los mismos procesos. Sin embargo, hay una serie de etapas que normalmente se dan en la mayor parte de los casos antes de formarse un yacimiento fosilífero. Estas se pueden dividir en dos grandes fases según la capa terrestre donde ocurran: primero, la que sucede en la biósfera; luego, sobreviene el soterramiento definitivo y comienzan a darse otros procesos muy diferentes en la litósfera. Otras tres etapas pueden considerarse teniendo en cuenta los procesos y sus consecuencias: descomposición de las partes blandas; transporte y ruptura de tejidos duros; sepultamiento definitivo y modificación de partes duras.

También resulta muy importante la región de la superficie terrestre donde operan los procesos tafonómicos. Es sabido que los ambientes marinos tienen una elevada tasa de

sedimentación y alta salinidad, por ende, en estos resultan más frecuentes los fenómenos que preservan restos orgánicos a través del tiempo.

## Bioestratinomía

Muchas cosas pueden suceder en la capa de la Tierra que contiene la vida antes de que los restos de un ser vivo se sepulten definitivamente. Estos procesos tienden a ser altamente destructivos y casi siempre resultan en pérdida de información para el registro fósil, de tal suerte que debido a ellos un gran porcentaje de dichos restos nunca llega a sepultarse. Cuanto menor sea el sometimiento a los avatares de la bioestratinomía y cuanto más rápido sea el soterramiento, mayor será la probabilidad de encontrar fósiles en buen estado de conservación (fig. 3.2). Un ejemplo extremo de esto lo constituyen las asociaciones de fósiles bentónicos que resultan del súbito soterramiento por avalanchas en el fondo del mar, donde mueren en posición de vida; también los mamuts, elefantes lanudos que vivieron en el ártico hasta fines del Pleistoceno, cuyos restos se hallan fosilizados en hielo por haber quedado rápidamente sepultados en suelos que permanecieron congelados en Siberia y Alaska. Estos restos presentan un estado de conservación excepcional, sus estructuras anatómicas se preservan muy completas. Algo similar en cuanto a calidad de preservación se observa en comunidades de fondos marinos que son rápidamente sepultadas por avalanchas de sedimento (fig. 3.3).

En los procesos bioestratinómicos tiene principal importancia el transporte, en el que interactúan los restos con diferentes agentes (biológicos, físicos y químicos).

Son conjuntos de seres vivos —en general microorganismos— los que primero comienzan a descomponer los cadáveres (necrólisis). Esto se da antes y durante el transporte o inclusive hasta después del soterramiento, en ciertos casos donde este es relativamente rápido. La necrólisis puede comenzar por depredación o consumo de carroña en que actúan carnívoros o alimentación por parte de herbívoros, pero tiene especial importancia en estos procesos la acción de organismos responsables de la degradación o putrefacción de la materia orgánica. Entre estos se deben mencionar las bacterias y los hongos, pero también existen ciertos animales —principalmente larvas y adultos de algunos insectos en ambientes terrestres y varios animales en los fondos acuáticos— que se encargan de consumir la sustancia orgánica en descomposición.

Para que se generen fósiles no necesariamente el organismo debe morir, ya que un individuo puede desprenderse de partes y ser estas las que mueren, permaneciendo vivo el portador (p. ej. hojas, frutos y semillas de una planta, segmentos de apéndices de algunos animales, entre otros). Por otro lado, los icnofósiles constituyen evidencia de que la muerte no siempre es requisito para la generación de fósiles, dado que estos rastros se originan mientras el organismo vive.

El factor biológico incide también en el transporte; a modo de ejemplo podemos mencionar animales que llevan un cadáver a otro lugar diferente de donde este murió (p. ej. cuevas) o que trasladan semillas, frutos u otros restos biológicos más o menos duros en su intestino o pelaje. La depredación y el consumo de carroña suelen desarticular y fragmentar las piezas duras de los esqueletos, así como el pisoteo. Este último también favorece el soterramiento.

Entre los agentes principales de transporte están el agua —bajo estado líquido o de hielo— y el viento.

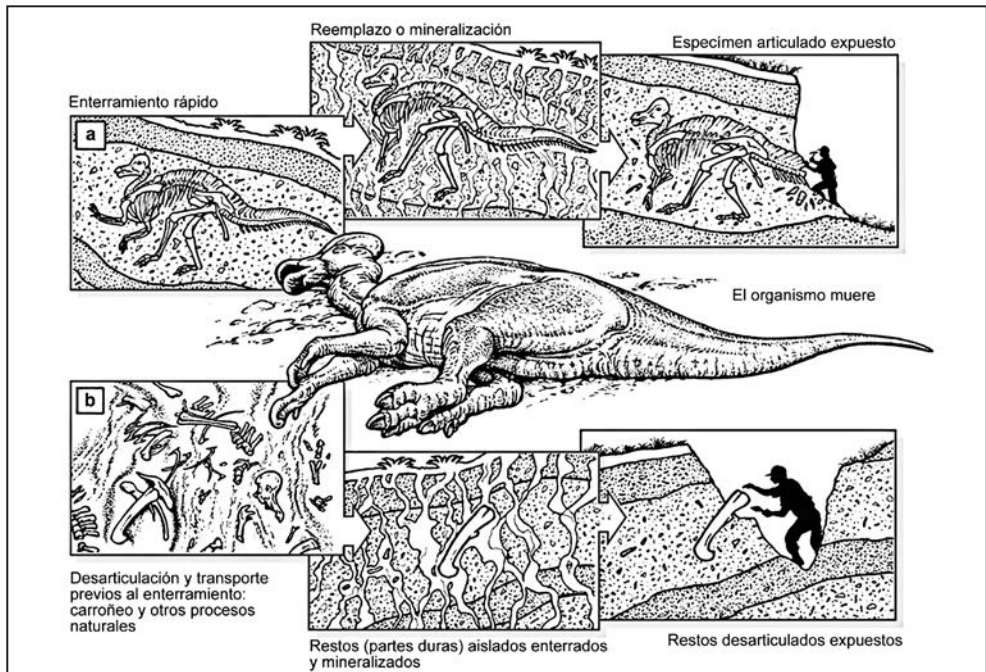


Fig. 3.2: Cuando el soterramiento ocurre con escaso o nulo transporte, mayor es la probabilidad de conservación de los restos pasibles de fosilizar. Entre las últimas dos etapas que se esquematizan, el tiempo transcurrido suele ser muy largo (tomado y adaptado de Fastovsky, D. E., & Weishampel, D. B. [2009]. *Dinosaurs: a concise natural history*. Nueva York: Cambridge University Press).

Según la energía que ejerzan las olas o las corrientes en los diferentes ambientes sedimentarios subacuáticos y el tiempo en que estén interactuando los restos con los sedimentos, serán las consecuencias que se observen en estos restos. Por lo general, a mayor energía y tiempo de interacción, mayor pérdida de información respecto del organismo original y menos probabilidades de ingresar a la litósfera y, por tanto, al registro fósil (por ejemplo, en la zona donde rompen las olas en las playas). En los fenómenos de transporte por agua líquida las piezas esqueléticas se pueden desarticular, fragmentar, desgastar por la abrasión que ejercen los sedimentos e inclusive corroerse o disolverse por la acción del agua y sus solutos.

Cuando hay transporte sin interacción con agentes sedimentarios, este puede ser prolongado y la distancia recorrida por los restos muy extensa sin haber procesos de mayor desarticulación, fragmentación o abrasión, por lo que los cadáveres en cuestión pueden conservarse muy bien a una distancia muy lejana de donde murieron. Es ese el caso del transporte por flotación en el medio acuático, que se puede dar en seres acuáticos o terrestres cuyo cuerpo inerte va a dar por algún motivo a dicho medio. Así entonces puede darse el caso de preservación de animales terrestres en sedimentos de origen marino. Puede suceder lo mismo con fragmentos livianos transportados por el viento en largas distancias como hojas, granos de polen y esporas. El proceso de transporte incide mucho en la selección de restos previo al sepultamiento, que está en función de las características de los restos, tamaño, densidad, etc. Por ejemplo, en el transporte fluvial se tienden a sepultar en el área de origen los elementos más densos (o pesados) y alejados de él los menos densos (o livianos). Se genera así un proceso de selección.

Curiosamente muchas veces puede haber un gran deterioro de restos sin que estos sean transportados, al interactuar con sedimentos en trampas naturales como huecos en las rocas de un lecho fluvial.

El agua en estado sólido (glaciares) transporta —con su lento movimiento— los objetos más pesados.

## Soterramiento o sepultamiento

El conjunto de cadáveres sin enterrar que se encuentran en un área determinada suele denominarse *tanatocenosis* (del griego *θάνατος* ‘muerte’, *κοινός* ‘común’). Este acúmulo puede reflejar en parte a la comunidad original o biocenosis (del griego *βίος* ‘vida’, *κοινός* ‘común’), pero puede contener también elementos de otras comunidades, presentes o pasadas. Es decir que una tanatocenosis puede albergar elementos de diferentes momentos y el tiempo promedio o edad que estén reflejando dichos componentes puede ser más o menos elevado. Cuando los componentes de una tanatocenosis ingresan definitivamente a la litósfera (soterramiento), su conjunto de restos recibe el nombre de *tafocenosis* (*τάφος* ‘tumba’, *κοινός* ‘común’). Una tafocenosis tiende a mantener el tiempo promedio de la tanatocenosis y suele estar posteriormente sometida a los procesos drásticos y por lo común de larga duración que dan origen a las rocas sedimentarias (diagénesis, ver cap. 1). Dichos procesos generalmente modifican y destruyen a los restos de tal manera que, cuando la roca se forma, muestra un conjunto de fósiles (yacimiento fosilífero u oritocenosis, del griego *ὄρυκτός*, *oruktós* ‘excavar’, ‘mineral’, usado también como ‘fósil’) que representa solo una parte mínima de las comunidades originales. Se puede decir con propiedad que, a partir de las tanatocenosis y su soterramiento definitivo (tafocenosis) hasta el descubrimiento de las oritocenosis, han ocurrido cambios que implican pérdida sucesiva de información, pero esta información perdida se puede intentar recuperar, por lo menos en parte, a partir del estudio detallado de los yacimientos fosilíferos. Así, con el análisis tafonómico minucioso se puede llegar a reconstruir no solo las tanatocenosis originales sino a veces tener una idea bastante aproximada de las biocenosis o comunidades vivientes de las que se formaron.

La disposición espacial de los conjuntos de fósiles en la roca recibe el nombre de *biofábrica* y responde a causas que se remontan al momento de su soterramiento. Cómo se señalara más arriba, cuanto más repentino sea este, mayor es la probabilidad de conservar la información de los cadáveres y sus relaciones. Existen fenómenos naturales que tienden a preservar las comunidades originales casi intactas, por ejemplo, movimientos súbitos y catastróficos de grandes volúmenes de sedimentos en ambientes acuáticos o terrestres como avalanchas, derrumbes, aludes, corrientes de turbidez y demás fenómenos, varios de ellos vinculados a vulcanismo y sismicidad. Los ejemplos más característicos e ilustrativos se ven en comunidades de fondos marinos que quedan sepultadas súbitamente y consecuentemente asfixiadas, conservando así a casi todos sus integrantes. Si los procesos diagénéticos permiten conservar estas tafocenosis, estas van a reflejar muy fidedignamente las características de las comunidades originales. En estos casos la biofábrica se asemeja mucho a la posición de vida (*in situ*) de los seres en las antiguas biocenosis y suelen permanecer *in situ* aquellos organismos que viven fijos, se desplazan sobre el fondo o son cavadores y, por ende, que viven enterrados (fig. 3.3).

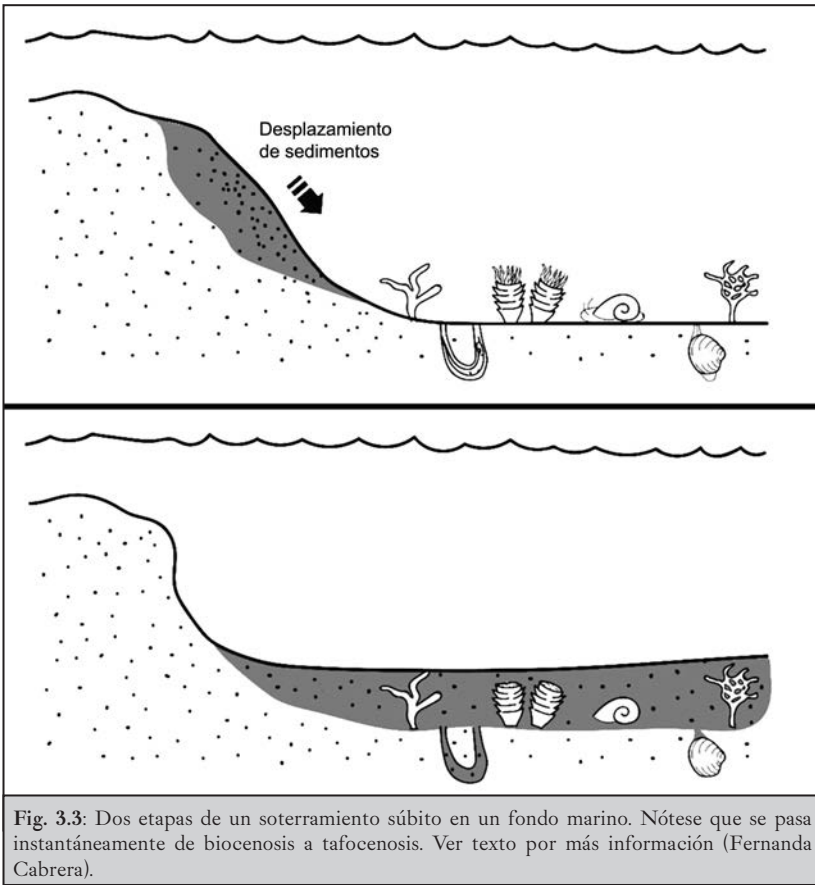


Fig. 3.3: Dos etapas de un soterramiento súbito en un fondo marino. Nótese que se pasa instantáneamente de biocenosis a tafocenosis. Ver texto por más información (Fernanda Cabrera).

Otras veces, la biofábrica refleja bien ciertos fenómenos que acontecieron durante el transporte de los restos. A modo de ejemplo, los procesos de alta energía tienden a acumularlos en forma caótica, tal como acontece en tormentas o tempestades que afectan sedimentos marinos y restos orgánicos asociados, los que yacen *desordenados*, frecuentemente desarticulados y muchas veces fragmentados.

Cuando los fósiles tienen un *ordenamiento* u orientación dentro de la roca, esto está indicando un mecanismo de transporte direccional de energía moderada previo a su soterramiento. Tal es el caso de las corrientes fluviales o marinas que tienden a orientar en posición y dirección a los diferentes restos según su forma, tamaño y densidad (fig. 3.4).

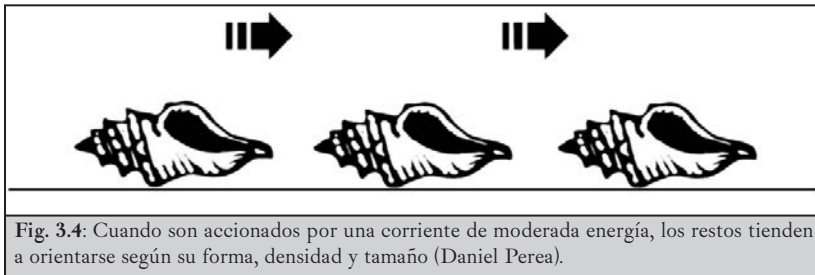


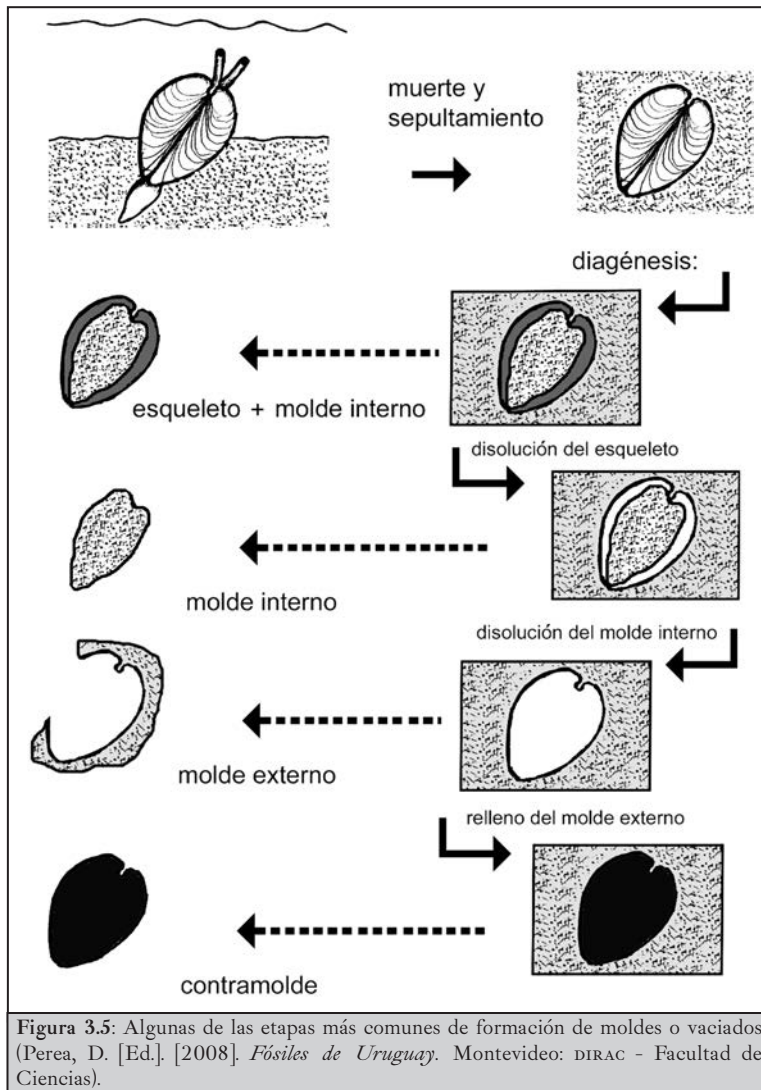
Fig. 3.4: Cuando son accionados por una corriente de moderada energía, los restos tienden a orientarse según su forma, densidad y tamaño (Daniel Perea).

## Diagénesis y formas de presentación de los fósiles

La diagénesis de los fósiles no es más que una consecuencia de la diagénesis que da origen a las rocas sedimentarias (ver cap. 1 y fig. 1.3); los mismos procesos actúan sobre los restos de origen orgánico que quedaron incluidos en estas. Los procesos diagenéticos son a veces destructivos y otras veces favorecen la conservación de los fósiles. Una vez que comienzan a depositarse capa tras capa, los sedimentos se van hundiendo paulatinamente cada vez más en la superficie de la Tierra y son sometidos a temperaturas y presiones más elevadas. Ambos factores tienden a deformar y destruir las evidencias biológicas, pero existen fenómenos vinculados a ciertos procesos químicos (geoquímica de la fosilización) que muchas veces coadyuvan a fortalecer los materiales orgánicos originales o hacen que estos sean parcial o totalmente sustituidos por otras sustancias más resistentes y estables. Existen otros fenómenos químicos, sin embargo, como la corrosión o la disolución, que pueden contribuir a la destrucción definitiva de los elementos orgánicos. El conjunto de los procesos que experimentan los materiales de origen biológico durante la diagénesis de las rocas sedimentarias se suelen denominar *procesos de fosilización* y dan como resultado los fósiles.

Los procesos de fosilización más comunes en la naturaleza son aquellos que permiten preservar partes duras o esqueléticas; por tanto, se dice que los organismos con esqueleto tienen un elevado potencial de fosilización. Dentro de las sustancias duras que constituyen los fósiles hay algunas que predominan ampliamente en el registro paleontológico, como es el caso del carbonato de calcio. Este mineral se encuentra en la naturaleza principalmente bajo dos estructuras cristalinas como aragonito y calcita. Esta última es más estable, por lo que es muy común en las rocas sedimentarias y entre los minerales fosilizantes. Secundariamente, la sílice y el fosfato de calcio aparecen con bastante frecuencia en los fósiles. También, en determinadas condiciones, el hierro puede formar parte de los fósiles bajo la forma de sulfuros (pirita) carbonatos (siderita) u óxidos (limonita). El exoesqueleto quitinoso en invertebrados como los artrópodos, en muchos casos, favorece que los individuos se preserven. Un fenómeno común durante el proceso de la diagénesis es la sustitución (epigénesis) del mineral original constituyente de los esqueletos por otro mineral, o la mineralización o petrificación de partes duras formadas por sustancias orgánicas.

Otro conjunto bastante común de fósiles lo constituyen los moldes o vaciados, los cuales son marcas en la roca o relleno de partes esqueléticas por parte de esta. Se distinguen tres principales tipos de moldes: 1) externos o impresiones; 2) internos; 3) contramoldes o moldes secundarios. Los primeros se generan al quedar la marca de la parte externa de un resto esquelético sobre el sedimento, el que luego se solidifica al petrificarse con los procesos de la diagénesis. Los segundos se originan por el relleno de cavidades esqueléticas por parte de sedimentos o minerales. Los terceros son el resultado del relleno de un molde externo por parte de sedimentos o minerales y reflejan muy bien la forma externa original del esqueleto (fig. 3.5).



Las concreciones son estructuras esféricas, ovoides y discoidales, bastante comunes en las rocas sedimentarias. Se forman normalmente por precipitación de calcita o siderita y muchas veces engloban fósiles en su interior. Una causa frecuente de formación de estas estructuras la constituyen los procesos químicos asociados a la descomposición de los cadáveres que favorecen la precipitación de sustancias minerales resistentes alrededor de estos, de tal manera que forman una cobertura que impide su destrucción.

Los vegetales constituyen un capítulo aparte en cuanto a formas de preservación, ya que en estos predominan ciertas sustancias que son diferentes a las comunes entre los animales y por tanto atraviesan por otros procesos durante la diagénesis. Los fósiles macroscópicos de origen vegetal más frecuentes de hallar son las hojas y los troncos. Las hojas fosilizan bajo forma de compresiones e impresiones. Las primeras son el resultado de la pérdida de agua y demás sustancias componentes de la hoja; esta queda reducida a una tenue película carbonosa entre las capas de sedimento. Las segundas son la marca que deja la hoja sobre un sedimento fino. Muchas veces los fósiles de hojas resultan de



la combinación de compresiones con sus respectivas impresiones; la carbonización es además común en troncos vegetales. Grandes yacimientos de carbón explotados por el hombre provienen de antiguos bosques fosilizados. Otra forma común de fosilización en vegetales son los troncos petrificados, estos resultan del relleno de los poros de la madera por minerales (permineralización) que puede terminar en la sustitución total de la materia orgánica (lignina) por carbonato de calcio o sílice, se puede mantener incluso la estructura microscópica de los tejidos prácticamente intacta. En microfósiles de origen vegetal, como granos de polen y esporas, se suele dar la carbonización de sus cutículas externas.

El polen y las esporas —estructuras de reproducción de los vegetales— se preservan gracias a que en su pared poseen un componente de origen orgánico muy resistente (esporopolenina). Además de los microfósiles de origen vegetal mencionados, hay un conjunto muy importante de otros microfósiles que proviene de los esqueletos de un conjunto variado de seres acuáticos diminutos. Tal es el caso de las diatomeas y los radiolarios, de caparazón silíceo; los foraminíferos, coccolitofóridos y ostrácodos, de esqueleto calcáreo, y las acritarcas y dinoflagelados, con cutículas formadas por materia orgánica resistente.

## Preservación excepcional

La mineralización de partes blandas o muy delicadas es muy rara. Existen ejemplos en que por procesos muy rápidos se sustituyen o recubren tejidos blandos con determinados minerales, principalmente fosfatos, carbonatos o pirita. Otras veces se enlentece la putrefacción por soterramiento súbito (fig. 3.3), condiciones anóxicas o inclusión de los cadáveres dentro de ciertas matrices protectoras como resinas vegetales, brea o turba que a veces actúan como trampas naturales (fig. 3.6). La resina, a su vez, puede fosilizar y de esta manera convertirse en ámbar, el que muchas veces aloja fósiles con estructuras muy delicadas perfectamente preservadas como las alas, patas y antenas de los insectos. La brea y la turba también impiden o disminuyen mucho la actividad microbiana, por lo que se conocen fósiles muy completos y bien preservados incluidos en estas, conservan a veces tejidos blandos y abundante sustancia orgánica. Entre los restos fósiles mejor preservados se encuentran aquellos que se mantienen permanentemente congelados desde el momento de su muerte. Tal es el caso de los mamuts que se han encontrado en Siberia y Alaska dentro de suelos helados todo el año, los que conservan piel y músculos, entre otros tejidos blandos (fig. 3.6). Otras veces, el exceso de sal o la extrema aridez contribuyen a desecar los cadáveres y por ende evitan la descomposición de la piel, los músculos y los tendones.

También en la naturaleza existen yacimientos que muestran una preservación excepcionalmente buena y una gran abundancia de sus restos fósiles. Estas oritocenosis no son para nada frecuentes, pero suelen ser las más informativas desde el punto de vista tafonómico y biológico. En la jerga paleontológica estos conjuntos fosilíferos se denominan *Lagerstätten* (del alemán *Lagerstätte* ‘almacén’ o ‘lugar de almacenamiento’).

Ejemplos muy conocidos de *Lagerstätten* son los yacimientos de las montañas de Ediacara en el sur de Australia, donde aparecen lo que se interpreta como los primeros conjuntos diversos de animales. Eran seres marinos sin esqueleto que dejaron los moldes de sus cuerpos muy bien conservados en los sedimentos finos del fondo, actualmente transformados en roca. Datan de finales del Precámbrico (565 m. a.<sup>1</sup>). Otras dos localidades fosilíferas, correspondientes al Cámbrico, son Chengjiang en China y Paso de Burgess

1 Millones de años.

en Canadá. En estas se halla una fauna marina muy rica compuesta por diferentes grupos, algunos extintos y otros con representación en la actualidad, con especímenes en excelente estado de conservación. Ejemplos de la Era Mesozoica son las calizas litográficas de Solnhofen en el sur de Alemania y los depósitos de Liaoning en China. En estos se encuentran ejemplares con su esqueleto articulado que incluso conservan restos de pelo, plumas y otras estructuras tegumentarias. Para el Cenozoico se deben destacar el ámbar del Paleógeno de República Dominicana, donde se han conservado restos muy delicados de insectos y otros pequeños animales, y Rancho La Brea del Cuaternario de California, en donde fosilizaron gran cantidad de mamíferos, algunos gigantescos, atrapados en lagunas de asfalto.



Fig. 3.6: Tres ejemplos de conservación de partes blandas o delicadas:

**Araña en ámbar** (Floortje Walraven, Creative Commons).

**Impresión de *Pikaia*** (protocordado) (Vassil, Creative Commons).

***Mamut congelado*** (Thomas Quine, Creative Commons).

## Preguntas

1. Definir brevemente el concepto de tafonomía.
2. Mencionar dos factores de transporte en bioestratinomía y explicarlos mediante ejemplos.
3. ¿A qué se denomina sepultamiento autóctono? Explicar con algún ejemplo.
4. ¿Qué se entiende por biofábrica?
5. ¿Cómo se forma un molde secundario o contramolde?
6. Mencionar dos ejemplos de *Lagerstätten* y describir brevemente sus características.



# Paleoicnología: las evidencias de actividad vital

## Clasificación de los icnofósiles

### Parataxonomía

### Importancia en la reconstrucción de ambientes del pasado

La paleoicnología —del griego *ἵχνος* (íhnos ‘huella’)— es el estudio de toda evidencia de actividad vital dejada en las rocas por los organismos del pasado. Como se expresó en el capítulo 1, estas evidencias se denominan icnofósiles y se distinguen del resto de los fósiles (fósiles corpóreos) que están constituidos por partes corporales, moldes o *marcas* dejados por estas partes. De acuerdo con la definición de ambos conceptos existe un umbral de indefinición con respecto a ciertas estructuras orgánicas que son, al mismo tiempo, evidencias de actividad vital y formaron parte del cuerpo de un organismo, como es el caso de los huevos fósiles. Por una cuestión de método de estudio y clasificación, estos últimos se solían incluir en el campo de estudio de la paleoicnología. Es común en la literatura paleontológica utilizar el nombre de *traza fósil* o *pista fósil* como sinónimo de icnofósil. Entre los icnofósiles o trazas más comunes se pueden citar huellas o rastros, nidos, galerías, cuevas, perforaciones, marcas de alimentación y excrementos (coprolitos, fig. 4.1)

La paleoicnología ha tenido gran desarrollo en las últimas décadas. Se destacan los aportes a esta disciplina del paleontólogo alemán Adolf Seilacher (1925-2014), entre otros, quien contribuye a establecer un criterio de clasificación de los icnofósiles basado en el comportamiento o etología (del griego *ἦθος*, *ethos* ‘costumbre’) del animal que hizo la traza. Por ejemplo, se pueden distinguir trazas de descanso, de desplazamiento, de reproducción, entre otras. Al mismo tiempo, dichas trazas se pueden clasificar por su forma (fig. 4.2). Es un fenómeno interesante que, muchas veces, organismos diferentes dejan trazas similares por desarrollar un mismo comportamiento y, otras veces, una misma especie de animal puede dejar muy diferentes icnofósiles de acuerdo con la actividad que se encuentre desarrollando. Por ejemplo, el icnogénero *Rusophycus* representa una forma de pista que puede ser efectuada por trilobites (fig. 4.2), gusanos poliquetos o braquiópodos, entre otros animales marinos; y una misma especie de cangrejo puede dejar pistas muy diferentes (fig. 4.3). También la forma de la traza que haga un mismo organismo o varios con un comportamiento similar puede variar según el tipo de sustrato: sedimento fino, medio o grueso, duro o blando, húmedo o seco, etc. Por eso, la clasificación morfológica de los icnofósiles no puede obedecer a criterios estrictamente biológicos, es decir, no es posible siempre (y suele ser muy difícil) asignar determinada traza a la especie biológica

que la realizó. Debido a esto, en paleoicnología es necesario desarrollar una taxonomía y nomenclatura paralelas (parataxonomía) a las que se utilizan en zoología para clasificar y nombrar las especies animales. Así, en la parataxonomía paleoicnológica se definen icnogéneros que contienen icnoespecies, con base exclusivamente en la forma de las trazas. De tal manera que un determinado icnogénero o icnoespecie puede estar abarcando muy diferentes géneros o especies biológicas o viceversa.

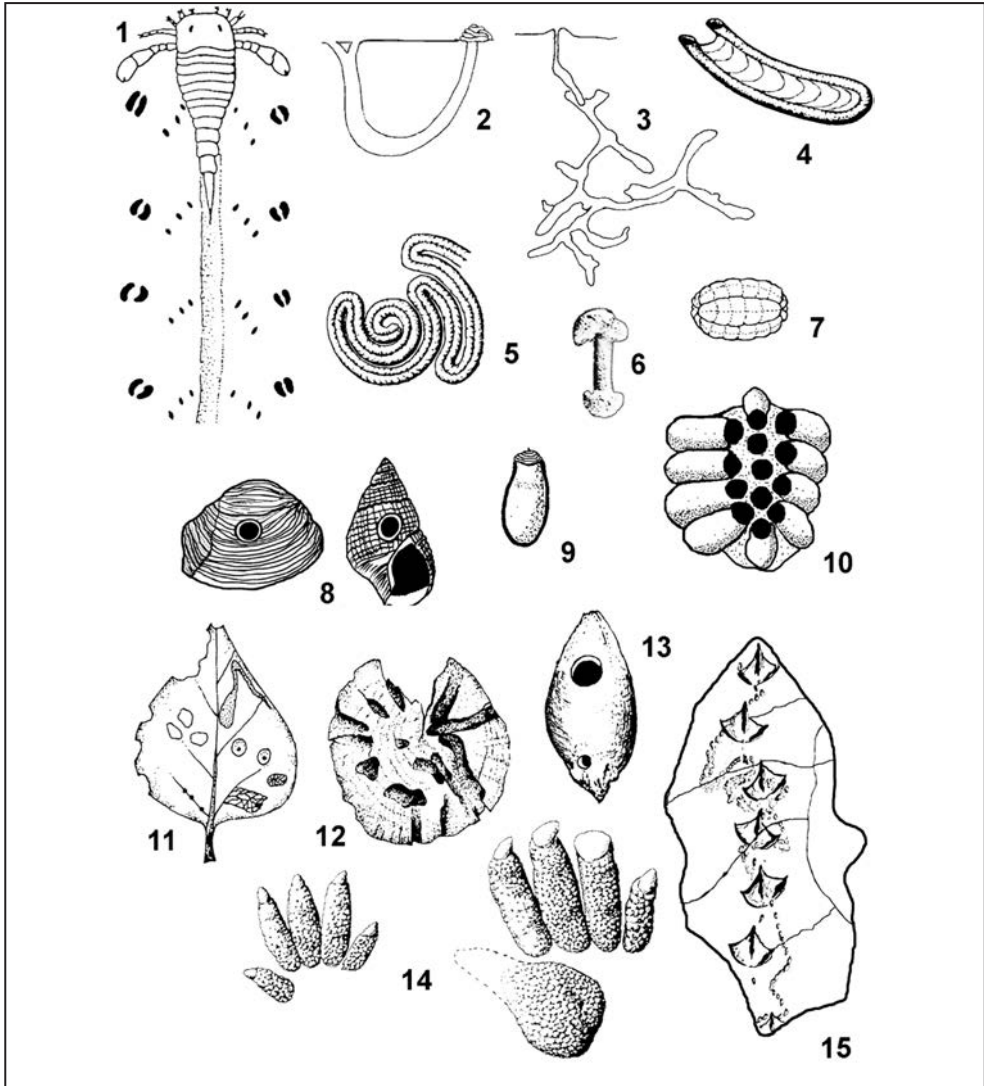


Fig. 4.1: Ejemplos de diferentes icnofósiles: 1) rastro dejado por las patas de un euríptero (artrópodo acuático gigante); 2) galería en forma de u, excavada por un gusano poliqueto; 3) galerías de cangrejos; 4) *Rhizocorallium*, galería de alimentación de crustáceos o poliquetos; 5) *Spirorhappe*, traza de pastoreo de un invertebrado marino; 6) *Bifungites*, traza de animal marino de cuerpo blando; 7) coprolito de insecto; 8) *Oichnus*, perforación de un caracol depredador sobre una almeja y otro caracol; 9) *Celliforma*, nido de abeja; 10) nido de abejas formado por varias celdillas (Uruguay); 11) trazas sobre hoja; 12) trazas en madera; 13) perforación en semilla; 14) *Chirotherium*; huellas de mano y pie de un reptil; 15) huellas de ave con marcas de alimentación producidas por el pico. Tomado de diversas fuentes (Perea, D. [Ed.]. [2008]. *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias).

Para la nomenclatura de estas categorías se utilizan los mismos criterios que en los códigos de zoología y botánica, es decir, un sistema binario de raíces griegas o latinas, con un nombre genérico y un epíteto específico. Por ejemplo, el icnogénero *Bifungites* representa un conjunto de trazas del Paleozoico caracterizadas por una parte media cilíndrica con dos extremos abultados (fig. 4.1, 6). Según la forma de estos extremos y otros atributos se pueden distinguir varias icnoespecies: *Bifungites fezzanensis*; *B. munizi*; *B. piauiensis*, etc. Se supone que estos icnofósiles fueron producidos en fondos marinos por animales de cuerpo blando, pero no es posible asociar ninguna especie zoológica a las especies de *Bifungites*.

Los icnofósiles son excelentes indicadores de los ambientes antiguos. Las pistas que dejaron los organismos del pasado en el sedimento no pueden transportarse, por lo que siempre están *in situ* y reflejan muy bien las últimas condiciones del ambiente reinante en el momento en que se formaron. Muchas veces se pueden distinguir asociaciones de icnofósiles que son característicos de determinados ambientes, por ejemplo: terrestres; costeros; acuáticos de poca, mediana o mucha profundidad; etc. Estos conjuntos tan asociados a un ambiente determinado se suelen denominar *icnofacies* y son muy utilizados para reconstruir ambientes y ecosistemas del pasado geológico (cap. 5).

Otra ventaja que tienen los icnofósiles radica en que muchas veces son la única evidencia disponible de seres de cuerpo blando, cuyo potencial de fosilización como fósiles de cuerpo es muy escaso. Al mismo tiempo es posible, en numerosas oportunidades, inferir interrelaciones entre los organismos que originaron una asociación de icnofósiles con base en el estudio detallado de sus trazas, por ejemplo, las marcas de alimentación sobre conchas, huesos, hojas y troncos, o las pisadas que muestran el ataque de un dinosaurio carnívoro sobre una presa. Este último tipo de icnofósiles —las huellas dejadas por vertebrados terrestres— se suelen denominar *icnitas*, y son buenos indicadores de ciertas características de sus productores, como la masa estimada y la velocidad de desplazamiento (fig. 4.1).

## Clasificación etológica de los icnofósiles

Como se señaló más arriba, fue Seilacher quien, a partir de la década de los cincuenta, clasificó por primera vez a los icnofósiles basándose en pautas de comportamiento. Esta clasificación resultó de mucha utilidad y tiene plena vigencia. Actualmente se distinguen siete tipos básicos de comportamientos registrados en las trazas, muchos de ellos corresponden principalmente a ambientes de fondos acuáticos:

- Domicenos (Domichnia): es el grupo de pistas que se generan en la construcción de una morada (fig. 4.1: 9 y 10).
- Cubicnos (Cubichnia): corresponden al grupo de icnofósiles que indican el reposo de un animal sobre el sustrato. Suelen reflejar bastante bien la forma del individuo a nivel lateroventral (fig. 4.2).
- Repicnos (Repichnia): son las trazas de locomoción (figs. 4.1: 1, 14, 15 y 4.2).
- Pascicnos (Pascichnia): son el conjunto de pistas de alimentación de animales que se desplazan por el fondo acuático (figs. 4.1: 5 y 4.2).
- Fodinicnos (Fodinichnia): se denominan así a las trazas que reflejan al mismo tiempo un comportamiento de alimentación y de morada, como sucede con animales semisésiles que se alimentan y viven dentro del sedimento (fig. 4.1: 2, 3, 4).

- Agrícnos (Agrichnia): se denominan así un conjunto de tubos horizontales de fondos marinos que sirven para atrapar partículas de alimentos o cultivar algas.
- Fugícnos (Fugichnia): son trazas que demuestran movimientos de escape hacia arriba de una sedimentación súbita en un fondo acuático.

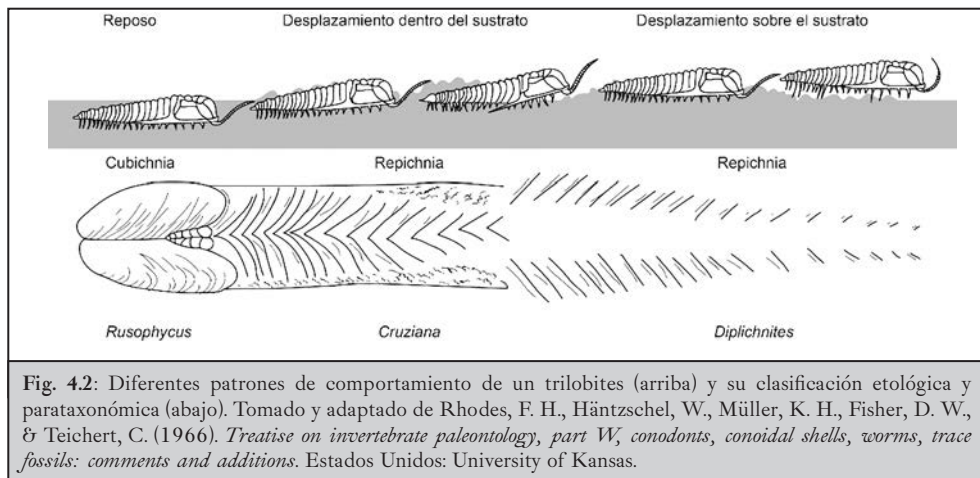


Fig. 4.2: Diferentes patrones de comportamiento de un trilobites (arriba) y su clasificación etológica y parataxonómica (abajo). Tomado y adaptado de Rhodes, F. H., Häntzschel, W., Müller, K. H., Fisher, D. W., & Teichert, C. (1966). *Treatise on invertebrate paleontology, part W, conodonts, conoidal shells, worms, trace fossils: comments and additions*. Estados Unidos: University of Kansas.

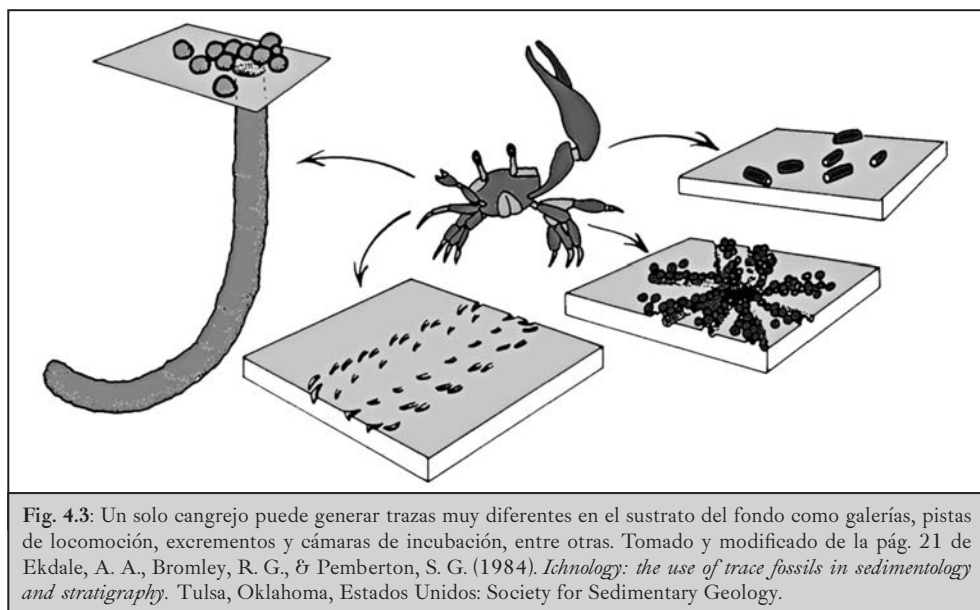


Fig. 4.3: Un solo cangrejo puede generar trazas muy diferentes en el sustrato del fondo como galerías, pistas de locomoción, excrementos y cámaras de incubación, entre otras. Tomado y modificado de la pág. 21 de Ekdale, A. A., Bromley, R. G., & Pemberton, S. G. (1984). *Ichnology: the use of trace fossils in sedimentology and stratigraphy*. Tulsa, Oklahoma, Estados Unidos: Society for Sedimentary Geology.

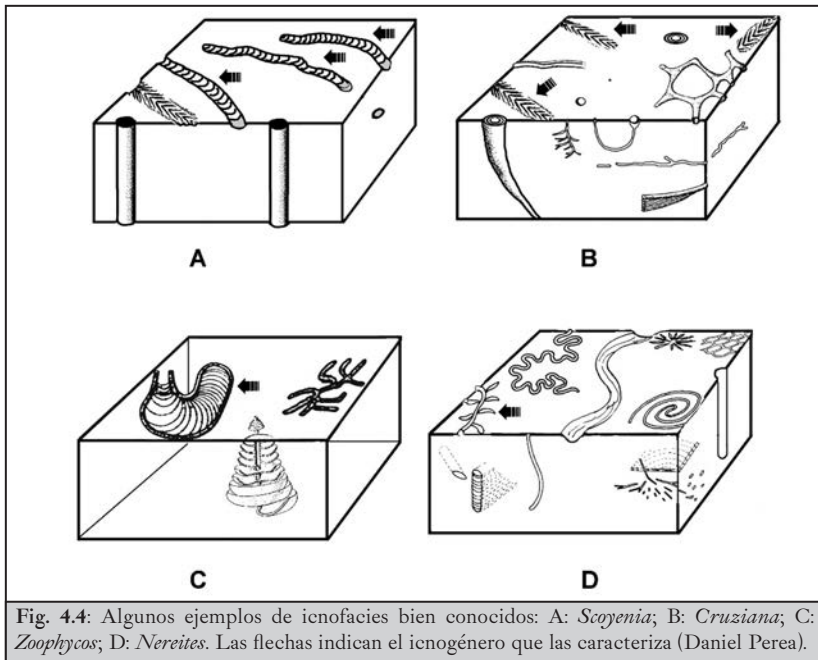
## Icnofósiles y ambientes: las icnofacies

Como se expresó anteriormente, las trazas fósiles son muy buenos indicadores de los ambientes sedimentarios del pasado. Un pionero en la distinción de ambientes con base en la asociación de icnofósiles (icnofacies) fue también Seilacher, quien en un principio definió un conjunto de icnofacies de ambientes principalmente marinos a los que hoy día se suman otras por parte de estudios de investigadores posteriores.



Como algunos ejemplos de icnofacies bien caracterizadas podemos señalar (fig. 4.4):

- Icnofacies de *Scoyenia*: caracterizadas por las trazas tubulares horizontales y oblicuas que le dan el nombre. Está vinculada a ambientes continentales, costeros someros, lagunares y lacustres.
- Icnofacies de *Cruziana*: en esta abunda el tipo de pascicno que la nomina (fig. 4.2). Refleja ambientes de fondos de plataforma continental media y distal, por lo general por debajo del nivel de base de las olas, aunque puede ser afectada por tempestades.
- Icnofacies de *Zoophycos*: este tipo de icnofacies tiene como forma común el icnogénero que la caracteriza junto a otros fodinícnos. Representa una variación de profundidades marinas desde la zona abisal hasta plataformas continentales someras. Está asociada a baja presencia de oxígeno.
- Icnofacies de *Nereites*: lleva esta denominación debido a la frecuencia del pascicnomeandriforme que la tipifica y otras de forma similar o espiraladas. Está vinculada a fondos marinos muy profundos.



## Preguntas

1. Explicar el concepto de icnofósil.
2. ¿Por qué se recurre a la parataxonomía para clasificar a los icnofósiles?
3. ¿En qué consiste la clasificación etológica de los icnofósiles? Desarrollar algún ejemplo entre los grupos reconocidos.
4. ¿Qué son las icnofacies y qué inferencias pueden realizarse a través de su reconocimiento?
5. Mencionar dos ejemplos de icnofacies y los ambientes que representan.

# Paleoecología: organismos del pasado y su entorno

## Paleocomunidades y reconstrucción de los antiguos ecosistemas

### Paleoecología evolutiva

La paleoecología —del griego *οἶκος*, *oikos* ‘casa’— se puede definir como el estudio de la interacción entre la vida y su entorno en lugares y momentos del pasado geológico.

Debido a la estrecha vinculación que existe entre la ecología y la paleoecología, existen ciertos conceptos que son de uso común entre ambas disciplinas y que se aclaran en el glosario al final del capítulo.

Al tratar de la ecología del pasado, la paleoecología y la ecología tienen muchas cosas en común, pero a su vez muestran muchas diferencias conceptuales y metodológicas, a saber:

1. **Tiempo:** la escala temporal es muy diferente. La primera se maneja en tiempo presente, a lo sumo décadas, mientras que la segunda utiliza la escala del tiempo geológico (miles y millones de años). Esto implica que en paleoecología es muy frecuente la existencia de mezcla temporal, es decir que en un yacimiento determinado o asociación fosilífera podemos tener datos o restos de organismos de muy diferentes momentos (mostrando un elevado tiempo promedio, ver cap. 3), lo que en ecología no ocurre. La ventaja de la paleoecología es que en este marco temporal amplio pueden estudiarse fenómenos desde una perspectiva evolutiva, lo que no sucede en ecología.
2. **Parámetros ambientales** (temperatura, salinidad, etc.): mientras que en ecología estos se analizan y miden directamente, en paleoecología se infieren a partir de los fósiles. La primera disciplina estudia la influencia de dichos parámetros sobre los organismos y sus adaptaciones, mientras que la segunda utiliza a los organismos para inferir adaptaciones y parámetros ambientales.
3. **Muestreo:** la ecología tiene más recursos y estrategias de muestreo y puede estudiar todos o casi todos los organismos. En paleoecología, el muestreo se restringe a lo preservado luego de que actuaron los procesos tafonómicos.
4. **Experimentación:** en ecología se puede experimentar directamente, mientras que en paleoecología se observa o experimenta indirectamente, usando organismos vivos o modelos a escala para simular o recrear procesos o factores que pudieron actuar en el pasado.

La paleoecología aporta a la comprensión de cambios en el ambiente, nivel del mar, clima, etc. a lo largo del tiempo. Para inferir relaciones (p. ej. cadenas tróficas, fig. 5.1) entre los organismos que componían los ecosistemas antiguos, es imprescindible entender la historia de la vida, la distribución de las especies en tiempo y espacio, los cambios en diversidad, las extinciones, etc. Este estudio se basa en muchas líneas de evidencia indirecta y un cierto grado de especulación. Existe una paleoecología descriptiva que observa la diversidad, estructura, relaciones con el ambiente y patrones de cambio en las comunidades antiguas y la comprensión de los factores que las afectan. Este enfoque contribuye a la resolución de problemas geológicos, en particular análisis de facies y reconstrucción de ambientes pasados. Recientemente, la paleoecología ha desarrollado mayor significación en investigaciones de cambio planetario a largo plazo y se han confirmado las sospechas de James Hutton de que la Tierra funciona como un superorganismo. El actual concepto de Gaia describe al planeta como un organismo viviente capaz de regular sus ambientes a través de un cuidadoso balance de procesos biológicos, químicos y físicos.

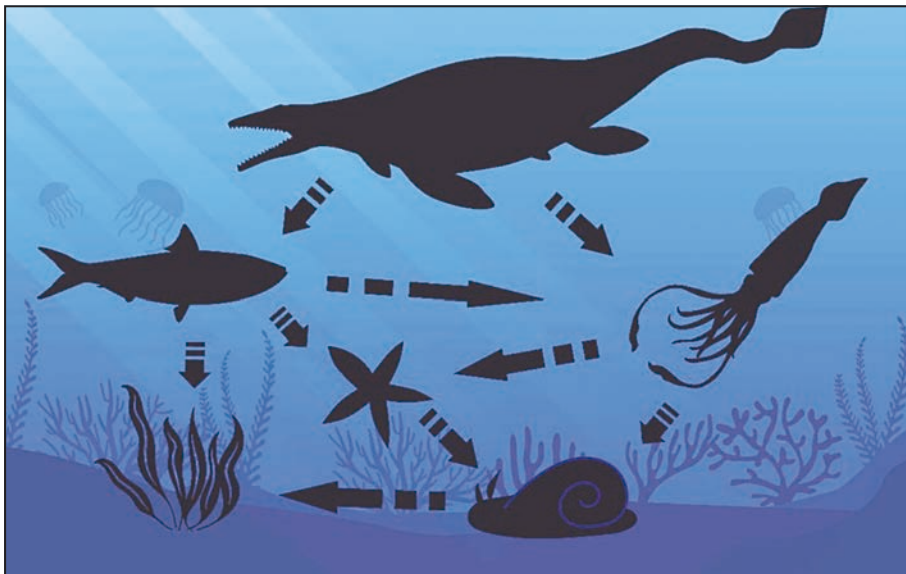


Fig. 5.1: Probable segmento de cadena trófica en un ecosistema marino del Mesozoico en el que intervienen algas, moluscos, equinodermos, peces y reptiles acuáticos (Fernanda Cabrera).

Los cambios ecológicos y procesos a través del tiempo se han destacado como importantes para la biodiversidad; dichos estudios forman parte de la relativamente nueva disciplina de la paleoecología evolutiva.

Los estudios paleoecológicos se basan en una serie de datos que aportan varias disciplinas como la ecología, la tafonomía, la morfología funcional, la sedimentología y la geoquímica, entre otras. El asunto crucial es tratar de deducir la paleoecología a través de los elementos disponibles, utilizando el principio del actualismo o uniformitarismo, con sus limitaciones.

La tafonomía es una disciplina fundamental para tener en cuenta en los estudios paleoecológicos. Un buen análisis tafonómico puede resolver interrogantes esenciales para llevar a cabo un estudio paleoecológico confiable (cap. 3), ya que los fósiles pueden no

preservarse en sus ambientes originales. De acuerdo con los datos tafonómicos disponibles, es posible reconstruir los ambientes del pasado con diferentes grados de precisión.

La *fidelidad* de una asociación fosilífera (su similitud con la biocenosis original), puede ser evaluada de diferentes formas. Por ejemplo, en ecosistemas marinos, entre los organismos con esqueleto, los infaunales son los que tienden a preservarse mejor porque ya viven enterrados en el sustrato. Una serie de métodos como el estudio de frecuencia de tamaños, el grado de fragmentación, desarticulación, junto con la biofábrica de los fósiles en los sedimentos genera criterios útiles para separar asociaciones autóctonas (en su lugar) de las alóctonas (transportadas). La asociación viviente (biocenosis) es transformada en una tanatocenosis después de la muerte y descomposición (cap. 3). Entre las asociaciones de fósiles, las asociaciones de vida aún retienen la orientación original (o posición de vida) de sus integrantes, las asociaciones de vecindad están todavía cerca de sus hábitats originales, pero las transportadas incluyen elementos rotos y desgastados, alejados de sus hábitats originales. Sin duda, un estudio paleoecológico que busque reconstruir una paleocomunidad será más fiable en asociaciones de vida que en asociaciones transportadas.

La paleoicnología resulta también un excelente recurso al momento de reconstruir los ecosistemas antiguos, ya que los icnofósiles emplazados en los sedimentos representan asociaciones autóctonas que suelen reflejar mejor las biocenosis originales y, en muchos casos, son generados por organismos que no dejan restos que fosilicen (cap. 4).

## Parámetros ambientales que controlan la distribución de los organismos

Existe una serie de parámetros en la naturaleza que están en estrecha relación con el desarrollo y distribución de los seres vivos en el planeta. Por su gran incidencia en la vida estos parámetros se suelen denominar también *factores limitantes*. Si bien en estudios ecológicos se pueden medir directamente, para reconstruirlos en el pasado geológico debemos recurrir a indicadores ambientales biológicos o no biológicos que brinden pistas de las características de dichos parámetros.

Los organismos que tienen una alta tolerancia a fluctuaciones de algunos de estos factores se denominan *euritópicos* o *eurioicos*, mientras que los que presentan un grado bajo de tolerancia a los cambios en dichos factores se denominan *estenotópicos* o *estenoicos*. Los organismos más útiles para reconstruir factores limitantes en paleoecología serán estos últimos; muchos de ellos también tienen adaptaciones muy específicas para un determinado hábitat, por lo que suelen denominarse *fósiles de facies* (cap. 2). Por ejemplo, en ambientes acuáticos, una amplia tolerancia a los cambios de salinidad la tienen las especies eurihalinas y lo contrario sucede con las estenohalinas. Dentro de estas últimas serían fósiles de facies aquellas que indiquen ciertos rangos limitados de profundidad o ciertas características del sustrato.

La temperatura está estrechamente relacionada con la latitud. Siempre se mantuvieron diferencias extremas entre el ecuador y los polos, aunque hay muchas evidencias de que la temperatura global de la Tierra ha fluctuado bastante a través del tiempo. En el reino animal existen especies que son capaces de regular su temperatura corporal por mecanismos fisiológicos. Estos animales se denominan *homeotermos*. Pero también existen otros muchos que no pueden mantener su temperatura interna constante, estos son los *poiquilotermos*.

En términos generales, estas características llevan a los primeros a ser más tolerantes a los cambios de temperatura (euritermos), mientras que los últimos muestran una menor capacidad de respuesta a los cambios térmicos (estenotermos). Indicadores biológicos de temperatura que se pueden extrapolar del registro paleontológico son, entre otros: algas verdes calcáreas, corales hermatípicos y foraminíferos gigantes como indicadores de aguas tropicales o subtropicales.

Entre indicadores no biológicos de temperatura se pueden citar algunos que tienen que ver con la composición mineralógica, elementos traza y relación isotópica de elementos de la conchilla. Por ejemplo, la relación entre las formas cristalinas del carbonato de calcio, calcita y aragonita varía con la temperatura. La aragonita tiende a predominar en grupos de ambientes cálidos y tropicales. Por otro lado, la relación estroncio/calcio (Sr/Ca) es directamente proporcional a la temperatura, mientras que la que existe entre los isótopos del oxígeno ( $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ ) es inversamente proporcional. Es importante destacar que la aplicación de estos métodos debe ser cuidadosa, dado que otros parámetros ambientales también influyen en la composición de los esqueletos y que los procesos diagenéticos pueden alterar la constitución original.

La salinidad es otro parámetro para tener en cuenta por su influencia en la distribución de organismos. Las aguas continentales son por lo general dulces; se hacen salobres y fluctuantes en salinidad en ambientes marginales como deltas o estuarios a francamente salinas en mares y océanos. Muchos organismos que viven en aguas salobres son eurihalinos, aunque hay otros que solo pueden vivir en este tipo de ambiente (p. ej. el bivalvo *erodona mactroides*). Dentro del rango de salinidad, en este tipo de ambientes la diversidad biológica disminuye notoriamente (fig. 5.2).

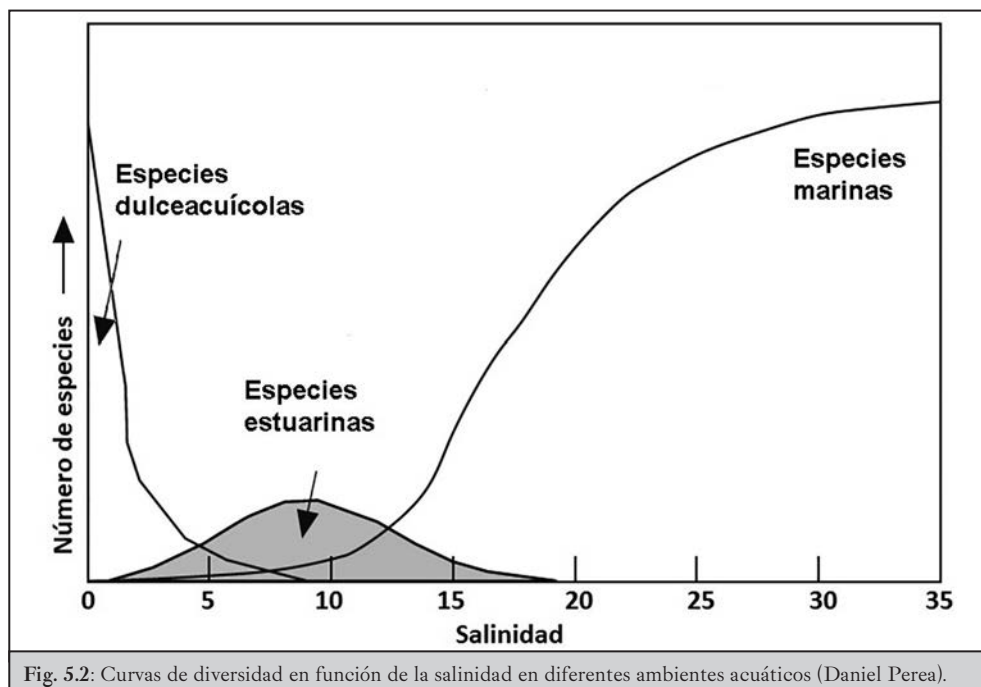
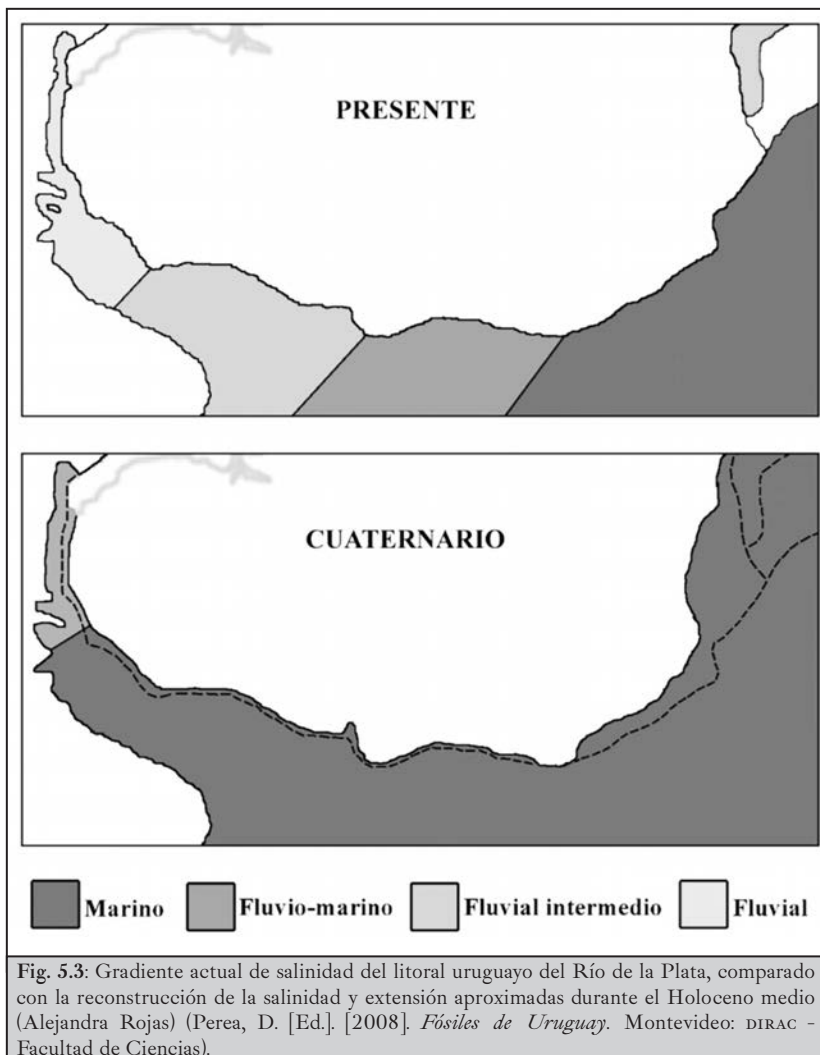


Fig. 5.2: Curvas de diversidad en función de la salinidad en diferentes ambientes acuáticos (Daniel Perea).

Aplicando el principio del actualismo y a manera de ejemplo, se pueden tomar ciertos grupos biológicos estenohalinos como francos indicadores de salinidad: los equinodermos (netamente marinos) y los anfibios (netamente dulceacuícolas). En parte de la costa del Río de la Plata, tomando en cuenta moluscos fósiles del Holoceno medio como indicadores de salinidad, se puede hacer una comparación con el presente claramente diferente, con condiciones marinas donde hoy predomina agua dulce y salobre (fig. 5.3).



Los nutrientes son sustancias adquiridas del ambiente necesarias para la supervivencia, crecimiento y desarrollo de los seres vivos. Los organismos fotosintéticos son capaces de tomar nutrientes inorgánicos y transformarlos en sustancias más complejas que a su vez sirven como nutrientes a los consumidores. Existen cuatro elementos esenciales para el desarrollo de la vida: carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno, que se encuentran frecuentemente formando parte de sustancias inorgánicas como agua, carbonatos, nitratos, fosfatos, y de sustancias orgánicas como hidratos de carbono, proteínas y lípidos. En

ambientes acuáticos, la presencia de oxígeno disuelto está directamente relacionada con la presencia de organismos fotosintéticos. Existe una zona fótica en el entorno de los 200 m de profundidad en donde el oxígeno es mucho más abundante que a profundidades mayores, donde no se desarrolla la fotosíntesis. En diferentes sectores oceánicos existe el fenómeno de surgencia (*upwelling*) mediante el cual, a través del viento y otros mecanismos, las corrientes frías del fondo marino aportan nutrientes (nitratos, fosfatos, etc.) a la zona fótica más cálida, enriqueciendo altamente la productividad. Algunos indicadores en el registro fósil marcan claramente la presencia de profundidades de la zona fótica; entre estos están las algas bentónicas, los estromatolitos y los corales arrecifales que son simbióticos con algas. A medida que aumenta la profundidad, el oxígeno disponible disminuye sustancialmente; se puede así distinguir en los sustratos marinos una zona aeróbica superficial, una disaeróbica intermedia y una anaeróbica profunda. En rocas sedimentarias, estas zonas son posibles de inferir si se tienen en cuenta la cantidad y calidad del registro fósil, incluyendo tanto fósiles de cuerpo como icnofósiles. En aguas bien oxigenadas vive una diversa infauna, siendo importante la estratificación de trazas fósiles. A medida que la concentración de oxígeno disminuye, la diversidad es menor. Otra forma de revelar la profundidad a la que fueron depositadas ciertas asociaciones fosilíferas tiene que ver con la profundidad de compensación de los carbonatos, es decir, la profundidad a la que estos se disuelven. Las asociaciones fosilíferas marinas —compuestas principalmente por organismos de esqueleto carbonático— se ven muy alteradas cuando se depositan por debajo del citado límite, que en la actualidad se encuentra entre los 4 y 6 km de profundidad.

El sustrato resulta otro factor limitante en la distribución de organismos bentónicos. Basándose en la forma se pueden observar diferentes estrategias adaptativas a sustratos duros o blandos. Un grupo útil en este sentido es el de los bivalvos, en los que la morfología de las valvas refleja el modo de vida y tipo de sustrato. Por ejemplo, adaptaciones a sustratos duros pueden ser la capacidad de perforar, de cementarse en las ostras o poseer una estructura de agarre orgánica como el biso en los mejillones. Para los sustratos blandos pueden existir estrategias de anclaje en especies epifaunales o de enterramiento a diferentes profundidades de la interfase agua-sedimento. La morfología y las características de los icnofósiles también brindan importante información de la naturaleza del sustrato.

En el contexto continental los principales factores modeladores de los ecosistemas son la temperatura y la disponibilidad de agua (humedad, pluviosidad). Hoy día se distinguen conjuntos de ecosistemas agrupados en grandes espacios de la biósfera, denominados *biomas*. Entre estos se pueden mencionar a manera de ejemplo: selva tropical, desiertos, tundra, taiga, sabana, entre otros. A medida que se intentan reconstruir estos biomas hacia el pasado, estos se desdibujan más cuanto más atrás nos alejamos en el tiempo.

## Adaptación

La *adaptación* es la forma en que los organismos se adecuan al ambiente. Puede ocurrir a nivel del individuo con algún cambio o serie de cambios en su vida que le permiten desempeñarse más eficientemente o mejor en un determinado contexto ambiental. Cuando ocurren modificaciones que se transmiten a través de las generaciones y se seleccionan naturalmente por ser útiles para la supervivencia, el término *adaptación* adquiere relieve evolutivo. Hay veces en que ciertos caracteres heredados que no tenían implicancias adaptativas —o estas eran diferentes— en determinado momento pueden comenzar a



tener otra función, entonces se habla de *exaptación*. Por ejemplo, la vejiga natatoria de los peces modernos completamente acuáticos que ahora les sirve para flotar es derivada de pulmones que tenían ciertos peces ancestrales que vivían en aguas poco oxigenadas o con posibilidades de sequías temporales y los usaban para respirar aire en casos extremos.

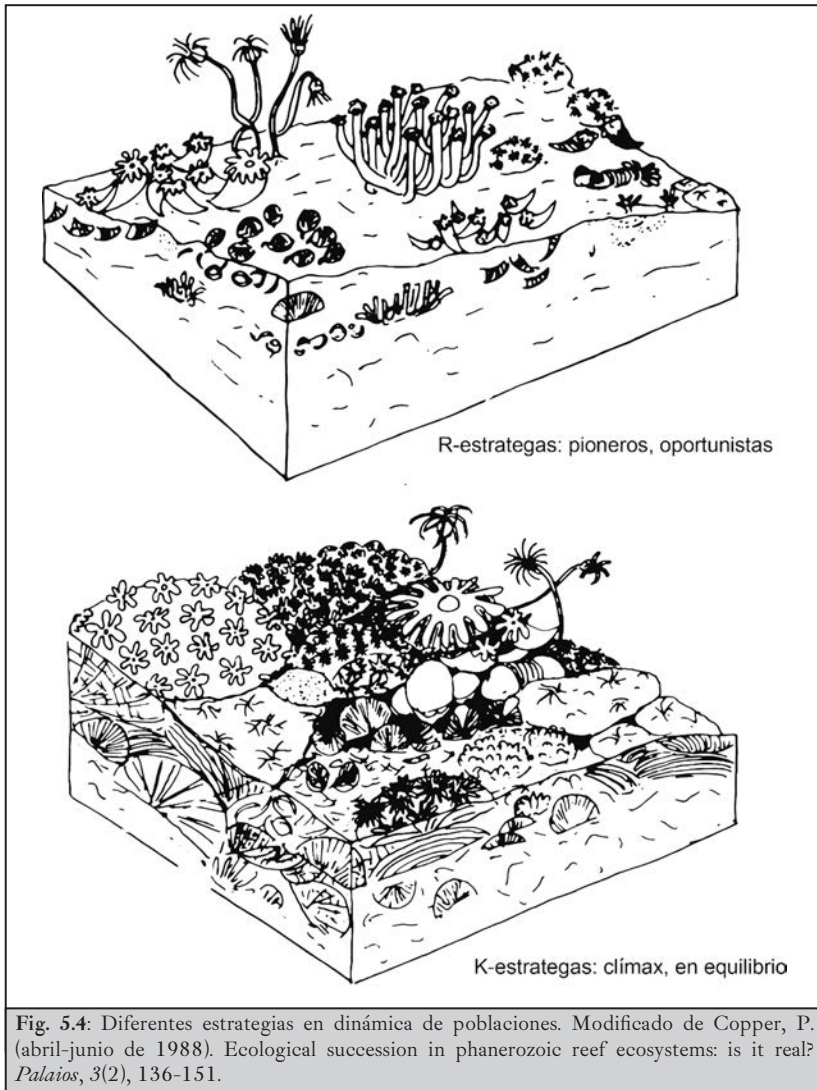
Para poder distinguir las adaptaciones de los organismos suele ser necesario realizar estudios de morfología funcional, es decir, identificar qué estructuras anatómicas están vinculadas a qué diferentes funciones. Esta herramienta es especialmente útil para organismos del pasado que no tienen formas emparentadas en la actualidad.

## Estudio de poblaciones antiguas

Como se expresó más arriba, en paleoecología es muy difícil obtener los datos completos de las antiguas biocenosis, pues hay muchos factores que atentan contra su preservación. Entre estos, muchos son de origen tafonómico (cap. 3) como el transporte; destrucción o depredación selectivas; por tamaño, por ejemplo, cuando solo quedan representantes más grandes o más pequeños fosilizados y que pueden dar, por ende, una falsa idea de la población original. Otras veces, los sesgos o desvíos en la información paleoecológica se deben a razones netamente biológicas. A modo de ejemplo, diferentes hábitats para adultos y larvas de una determinada especie pueden hacer que solo fosilicen los que se encontraban en uno solo de esos hábitats. También, el fenómeno del crecimiento individual de algunos artrópodos como los trilobites (cap.7) mediante mudas hace que un solo organismo tenga la capacidad de generar potencialmente varias réplicas de sí mismo, lo que puede distorsionar el volumen real de una determinada población del pasado.

Cuando surge un nuevo hábitat, existen organismos oportunistas cuyas poblaciones son las pioneras, las primeras en conquistarlo. En estos nuevos ecosistemas de condición inestable predominan estos organismos, denominados *r-estrategas*. Estos tienen una elevada tasa de reproducción y suelen ser muy numerosos, de morfología bastante variable y adaptables a muchos de los diferentes ambientes que ofrece el nuevo ecosistema. A veces, en estos ecosistemas, una población de oportunistas representa un altísimo porcentaje de la comunidad que supera ampliamente al resto de las poblaciones en conjunto, lo que los hace particularmente abundantes. Todas estas características permiten distinguir a este tipo de organismos en ciertos yacimientos e inferir que podría haberse tratado de un ecosistema joven e inestable. Estos ecosistemas duran poco en términos de tiempo geológico, por lo que su identificación puede estar marcando un momento bastante preciso de la historia de la Tierra.

Cuando los ecosistemas superan la inestabilidad, entran en equilibrio y se hacen más estables, predominan poblaciones de organismos más especializados a un determinado modo de vida, con una tasa de reproducción relativamente baja y de morfología menos variable. Estos organismos se suelen denominar *k-estrategas*. Por lo general son poco abundantes y, al estar en ecosistemas en equilibrio o en el clímax ecológico, perduran más en el tiempo geológico (fig. 5.4).



## Paleoecología evolutiva

El componente biológico de los ecosistemas ha sido modelado desde el surgimiento de la vida por cambios permanentes, que se enmarcan en la teoría de la evolución (cap. 7). Durante muchos miles de millones de años la vida fue unicelular y las interacciones entre los integrantes de las comunidades sin duda serían relativamente escasas, comparadas con lo que se observa en la actualidad.

Hace unos seiscientos millones de años, los cambios morfológicos de los seres vivos y el progresivo aumento de la diversidad biológica llevó también a que los ecosistemas se hicieran cada vez más complejos, con cadenas tróficas siempre más intrincadas por los variados estilos de vida de los diferentes organismos que los componían. Esto conllevó al aumento del número de megagremios por la evolución de nuevas comunidades, faunas y floras.

En la década de 1980, John Sepkoski realizó estudios sobre las faunas marinas del pasado basándose en el análisis de grandes cantidades de datos. De esta manera formuló la hipótesis de las tres faunas o de las faunas evolutivas (Cámbrica, Paleozoica y Moderna), que marca sucesivos eventos de apogeo, caída y composición taxonómica de las biotas a partir del Paleozoico (fig. 2.1).

Los datos más fehacientes en paleoecología evolutiva provienen del análisis de ecosistemas marinos a través del registro paleontológico del Fanerozoico. Se observa una clara multiplicación de megagremios a lo largo de todo este lapso temporal con alrededor de nueve en la fauna cámbrica, catorce en la paleozoica y veinte en la moderna, tal como señalan Benton y Harper en 2009. Es de destacar —sobre todo en la fauna moderna— no solo el mayor desarrollo del fenómeno de la competencia sino de aquel llamado *carrera armamentista*, en el cual se advierte una clara tendencia entre los animales depredadores y presas a un creciente aumento de las estrategias de ataque y de defensa, respectivamente.

## Glosario

- **Cadena alimenticia o trófica:** relaciones alimentarias (productores, consumidores y descomponedores) dentro de una comunidad (fig. 5.1).
- **Comunidad o biocenosis:** conjunto de poblaciones de una determinada área.
- **Ecosistema:** conjunto de poblaciones de una comunidad que interactúan entre sí y con el medio físico/químico dentro de su hábitat.
- **Gremio:** grupo de especies (no necesariamente relacionadas o emparentadas) que explotan un recurso esencial en forma similar, por lo cual se solapan significativamente en sus nichos ecológicos y por tanto compiten entre sí.
- **Grupo trófico:** grupos de poblaciones especializados en un tipo de alimentación, p. ej., productores, herbívoros, carnívoros, carroñeros, omnívoros, suspensívoros, depositívoros, parásitos (fig. 5.1).
- **Hábitat o biotopo:** lugar o área de condiciones más o menos uniformes que ocupa una población o comunidad.
- **Megagremios:** grandes grupos de organismos definidos por sus hábitos alimentarios y modos de vida bajo una óptica evolutiva o temporal.
- **Nicho ecológico:** papel o función (forma de interactuar con otras especies, lugar de vida, etc.) de una especie o población dentro del ecosistema. Cuando dos o más poblaciones tienen nichos ecológicos similares se produce el fenómeno de la competencia interespecífica, producto de la cual surge una especie dominante que puede desplazar a las demás.
- **Población:** grupo de seres de la misma especie que habitan una determinada área y comparten los mismos recursos.
- **Relaciones o interacciones entre organismos:** se pueden clasificar en positivas, negativas o neutras dependiendo de la naturaleza de la interacción. Ejemplos de relaciones entre organismos son el comensalismo, mutualismo, simbiosis, amensalismo, predación, parasitismo. Algunas de estas relaciones se pueden inferir en paleoecología basándose en ciertos indicios que aportan marcas de depredación, consumo o parasitismo que suelen aparecer en esqueletos, hojas, troncos, etc., o estudiando el contenido de los coprolitos (cap. 4).

La autoecología es el estudio de la ecología del organismo individual y poblaciones, mientras que la sinecología analiza las comunidades o asociaciones de organismos. La primera investiga en cada organismo la tolerancia a factores ambientales, su hábitat, su alimentación, su morfología funcional, así como la estructura y dinámica de las poblaciones. La segunda, en tanto, se encarga de las interacciones entre especies, diversidad, dominancia y cambios en el tiempo. Por ejemplo, la autoecología cubre las funciones detalladas y la vida de una especie de coral, pero la sinecología está vinculada con el crecimiento y la estructura de un arrecife entero, incluyendo todas sus relaciones (con otras especies y el ambiente físico/químico).

## Preguntas

1. ¿Cómo se puede definir la paleoecología?
2. Desarrollar un ejemplo de cadena trófica en un ambiente marino del Mesozoico.
3. En términos paleoecológicos, ¿a qué se llama fidelidad de una asociación fosilífera?
4. Mencionar cuatro parámetros ambientales que controlan la distribución de los organismos.
5. Describir brevemente dos ejemplos de biomas que se reconocen para incluir ecosistemas terrestres.
6. En dinámica de poblaciones, ¿qué diferencia a los organismos r-estrategas de los k-estrategas?

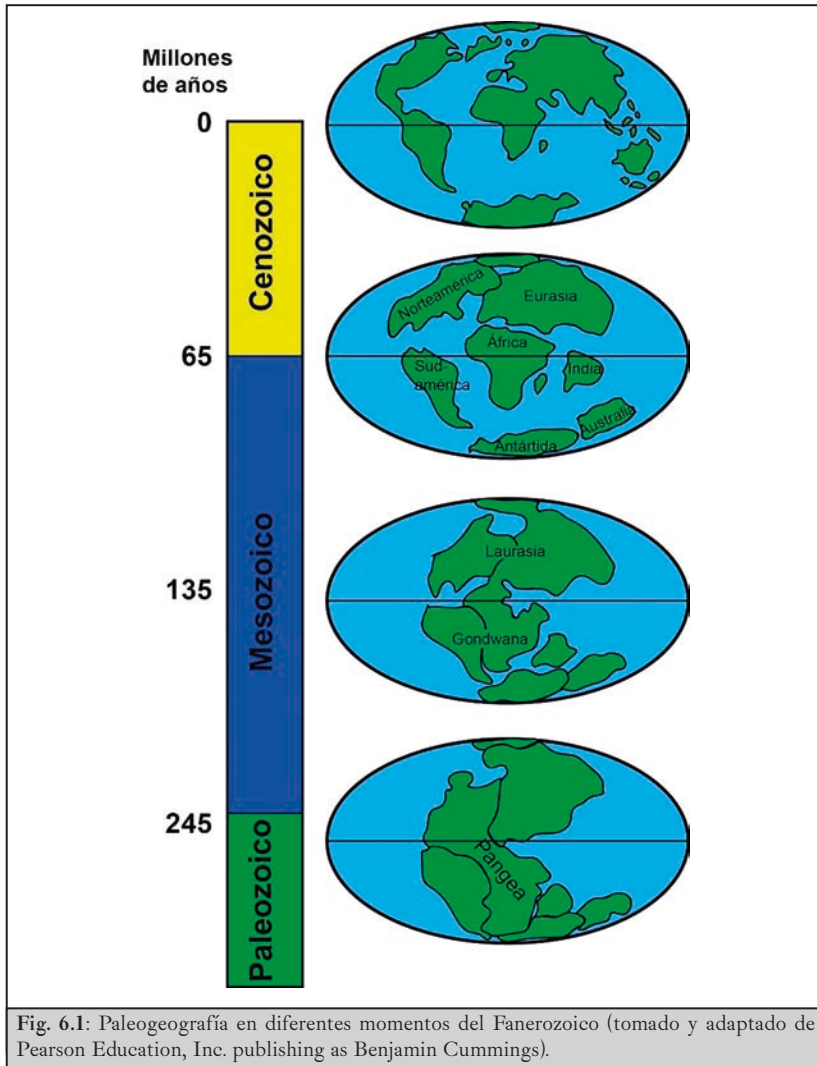
# Tectónica de placas, biogeografía y paleoclimatología

En este apartado se exponen las teorías de la deriva continental y tectónica de placas, así como un resumen de la historia geográfica del planeta; se brinda un panorama general de la distribución de los seres vivos y el clima a través del tiempo y espacio geológicos.

## Geografía y distribución de los organismos a través del tiempo

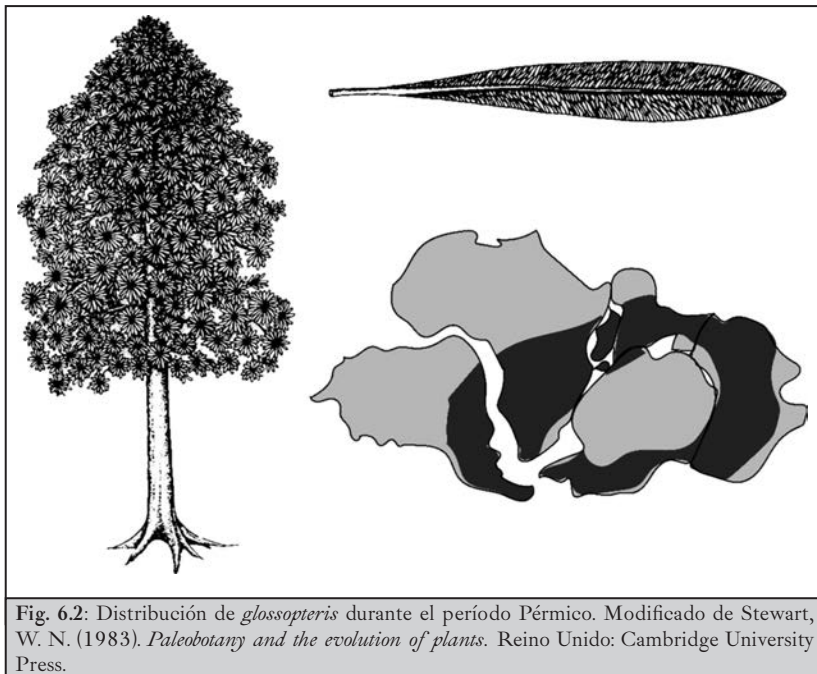
En las figuras 2.1 y 6.1 se muestran los grandes eventos biológicos que marcan sus principales divisiones, acompañados por las características geográficas mejor conocidas para diferentes períodos (*paleogeografía*). Desde las formulaciones del meteorólogo y astrónomo alemán Alfred Wegener (1880-1930), quien en 1912 propuso una teoría sobre el desplazamiento de las masas continentales (*deriva continental*), se ha hecho patente que la geografía del planeta ha variado mucho a través del tiempo. Estas variaciones han tenido gran influencia en la distribución de los seres vivos (biogeografía) y han actuado, sin duda, como factores promotores de dispersión (cambios en la distribución de organismos por traslado) o barreras que impiden el cambio. Estos procesos intervienen en el surgimiento de nuevas especies y en la extinción de otras. Para alguno de estos últimos procesos pueden haber actuado, entre otros, fenómenos de vulcanismo asociados a los movimientos de las masas continentales. En la actualidad es posible reconstruir a grandes rasgos la configuración geográfica durante las diferentes eras y períodos con bastante precisión, sobre todo a partir del Paleozoico (figs. 2.1 y 6.1). Sin duda, los fenómenos paleogeográficos y biogeográficos —al margen de otros— deben haber tenido una gran incidencia en los cambios de los conjuntos de seres vivos, tanto marinos como continentales, a través del tiempo.

Poco antes de la Era Paleozoica, la mayor parte de las masas continentales se agrupaban en el hemisferio sur terráqueo. Al comienzo de esta era varias de estas masas comienzan a desplazarse hacia el norte, configurando continentes independientes y ocupando posiciones sobre el ecuador, hasta que sobre su término comienza a darse la acreción de todas esas masas en un único supercontinente, Pangea, que ocupó ambos hemisferios terrestres. Dicho supercontinente permaneció durante parte de la Era Mesozoica, momento en el que empieza a fragmentarse. Su primera gran división genera un gran continente norteño, Laurasia, y otro ubicado principalmente en el hemisferio sur, Gondwana. Finalmente, desde mediados del Mesozoico, Gondwana se disgrega, generándose entre otras cosas el océano Atlántico. A fines del Mesozoico y comienzos del Cenozoico tanto Laurasia como Gondwana siguen fragmentándose y dan lugar a la configuración continental actual. De tal manera, el primero dio origen a gran parte de Norteamérica y Eurasia, separados por el océano Atlántico al norte; el segundo originó Sudamérica, África, Antártida, Australia, India (que luego migra al norte y se agrega a Eurasia), Madagascar y Nueva Zelanda (figs.



2.1 y 6.1). Estos cambios geográficos —basados en la teoría de la deriva continental como se expresó más arriba— tienen su fundamento en la *teoría de la tectónica de placas*, uno de los grandes paradigmas de la geología actual. Sin afán de ser esquemático, quizás esta teoría es a la geología como la teoría de la evolución lo es a la biología moderna. La teoría de la tectónica de placas explica los fenómenos dinámicos que gobiernan la litósfera (ver cap. 1). Estos fenómenos consisten en la formación, movimientos, interacción y destrucción de las divisiones o subunidades (placas) que componen la litósfera, que implican entre otras cosas la generación y la pérdida de corteza terrestre. Estos sucesos fueron muy claros modeladores de la distribución geográfica de los organismos a todo lo largo de la historia del planeta. A su vez, la distribución geográfica de los seres vivos del pasado (paleobiogeografía) ha sido uno de los argumentos originales más fuertes para proponer la deriva continental. Masas continentales que en la actualidad están muy alejadas contienen restos fósiles correspondientes a conjuntos de seres vivos (biotas) idénticos. Esto solo

puede explicarse porque alguna vez dichas masas estuvieron unidas, ya que la vida no puede repetirse tan exactamente en tiempos y espacios tan diferentes. Para el caso de la demostración de la existencia del supercontinente Gondwana tenemos un ejemplo claro en la flora dominada por *Glossopteris*, un helecho arborescente que se encuentra fósil en rocas del Período Pérmico en Sudamérica, África, India y Australia (fig. 6.2). Es imposible que una misma planta terrestre hubiese existido al mismo tiempo en regiones tan distantes y separadas por enormes barreras oceánicas como lo están hoy en día esos continentes. La explicación más plausible es que en algún momento estuvieron unidos. Además de este ejemplo hay otros muchos, no solo para Gondwana sino también para Laurasia.



Es decir que los fenómenos paleogeográficos condicionan en gran medida a los biogeográficos (incluyendo los paleobiogeográficos) y estos últimos son un fuerte argumento para reconocer los primeros. Todo lo dicho, que parece un trabalenguas, no lo conocían ni Darwin ni su colega británico Alfred R. Wallace (1823-1913) cuando comenzaron a realizar tentativas de generalizar en la biogeografía de los organismos actuales, el primero basado en sus observaciones en las islas Galápagos y el segundo en la Indias Orientales. La Tierra, hoy día, se puede dividir a nivel continental en seis unidades biogeográficas principales (neártica, paleártica, neotropical, etiópica, oriental y australásica), basadas en las observaciones de Wallace y otros biogeógrafos británicos de fines del siglo XIX como Philip L. Sclater (1829-1913) y Thomas H. Huxley (1825-1895). Dichas regiones se corresponden aproximadamente con Norteamérica, norte de Eurasia, América del Sur y Central, África, sur de Asia y Australasia, respectivamente. A estas hay que agregarle la poco poblada región antártica.

Las unidades biogeográficas discretas se definen, entre otras cosas, por tener una composición faunística o florística diferente de las adyacentes, así como por barreras. Las

provincias, que son unidades biogeográficas básicas, suelen estar caracterizadas, además, por sus especies endémicas (locales o regionales), de rango restringido, en contraste con las especies cosmopolitas (de amplia distribución).

Las provincias biogeográficas han sido particionadas por varios tipos de barreras a través del tiempo. También siempre han existido espacios más o menos abiertos que permiten las migraciones de los organismos: los pasajes. Los primeros organismos de cuerpo grande del Precámbrico deben haber ya desarrollado sus propias provincias.

El notable paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson (1902-1984) distinguió tres tipos de pasajes: los corredores, abiertos todo el tiempo; los filtros, que permiten el acceso restringido; y las rutas casuales, que solo permiten cruces ocasionalmente. En zonas continentales las barreras pueden ser montañas, mares interiores, desiertos, ríos o selvas. Las faunas marinas pueden estar separadas por amplios espacios de mar profundo, corrientes rápidas o masas de tierra. En general, el endemismo de la mayoría de las faunas marinas bentónicas decrece con la profundidad: las faunas más cosmopolitas están localizadas en plataformas y laderas profundas. Por otra parte, factores físicos y químicos pueden favorecer el desarrollo de endemismos en áreas de plataforma continental, y generar así provincias marinas costeras que varían latitudinalmente en cantidad (aumentan en bajas latitudes, disminuyen en altas). Pero en las cuencas más profundas, pobladas por organismos especializados, las faunas son nuevamente endémicas.

Las provincias faunísticas o florísticas pueden fragmentarse relativamente rápido si aparece una barrera, y la respuesta biótica puede ser bastante súbita.

En algunas situaciones, el desarrollo de barreras para algunos organismos puede proveer un corredor para otros. La emergencia del istmo centroamericano, hace unos tres millones de años, conectó Norte y Sudamérica, pero al mismo tiempo separó los océanos Atlántico y Pacífico. El istmo centroamericano es barrera marina y corredor terrestre a la vez. Sorprendentemente, no muchas especies marinas se extinguieron, y hubo diversificación de moluscos a ambos lados del istmo por aislamiento. Por otra parte, el corredor terrestre que forma el istmo propició la migración sur-norte y norte-sur de una amplia biota continental, entre la que se destacan los mamíferos (fig. 6.3).

En la década de los setenta, el biólogo evolutivo estadounidense James W. Valentine notó cómo un rango de aspectos de la tectónica de placas afecta la distribución de los organismos. Por tanto, ciertos rasgos tectónicos crean barreras para faunas marinas, mientras que otros pueden generar una suerte de escalonamiento mientras asisten a la migración de los organismos a través de grandes expansiones de océano. Pero existe una relación entre tectónica y provincialismo más importante: hay una sorprendente correlación entre provincialismo y fragmentación continental a través del tiempo. Esto podría explicarse por una mayor disponibilidad de plataforma continental en momentos de mayor aislamiento de continentes, lo que habría favorecido el desarrollo de endemismos.

Los océanos modernos están cubiertos de islas. Muchas son cadenas volcánicas transitorias, desarrolladas sobre puntos conflictivos o en crestas mesoocéánicas; algunas, sin embargo, son fragmentos de corteza continental rotas a partir de continentes adyacentes.

Islas y archipiélagos constituyen verdaderos laboratorios biológicos. La mayor parte de las islas están aisladas de la tierra principal y son importantes puntos de especiación (generación de nuevas especies). Algunas cadenas insulares juegan un papel importante en las migraciones, actuando como escalones donde los organismos y sus larvas se pueden mover, muchas veces a través de cientos o miles de años, desde una masa continental a otra.



El paleontólogo estadounidense Malcolm McKenna (1930-2008) sugirió ciertas analogías para nominar las disyunciones geográficas de los organismos. Llamó *arcas de Noé* a aquellos continentes o fragmentos de ellos que transportan biotas y *barcos funerarios vikingos* a los que transportan fósiles. Como ejemplo de las primeras tenemos al continente australiano, que se separó del resto de los continentes que conformaban Gondwana llevándose una muy rica y particular fauna de mamíferos, formada exclusivamente por marsupiales. Del mismo modo, se pueden mencionar las islas flotantes, que habrían traído desde África a América del Sur —en el período Eoceno de la era cenozoica— a ciertos grupos de roedores y a los monos. La separación de India es un ejemplo de barco funerario vikingo que, al separarse de Gondwana, se llevó consigo un registro paleontológico particular y similar al que poseen todos los continentes que provienen de Gondwana antes de su separación.

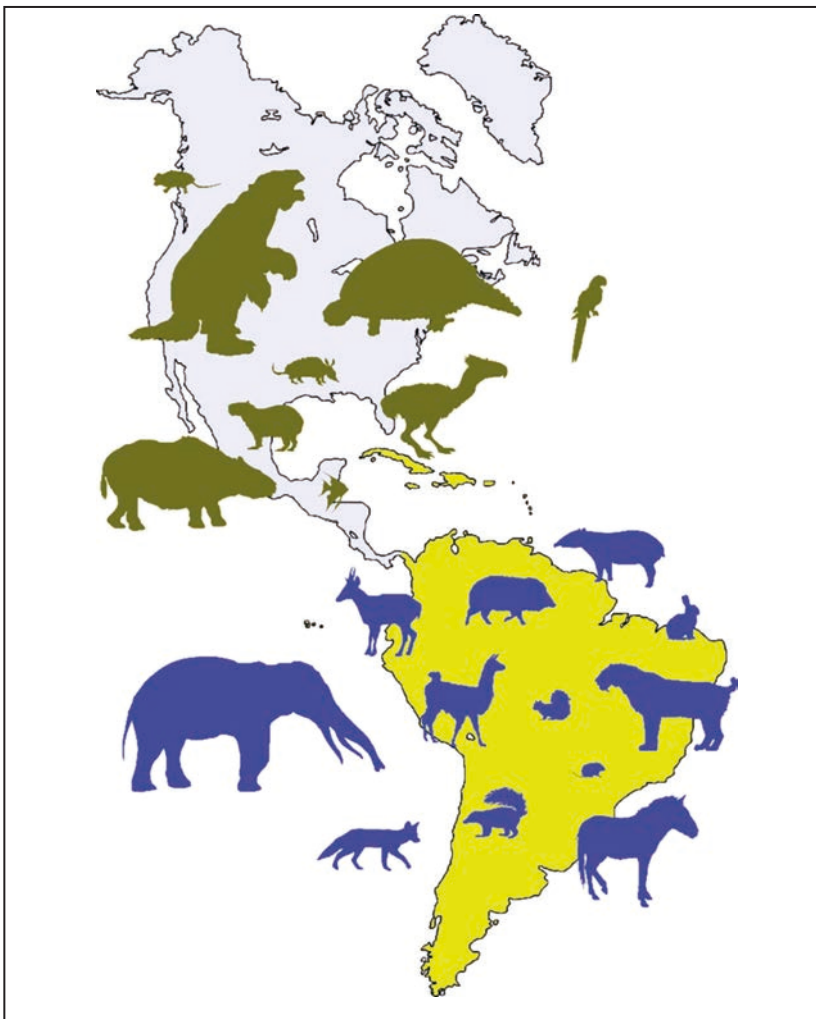


Fig. 6.3: Intercambio faunístico americano durante el Plioceno-Pleistoceno. Se representan las siluetas de algunos de los principales grupos inmigrantes desde el sur y desde el norte; luego del intercambio, ambos conjuntos convivieron y evolucionaron en toda América (autor: Woudloper [Creative Commons]).

Las biotas insulares son frecuentemente diversas, con muchas especies endémicas y, comúnmente, con evidencia de que esas especies vinieron originalmente de uno o más continentes fuente. Es el caso del continente sudamericano, que permaneció como isla geográfica durante aproximadamente cuarenta millones de años, tiempo durante el que evolucionó una muy diversa y endémica fauna de mamíferos. En algunas islas modernas como las Galápagos o Aldabra es posible ver actuar la evolución, pero a los paleontólogos les resulta difícil entender el rol de esas islas a través del tiempo geológico, por su gran labilidad.

Gran parte de la evidencia primaria para la deriva continental fue paleontológica, aunque fue fuertemente ridiculizada entre los años cincuenta y los sesenta. Sin embargo, los datos paleontológicos son ahora cruciales para un conocimiento de los detalles finos del traslado de los continentes a través del tiempo. Wegener creyó que los continentes solamente se desplazaban a través de la corteza oceánica. Pero durante los sesenta, la teoría de la tectónica de placas con el sustrato marino expandiéndose, la subducción de corteza oceánica bajo los continentes y la colisión de estos últimos proveyeron un mecanismo para el que incidió fuertemente el desarrollo de estudios paleomagnéticos en fondos oceánicos. Estos estudios permitieron demostrar que dicho sustrato se expande desde las llamadas *mesodorsales oceánicas*. A mediados de los sesenta, entre los primeros postulados de esta revolucionaria teoría, el geólogo canadiense John Tuzo Wilson (1908-1993) predijo que los restos de un antiguo corredor marino habrían de encontrarse en rocas del Paleozoico inferior del hemisferio norte. Las asociaciones de braquiópodos de Norteamérica y Europa, trilobites y graptolites fueron separados por una sutura mayor que la longitud de los modernos cinturones montañosos de los Apalaches y Caledonianos que hoy separan a sus respectivos yacimientos fosilíferos. Sobre esta base, Wilson infirió la existencia de un océano mucho más antiguo, el Protoatlántico (Iapetus), que separó Norteamérica de la mayor parte de Europa antes de la unión inicial de estos continentes y el cierre de ese océano en el Silúrico-Devónico.

El clásico estudio de Wilson representó un océano bidimensional con una apertura y cierre entre Europa y Norteamérica. El océano Iapetus se abrió primero durante el Precámbrico tardío con la ruptura de un supercontinente, y se desarrolló luego durante el Cámbrico. En su mayor amplitud en el Cámbrico tardío, posiblemente extendiéndose tanto como 4000 km, solo los flotantes graptolites eran similares en ambas márgenes del Iapetus. Pero cuando el océano comenzó a cerrarse, organismos nadadores como los conodontes cruzaron el corredor marino; más tarde el bentos fijo, los trilobites y los braquiópodos que habitaron los fondos marinos. En el Devónico, cuando el Iapetus estaba prácticamente cerrado, los peces de agua dulce eran iguales en ambas márgenes.

Los estudios paleogeográficos detallados han mostrado que algunos continentes se formaron a partir de la acreción de numerosos fragmentos de tierra previamente separados, llamados *terrains*. El mapeo geológico puede descubrir principales zonas de fallas o líneas de disyunción entre unidades rocosas, pero de hecho son los fósiles los que pueden definir de dónde proviene cada porción de continente o terreno en primera instancia. Un ejemplo clásico es la cordillera norteamericana, que es un mosaico de terrenos que hoy se hallan en la costa oeste del continente, pero que probablemente se originaron en latitudes más bajas.

Los gradientes biogeográficos y climáticos han desarrollado patrones de biodiversidad cambiante. En términos amplios, las bajas latitudes contienen alta diversidad faunística, y la biodiversidad decrece desde los trópicos a los polos. Estudios en bivalvos modernos,

briozoos, corales y foraminíferos marcan un aumento muy grande de diversidad hacia el ecuador y, como muchas especies de agua fría se reproducen más tardíamente en su vida, los animales polares o de regiones templadas suelen ser más grandes que sus contrapartes tropicales.

Muchos autores han sugerido que la configuración cambiante de las placas, que oscilan entre integración y fragmentación, afectó la biodiversidad a través del tiempo. Por ejemplo, la gran radiación ordovícica de faunas marinas esqueléticas puede estar relacionada con la fragmentación de Gondwana, mientras que la gran extinción de fines del Pérmico coincide con la reconstrucción de Pangea. Otras diversificaciones recientes han ocurrido durante la fragmentación mesozoica tardía de este supercontinente.

## Fósiles y climas del pasado

Los fósiles aportan datos importantes para la elucidación de los climas que se han sucedido a través del tiempo geológico. Desde los orígenes de la Tierra y de la vida los climas reinantes han sido afectados por múltiples factores, entre los que se cuentan los biológicos. Un ejemplo claro lo constituye el paulatino enriquecimiento en oxígeno atmosférico debido a la actividad de los organismos fotosintéticos. A su vez, factores externos a la biósfera (ver cap. 1) como radiaciones y otros fenómenos tanto terrestres como extraterrestres han modificado notablemente climas y biotas.

Para el estudio de las variaciones climáticas se suelen tener en cuenta las fluctuaciones térmicas en los océanos, frecuentemente deducidas de los fósiles marinos. Entre estos se pueden mencionar ciertos microfósiles como los foraminíferos, en los que se han analizado isótopos de oxígeno y carbono de su esqueleto que son indicadores de variaciones de temperatura. Factores que tienen fuerte incidencia en el clima —como temperatura y humedad— pueden ser inferidos también para los ambientes terrestres, como por ejemplo utilizando la forma y tamaño de las hojas fósiles y densidad de estomas en vegetales o la variación del tamaño corporal individual dentro de las familias de mamíferos. A modo de ejemplo, las especies con hojas con bordes continuos tienden a ser más abundantes en áreas cálidas y templadas.

Muchos cambios climáticos de la historia de la Tierra han sido consecuencia de fenómenos catastróficos que afectaron la biósfera en forma global e importante, provocando grandes caídas de la diversidad biológica denominadas *extinciones masivas* (fig. 2.1). Estos fenómenos se atribuyen a diferentes causas, entre las que se cuentan la tectónica de placas asociada a fenómenos de vulcanismo global, el impacto de objetos extraterrestres y el crecimiento de los casquetes polares o glaciaciones, entre otras.

Hubo episodios en que la temperatura promedio bajó abruptamente y se supone que los hielos llegaron hasta el ecuador terráqueo, tal como se ha propuesto para el Período Criogénico, a fines del Precámbrico. Utilizando una analogía, se suele señalar este fenómeno como *Tierra bola de nieve*. Muy probablemente, la diversidad de los organismos —que en ese momento eran unicelulares— se vio disminuida hasta su más mínima expresión. Luego de este episodio extremadamente frío, las temperaturas comenzaron a normalizarse en el siguiente Período Ediacárico, último del Precámbrico, en el cual se dan los primeros registros fidedignos de vida multicelular. Durante el Paleozoico se produjeron al menos dos grandes glaciaciones con efectos importantes.

En contraste con lo recién expresado, existieron momentos del planeta en que la temperatura llegó a sus extremos óptimos para el desarrollo de la biósfera. Tal es el caso de la Era Mesozoica o era de los dinosaurios (fig. 2.1), durante la cual desaparecieron los casquetes polares y la expresión de la vida llegó a un notable clímax (cap. 9).

En la actual Era Cenozoica, los hielos antárticos comenzaron a generarse hace al menos unos cuarenta millones de años, mientras que los árticos hace al menos unos doce millones de años. En los últimos dos millones de años se han reconocido sucesivos fenómenos de glaciaciones (enfriamientos con desarrollo de hielos en continentes) e interglaciaciones (intervalos cálidos entre períodos de enfriamientos) que han hecho fluctuar notoriamente los climas entre episodios más fríos frente a otros más cálidos, los que han afectado la distribución de las biotas en los continentes y mares. Es posible predecir que estos fenómenos repetitivos se seguirán dando y por tanto se podrán realizar proyecciones a partir de los estudios paleoclimatológicos hacia un futuro relativamente próximo (fig. 6.4).

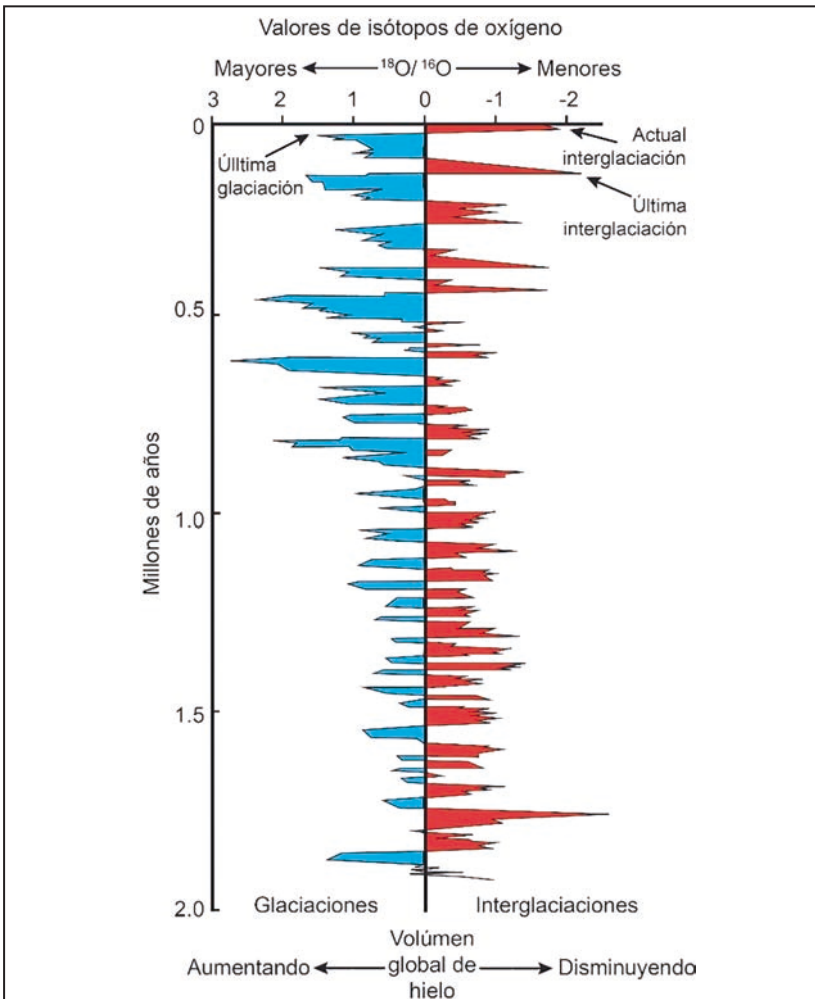


Fig. 6.4: Fluctuaciones de temperatura durante el Cuaternario basadas en isótopos de oxígeno. Modificado de: Lowe, J. J., Walker, M. J., & Porter, S. C. (2007). Introduction: understanding quaternary climatic change. En S. A. Elias, & C. J. Mock (Edits.), *Encyclopedia of Quaternary Science* (págs. 28-39). Elsevier.

## Preguntas

1. ¿Cómo era la paleogeografía a fines de la Era Paleozoica y principios de la Era Mesozoica?
2. Mencionar cuatro continentes actuales que formaron parte del supercontinente Gondwana.
3. ¿En qué se basan los argumentos paleontológicos de la deriva continental? Mencionar ejemplos.
4. ¿Qué son las glaciaciones? Mencionar dos períodos geológicos en los que se registran.



# Evolución biológica y paleontología: el aporte macroevolutivo a la teoría de la evolución

## Interpretación del registro fósil

### El papel de las extinciones masivas

Como se viera precedentemente, los fósiles señalan claras diferencias entre los organismos con el devenir del tiempo. Estas diferencias, que hoy se adscriben claramente a uno de los grandes paradigmas de la biología actual —la teoría de la evolución—, ya habían sido percibidas mucho antes de su primera formulación contundente por parte de Darwin y Wallace en la segunda mitad del siglo XIX. En efecto, en el siglo VI a. C. se expresan las primeras ideas en las cosmogonías de la escuela jónica o milésica, en particular Anaximandro de Mileto (ca. 610-546 a. C.), quien ya había intuido la evolución de los seres vivos. La idea del cambio biológico a través del tiempo (transformismo) fue expresada, previo a Darwin y Wallace, por muchos naturalistas modernos, entre los que se cuentan el ruso Mijaíl Lomonósov (1711-1765), los franceses Georges Buffon (1707-1788) y Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) y Lamarck, quien fue el primero en enunciar formalmente una teoría evolucionista, la que, aunque pobre en argumentación empírica, puede considerarse un claro antecedente a Darwin y Wallace.

En la actualidad no se descarta en ningún ámbito científico la existencia de la evolución biológica, pero los debates en torno a esta se centran básicamente en sus mecanismos, es decir, de qué forma ocurre.

El enunciado original de esta teoría proponía que la evolución es gradual, que no sucede a través de cambios bruscos, sino que es la suma de pequeñas transformaciones durante larguísimos períodos de tiempo, lo que provoca las grandes diferencias que se observan entre los seres vivos. Entendía también que esta capacidad intrínseca que tienen los organismos está afectada por un agente exterior, la *selección natural*, que marca cuál de los cambios brindará mayor supervivencia (que se entiende como éxito reproductivo). A manera de ejemplo, si en una población de mamíferos se da un aumento de la longitud y densidad del pelo, esto los va a favorecer si viven en climas fríos y, por ende, van a ser seleccionados por la naturaleza frente a quienes mantengan su pelo menos denso y más corto, que tenderán a disminuir o a perder sus poblaciones en ese ambiente. Lo contrario ocurriría en climas cálidos. Darwin y Wallace, entonces, daban gran importancia al medio ambiente como factor conductor de la evolución, y el papel de la selección natural como *tamiz* de la diversificación parece muy claro.

Al principio de su formulación y en las postrimerías del siglo XIX y comienzos del XX, la teoría de la evolución tuvo muchos detractores, pero también fervientes defensores. Entre

los paleontólogos firmemente adheridos a esta teoría en esa época se destaca la figura del ilustre argentino Florentino Ameghino (1854-1911).

En los inicios del siglo xx, con el descubrimiento de las mutaciones, la formulación de la teoría cromosómica y el desarrollo de la genética, aquellos cambios intrínsecos que intuyó Darwin en su obra *El origen de las especies por medio de la selección natural* se vieron fuertemente fundamentados, aunque en principio fueron considerados como factores únicos de la evolución, contraponiéndolos a la selección natural. Más adelante, tomando los preceptos básicos del naturalista británico en dicha obra, las investigaciones de Wallace y a la luz de los referidos nuevos descubrimientos de la biología, surge la teoría sintética de la evolución o nueva síntesis. Esta corriente de pensamiento defendió el concepto de evolución como un cambio gradual (*gradualismo*), provocado por la selección natural, de mutaciones al azar. Entre los paleontólogos, la nueva síntesis tuvo un claro representante en la figura del brillante científico estadounidense George Gaylord Simpson.

Para Simpson y la gran mayoría de los paleontólogos de su momento, la selección natural juega un papel preponderante en la evolución del mundo orgánico y los cambios deben haber sido graduales, pero grandes, al ser sumados en los amplios lapsos del tiempo geológico. Los hiatos o *lagunas* en el registro geológico y paleontológico —y consecuentemente las ramas desconocidas del árbol de la vida (fig. 1.1)— se interpretan como momentos de ausencia de sedimentación o pérdidas de información por procesos erosivos o condiciones no aptas para la fosilización, por lo que solo se conocen algunos eslabones de la gran cadena evolutiva.

En la década de 1970, dos paleontólogos estadounidenses —Stephen Jay Gould y Niles Eldredge— revisan la teoría de la evolución a la luz del registro fósil y proponen una hipótesis reinterpretativa de los mecanismos evolutivos, que fue denominada *de los equilibrios interrumpidos* (*punctuated equilibria*). Esta propuesta generó un gran debate, que todavía perdura.

Eldredge y Gould restan importancia al gradualismo y al papel conductor de la selección natural en su sentido tradicional y hablan en favor de factores más azarosos como modeladores de los cambios biológicos. Las diferencias que se ven en el registro fósil de las distintas capas de la Tierra parecen indicar más claramente cambios bruscos que graduales. No interpretan los hiatos de la misma manera que los paleontólogos defensores de la teoría sintética. En la evolución —dicen Gould y Eldredge— habría habido grandes momentos estáticos y otros de cambios sustanciales. Los grandes cambios se habrían dado en lapsos geológicamente cortos (del orden de miles de años) y, por tanto, de menos probable registro en las rocas (fig. 7.1). Durante la mayor parte del tiempo geológico entre las breves etapas de transformaciones rápidas y profundas los organismos permanecen más o menos incambiados.

Si se pasaran finas líneas transversas al azar sobre la figura 7.1.B, es más probable que estas intercepten los momentos largos, estáticos en cuanto a forma, que los breves de divergencia morfológica. Dichas líneas se podrían equiparar a las muestras que observan los paleontólogos.

De acuerdo con esta nueva interpretación, los principales cambios evolutivos pueden entonces haberse dado más *a saltos* (saltacionismo) que gradualmente. La evolución a saltos tiene sus antecedentes en las ideas primarias del naturalista francés Étienne Geoffroy Saint-Hilaire y, más recientemente, del genetista alemán Richard Goldschmidt (1878-1958) quien, oponiéndose a la teoría sintética, hablaba de los «monstruos prometedores»,



organismos surgidos por grandes mutaciones cuyos cambios, casualmente, resultan adaptativos.

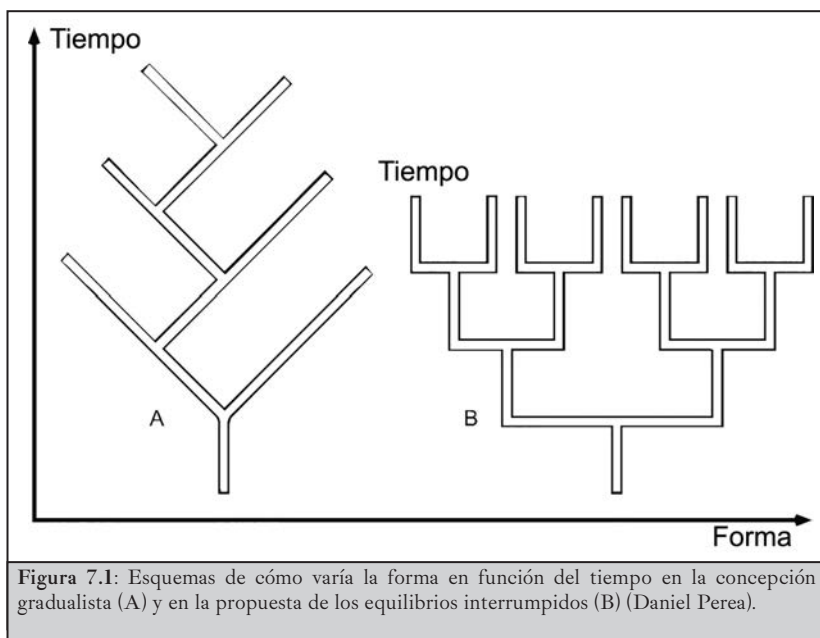


Figura 7.1: Esquemas de cómo varía la forma en función del tiempo en la concepción gradualista (A) y en la propuesta de los equilibrios interrumpidos (B) (Daniel Perea).

La selección natural actuaría, además, en forma diferente; se agregaría otro nivel y se seleccionaría a los novedosos organismos surgidos en esos rápidos momentos (macroevolución) y no *modelando* a los organismos paso a paso (microevolución) como propone la concepción gradualista. Por lo tanto, su papel permanente no habría sido tan fundamental para la evolución y quizás el azar haya tenido más peso del sospechado.

La importancia del papel de la selección natural también ha sido desestimada desde otras áreas de estudio como la genética molecular: el neutralismo, que sostiene que la gran mayoría del cambio molecular es adaptativamente neutro, se basa en la deriva genética que refiere al muestreo al azar de las células sexuales debido al tamaño finito de las poblaciones naturales. El neutralismo, propuesto independientemente por el japonés Motō Kimura (1924-1994) en 1968, el estadounidense Jack Lester King (1934-1983) y el inglés Thomas H. Jukes (1906-1999) en 1969, cuenta con muchos detractores.

En la actualidad, el debate se centra en demostrar si la macroevolución —que implica los cambios de grandes grupos biológicos por encima de las especies— es una consecuencia de la microevolución, que define los pequeños cambios a nivel de genes y dentro de poblaciones de una determinada especie o si, por el contrario, ambos fenómenos responden a mecanismos diferentes.

## Las extinciones masivas

Hay un conjunto de importantes episodios de la historia de la vida que han sido marcados por abruptas caídas de la biodiversidad, es decir, por extinciones masivas. Las causas y consecuencias de estas han sido y son un permanente motivo de controversia. En general se manejan la caída de asteroides, las glaciaciones y consecuentes variaciones del nivel del mar, el acrecimiento de continentes y el vulcanismo (y fenómenos asociados) como probables motivos de las principales extinciones masivas. Se reconocen muchas, pero se distinguen seis principales que marcan importantes divisiones en la tabla geocronológica: el fin de los períodos Ordovícico (O), Devónico (D), Pérmico (P), Triásico (Tr) y Cretácico (K) (figs. 2.1 y 7.2).

La lectura del registro fósil en las rocas estratificadas da una clara idea de que el planeta y la vida han sufrido grandes cambios a lo largo del tiempo geológico. Este razonamiento es muy evidente al comparar las biotas contenidas en estratos de diferentes edades, las que, si las comparamos entre sí, parecen diferir más en sus características cuanto más extenso sea el lapso que las separa.

La Tierra ha pasado por episodios puntuales y recurrentes que han afectado enormemente su superficie y consecuentemente una de sus capas más superficiales: la biósfera, aquella capa que corresponde a la vida. Estos fenómenos afectaron a todo el planeta y dejaron su nítida evidencia en la litósfera, de tal forma que las principales divisiones del tiempo geológico están pautadas por grandes cambios en las comunidades biológicas antiguas, los que son consecuencia de una abrupta disminución de su diversidad en determinados momentos de la historia del planeta (figs. 2.1 y 7.2).

Como especulan algunos paleontólogos, quizás luego de estos episodios catastróficos o extinciones masivas (aquellas que afectaron a más de un 30% de las especies, abarcaron un amplio rango ecológico y se dieron dentro de un breve lapso, por una única causa o varias causas vinculadas) la evolución puede haber actuado en forma diferente, por lo menos para algunas poblaciones o comunidades biológicas.

Según la opinión generalizada de los especialistas, las extinciones masivas afectaron el 30% o más de la biota terrestre en cada caso y las mejor documentadas o con evidencias más claras son cinco, ocurridas a fines del Ordovícico (450 m. a.), fines del Devónico (360 m. a.), fines del Pérmico (255 m. a.), fines del Triásico (205 m. a.) y fines del Cretácico (66 m. a.).

La extinción del Ordovícico involucró exclusivamente a los seres marinos, ya que los continentes, muy probablemente, aún no contenían vida compleja. Se atribuye esta extinción a glaciaciones, que hicieron descender abruptamente la temperatura de los mares.

La extinción masiva de fines del Devónico también afectó principalmente a organismos marinos. Sus causas habrían sido glaciaciones y consecuente descenso del nivel del mar con la desaparición de las plataformas continentales, donde existía la mayor diversidad biológica.

La más severa de todas las extinciones es la de fines del Pérmico. Sucede en momentos de la formación de la Pangea, que implicó la unión de los continentes existentes en una masa continental única. Esto trajo aparejado fenómenos de subducción y levantamiento de placas de la corteza terrestre (cap. 6), lo que provocó un vulcanismo generalizado. Últimamente, se ha propuesto que el vulcanismo produjo una cascada de acontecimientos que cambiaron la composición oceánica y hasta el clima del planeta (calentamiento global),

al haber causado un calentamiento inicial que indujo la liberación de hidratos de gas del subsuelo marino y del permafrost. La mayor crisis biológica se produjo en los ambientes marinos, pero también se extinguieron muchos vegetales y algunos animales terrestres.

A fines del Triásico la Pangea comienza a fragmentarse y se dan fenómenos de vulcanismo muy extendidos en la zona central de este supercontinente. Se extinguen alrededor del 20% de las especies marinas y muchos animales terrestres.

La última gran extinción, de fines del Cretácico, es quizás la más conocida por todos, debido a que en esta desaparecieron los grandes reptiles que caracterizaron la Era Mesozoica, pero también se extinguió otro importante conjunto de seres en mares y continentes, lo que hace que se considere la segunda más grande conocida. Su causa se debió a la caída de grandes cuerpos extraterrestres, al vulcanismo muy extendido e intenso o a ambas cosas combinadas, según la opinión de los especialistas.

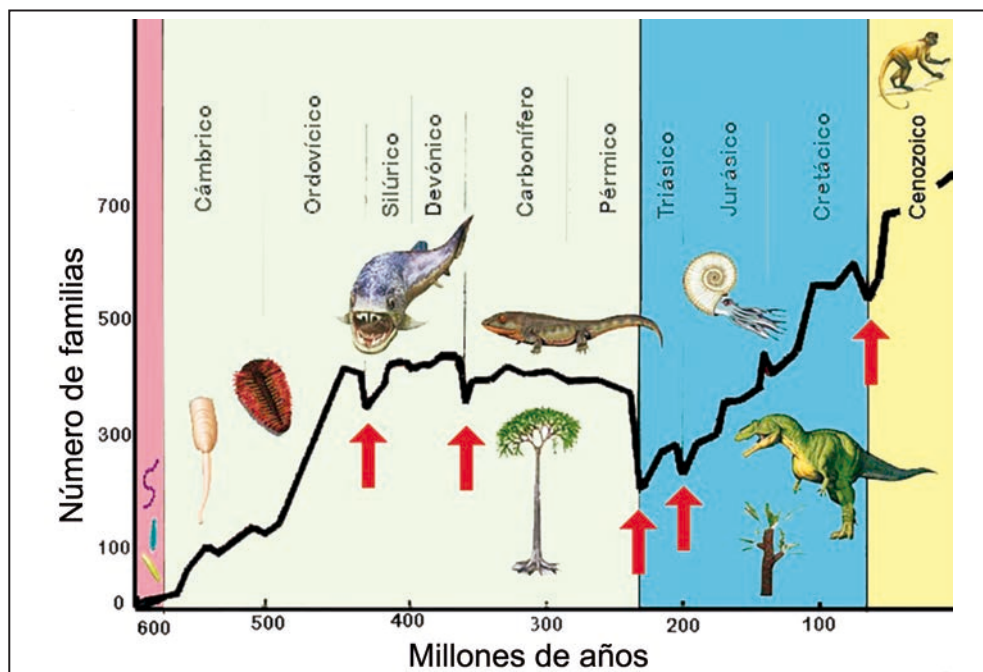


Fig. 7.2: Número de familias a través del tiempo. Las flechas marcan las cinco grandes extinciones masivas del Fanerozoico (Daniel Perea).

## Preguntas

1. ¿Qué expresa el principio de la selección natural?
2. ¿Cómo se pueden explicar los hiatos en el registro fósil?
3. ¿Qué expresa la hipótesis de los equilibrios interrumpidos?
4. ¿Cómo se explica la microevolución?
5. ¿Cómo se explica la macroevolución?
6. ¿Qué se entiende por extinciones masivas? Explicar las consecuencias y causas probables de por lo menos dos de estas.

# Registro fósil en el Precámbrico y en el Paleozoico

Los primeros más de 4000 millones de años de la historia de la Tierra —conocidos informalmente como Precámbrico— son los menos conocidos. La evidencia paleontológica indica que la vida en la Tierra tiene más de 3500 millones de años. En efecto, los fósiles más antiguos tienen aproximadamente esa antigüedad y se interpretan como organismos procariotas (con células pequeñas y carentes de membrana nuclear). La explicación científica más aceptada para el origen de la vida es la llamada *hipótesis bioquímica*, en la que se propone el surgimiento de los primeros seres vivos a partir de sustancia orgánica inanimada («caldo primigenio» o «sopa prebiótica») en la antigua atmósfera reductora de hace unos 4000 millones de años. Esta hipótesis fue planteada, en términos modernos, al mismo tiempo por el bioquímico ruso Aleksandr Oparin (1894-1980) y el biólogo británico John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964), en el año 1929.

Posteriormente, varios científicos efectuaron experiencias recreando las primitivas condiciones y sometiendo a ellas los elementos químicos esenciales de la vida (carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno), pero solo se obtuvieron moléculas orgánicas complejas y algunas protocélulas de corta vida. Según esta hipótesis, los primeros seres vivos debieron de ser heterótrofos —del griego *ετερό* (eteró ‘distinto’) y *τροφος* (trofos ‘alimento’)—, es decir, que necesitaban de sustancia orgánica elaborada o compleja, aquella que componía el «caldo primigenio». A partir de algunos de estos deberían haber surgido, por mecanismos evolutivos, los autótrofos —del griego *αυτός* (autós ‘solo’ ‘por sí mismo’)—, organismos que se adaptaron a elaborar su propia sustancia orgánica a partir de sustancia inorgánica, utilizando la energía disponible de alguna reacción química (quimiosíntesis), o de la luz del sol (fotosíntesis). Una variante reciente de la hipótesis bioquímica puede ser el modelo hidrotermal, propuesto por Euan G. Nisbet de la Universidad de Londres y Norm H. Sleep de la Universidad de Stanford (California), en el que el común ancestro biológico universal sería algún procariota hipertermófilo (adaptado a condiciones extremas de temperatura) y el origen de la vida se habría dado en condiciones de altas temperaturas, quizás similares a las actuales fumarolas o chimeneas negras en fondos oceánicos.

## Eones Hádico, Arcaico y Proterozoico: el *Precámbrico*

### Eón Hádico

El Eón Hádico comprende desde los 4600 m. a. hasta los 4000 m. a. Se inicia con el origen de la Tierra y su nombre hace referencia al dios griego del infierno, Hades, debido a las condiciones que reinaban en ese momento. El planeta estaba en constante magmatismo y colisionaba frecuentemente con otros cuerpos celestes del sistema solar. La atmósfera

estaba cargada de diversos gases calientes, tales como CO<sub>2</sub>, nitrógeno, vapor de agua e hidrógeno, entre otros. La temperatura de la superficie terrestre superaba los 230 °C.

Este eón finaliza con la estabilización de la atmósfera primitiva y la eliminación del efecto invernadero provocado por los gases a altas temperaturas, lo que provoca un enfriamiento del planeta y, por lo tanto, la solidificación de las rocas y formación de cuerpos de agua a lo largo del planeta.

## Eón Arcaico

El Eón Arcaico abarca desde los 4000 m. a. hasta los 2500 m. a. Inicia con el enfriamiento de la Tierra y la formación de las masas continentales y los océanos. Su nombre viene del griego y quiere decir ‘inicio’ ‘origen’, ya que antiguamente se creía que era el momento en que había comenzado la historia de la Tierra.

Los seres procariotas son los primeros en aparecer en el registro fósil, quizás primero como formas heterótrofas y luego como formas autótrofas. Los registros más antiguos están incluidos en rocas de unos 3500 millones de años que se encuentran en Australia. Aparecen como formas unicelulares o como colonias entre las que se distinguen los estromatolitos, estructuras macroscópicas generalmente calcáreas y formadas por la acreción de sucesivas capas de algas verde-azules (cianofíceas). Estas se integran al dominio de las bacterias (Bacteria) que, junto con el dominio de las arqueobacterias (Archaea), constituyen los seres procariotas (cap. 1, fig. 1.1). La presencia a lo largo de todo el planeta de estos seres autótrofos, cuyo producto de desecho es el O<sub>2</sub>, llevó a la acumulación paulatina de este gas en la atmósfera a partir de los 2800 m. a.

## Eón Proterozoico

El Eón Proterozoico abarca desde los 2500 m. a. hasta los 542 m. a. El inicio de este eón está marcado por la concentración de O<sub>2</sub> en la atmósfera, como resultado de la actividad fotosintética de organismos procariotas autótrofos y el enterramiento masivo de carbono. Este proceso inició en el Arcaico hace unos 2800 m. a. y finaliza hace aproximadamente 2000 m. a.; se evidencia por la presencia de estructuras de oxidación de hierro (*hierro bandeado*).

En este momento los estromatolitos alcanzan su mayor diversidad y abundancia, con su pico hace unos 1200 m. a. y aún perduran en la actualidad, aunque son mucho menos abundantes. Hace poco menos de 2000 m. a., comienza a aparecer un conjunto de microfósiles de mucho mayor tamaño que cualquier célula procariota. Estos organismos corresponden a los primeros eucariotas (Eucharya, fig. 1.1), es decir, los primeros seres vivos con células grandes y complejas, cuyo núcleo está rodeado por una membrana. La hipótesis más aceptada sobre el origen de los eucariotas es la *teoría endosimbiótica*, propuesta por la bióloga estadounidense Lynn Margulis en 1970: se sustenta en la conjunción o simbiosis entre dos o más células procariotas para formar una estructura mayor y más compleja.

Los organismos multicelulares —es decir, aquellos que trascienden el nivel de organización de meras colonias o agregados de organismos unicelulares— surgen a partir de células eucariotas, por lo que todos ellos pertenecen a este gran dominio de seres (fig. 1.1). Las evidencias más antiguas que se tienen de este tipo de organización son dudosas o muy discutidas. Estas son algas filamentosas (que pueden considerarse plantas multicelulares o metafitas) procedentes de rocas de China de unos 2000 m. a. de antigüedad. Los registros de supuestos animales multicelulares (metazoos) más antiguos proceden también de China

y corresponden a restos de animales similares a gusanos de unos 750 m. a. de antigüedad.

Hace poco más de 700 m. a. se registran evidencias de una enorme glaciación, quizás la más grande que haya afectado la Tierra. Se supone que en este momento los glaciares llegaron hasta el ecuador terrestre, por lo que todo el planeta se habría asemejado a una gran *bola de nieve*. Este fenómeno habría propiciado una importante caída de la diversidad biológica existente al momento; el período correspondiente a esta glaciación se denomina, precisamente, *Criogénico*, en referencia al enfriamiento generalizado.

A fines del Proterozoico, en la Era Neoproterozoica (635-542 m. a.), ya disipada la gran glaciación del período Criogénico, se desarrolló un tipo particular de organismos, conocidos como biota de Ediacara, llamada así por haberse encontrado originalmente en la región de Ediacara Hills (sur de Australia), lugar que también da nombre al último período de esta era, el período Ediacárico. Estos organismos fueron tradicionalmente interpretados como verdaderos metazoos vinculados a las medusas y gusanos actuales, según la opinión del paleobiólogo ruso Mikhail A. Fedonkin, uno de los principales especialistas en esta biota. Otro de los especialistas —el paleontólogo alemán Adolf Seilacher— opina que se trata, en su mayoría, de formas muy particulares no relacionadas con ningún ser actual, e inclusive pone en tela de juicio el carácter multicelular de algunos de ellos. La biota de Ediacara se halla muy bien representada en rocas del sur de Australia y norte de Rusia (fig. 8.1).



Fig. 8.1: Reconstrucción de la biota de Ediacara (autor: Ryan Somma, Flickr).

Sin duda, en el Neoproterozoico se gestaron los principales acontecimientos que propiciaron la gran expansión de la vida al comienzo del Eón Fanerozoico, a comienzos del Período Cámbrico, lo que se denomina, en sentido figurado, la *gran explosión cámbrica*.

## El inicio del Eón Fanerozoico: la Era Paleozoica

El advenimiento del Paleozoico (fig. 2.1) sobreviene con el desarrollo generalizado del esqueleto en los animales y la gran diversificación de faunas acuáticas. Está caracterizado por fósiles de muchos tipos de animales extintos.

### Cámbrico, Ordovícico, Silúrico y Devónico

El primer período de la Era Paleozoica (542-485 m. a.) se caracteriza por lo que se denominó la *explosión cámbrica*. Esto fue el surgimiento repentino de una gran diversidad y abundancia de animales de variada complejidad, en la que aparecen la mayoría de las líneas evolutivas que llegan hasta el presente (fig. 8.2). Muchos de los organismos que surgieron en este momento se extinguieron sin dejar ningún tipo de descendencia.

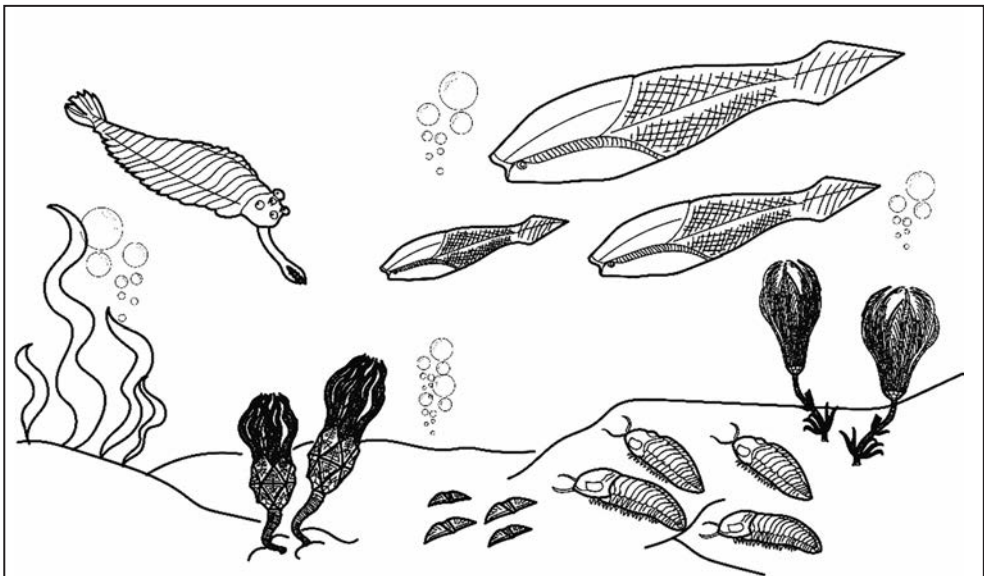


Fig. 8.2: Animales de comienzos del Cámbrico: organismos tales como *Opabinia* (arriba a la izquierda), entre otros, fueron formas raras que solo vivieron en este período y cuya afinidad biológica se desconoce. A este tipo de organismos se los denomina taxonómicamente *incertae sedis*, latinismo que significa 'ubicación incierta'. Otros, como trilobites, braquiópodos, equinodermos y vertebrados, subsistieron en períodos subsiguientes, algunos llegando a la actualidad (Fernanda Cabrera).

La biota del Cámbrico es bien conocida debido a que buena parte del registro fósil de este momento se encuentra en varios yacimientos a lo largo del mundo, en los que los fósiles aparecen con una excelente preservación, abundancia y diversidad. A este tipo de depósitos se les denomina *Lagerstätte* (ver cap. 3). Los más conocidos para este período son los de Burgess Shale (Canadá), Sirius Passet (Groenlandia) y Chengjiang (China).

Toda la vida de este período es marina. En cuanto a la flora, hay registros de algas y de plantas marinas macroscópicas. Respecto a la fauna, ya se mencionó que muchas formas raras son exclusivas de este momento (*Anomalocaris*, *Opabinia*), pero también surgirán los primeros representantes de la mayoría de los filos actuales: moluscos (gasterópodos, bivalvos), equinodermos (crinoideos), braquiópodos, briozoos, anélidos, onicóforos,



hemicordados (graptolites) y cordados (peces sin mandíbulas). En el caso de poríferos (esponjas, arqueociatos) y cnidarios (medusas, corales), si bien su registro seguro es a partir de este período, hay evidencias para considerar que habrían surgido en algún momento anterior, durante el Proterozoico. Los artrópodos (trilobites, crustáceos) habrían estado muy representados en este momento, siendo de los organismos más abundantes en todos los conjuntos faunísticos desde su surgimiento hasta el presente. Los principales representantes de este grupo en este momento son los trilobites (fig. 8.2), artrópodos marinos que fueron particularmente diversos y abundantes en los sustratos oceánicos durante todo el Paleozoico.

Asimismo, los artrópodos son los primeros animales en dejar evidencia de haber salido del medio acuático, en donde ya los primeros vegetales terrestres —como licopodiales y equisetales (fig. 8.3)— comenzaban a desarrollarse. Los peces aparecen tempranamente, en el Cámbrico, y se diversifican en los períodos subsiguientes en ambientes marinos y dulceacuícolas (figs. 8.2 y 8.4).



Fig. 8.3: Los primeros vegetales terrestres proliferaron en ambientes pantanosos en los que también comenzaron a evolucionar los primeros artrópodos terrestres y posteriormente los anfibios (Eduard Riou [1838-1900] from *The World Before the Deluge*, 1872, Estados Unidos [Creative Commons]).

## Carbonífero y Pérmico

Los primeros tetrápodos (anfibios) surgen a partir de los peces, y comienzan a conquistar el medio terrestre en el Devónico (fig. 8.5). Los amniotas (reptiles y sinápsidos), derivados de estos, se diversifican en los últimos períodos del Paleozoico, cuando también se hace abundante la flora terrestre (figs. 8.6 y 8.7). Al principio de esta era comienza a configurarse el gran continente austral de Gondwana mientras al norte diversas masas continentales aisladas convergen en el continente de Laurasia. Sobre fines de esta era los citados supercontinentes se unen y forman uno solo, denominado Pangea (fig. 6.1).

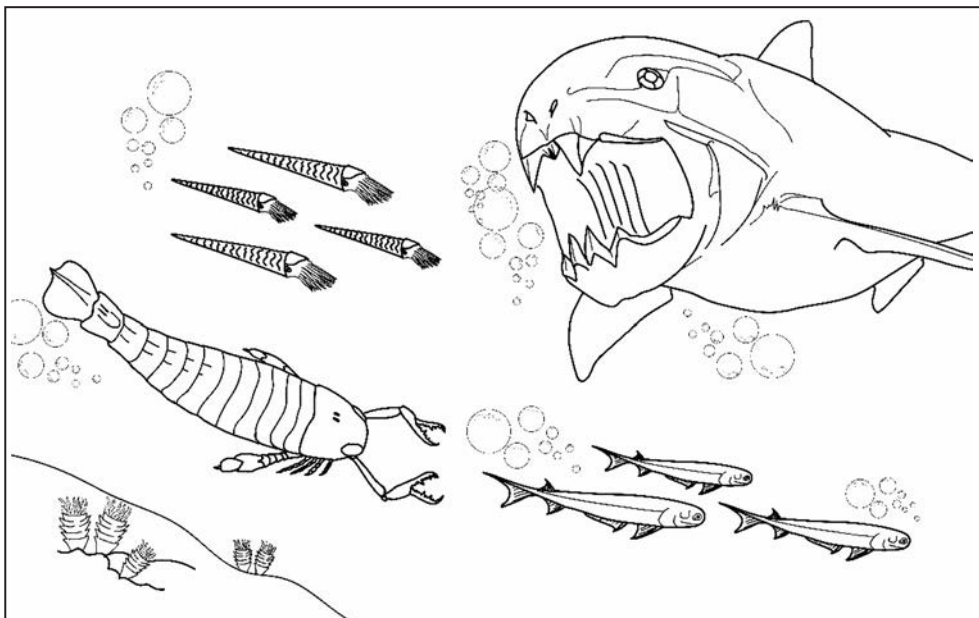


Fig. 8.4: Diversificación de depredadores acuáticos durante los comienzos del Paleozoico. A la derecha, peces con mandíbula; a la izquierda, moluscos cefalópodos y artrópodos (gigantostáceos) (Fernanda Cabrera).

El fin del Paleozoico está marcado por la mayor extinción masiva conocida que habría afectado a más del 90% de las especies marinas y cerca del 70% de las especies terrestres (cap. 7, fig. 7.2). Hoy día, algunas de las causas más aceptadas para esta gran extinción son, por un lado, los grandes derrames de lava que afectaron a la Pangea desde el norte, conocidos como *vulcanismo siberiano*. Este fenómeno catastrófico tuvo nefastas consecuencias directas e indirectas sobre la vida en el planeta. Por otro lado, la reducción de gran parte de las plataformas continentales al unirse los continentes en la formación del supercontinente Pangea contribuyó a la gran pérdida de diversidad marina, dado que en las plataformas continentales es donde se desarrolla la mayor parte de la biota marina.



Fig. 8.5: Los anfibios, primeros vertebrados capaces de desplazarse en tierra. *Labyrinthodontia* (autor: Pavel.Riha.CB, Creative Commons).



Fig. 8.6: A la derecha, un anfibio y a la izquierda, un sinápsido (representante de uno de los linajes de amniotas), primeros vertebrados bien adaptados al medio terrestre en el Pérmico. *Dimetrodon gigas* y *Eryops megacephalus* (autor: Dmitry Bogdanov, Creative Commons).



Fig. 8.7: Un sinápsido capturando un anfibio serpentiforme. *Ophiacodon*. (Dominio público, Creative Commons).

## Preguntas

1. ¿Qué es el Precámbrico y cómo se podría caracterizar brevemente desde el punto de vista paleontológico?
2. ¿Qué son los estromatolitos y cuál es su biocrón aproximado?
3. Mencionar dos grupos de fósiles característicos del Paleozoico.
4. ¿Cuáles son los primeros animales que conquistan el medio terrestre?

# Registro fósil en el Mesozoico

## Radiación adaptativa luego de la gran extinción pérmica

### Vida y vulcanismo en la Pangea

### Diversificación de los reptiles y origen de los dinosaurios

### La última gran extinción

El Mesozoico (etimológicamente ‘vida animal media’), también conocido como *era de los reptiles* (fig. 2.1), se caracteriza por fósiles que incluyen tipos de organismos tanto modernos como extintos. Esta era se subdivide en tres grandes períodos: el Triásico (251-199,6 m. a.), el Jurásico (199,6-145,5 m. a.) y el Cretácico (145,5-65,5 m. a.). Durante esta era, la fauna y la vegetación terrestre cambiaron drásticamente a nivel global: evolucionaron muchas formas modernas de plantas, invertebrados y peces; los dinosaurios hacen su aparición a inicios del Triásico y dominan los ecosistemas terrestres, mientras que en los océanos dominan grandes reptiles marinos y en el aire, los pterosaurios. Todas estas formas de vida prosperaron bajo un clima cálido y tropical que se mantuvo hasta el deterioro climático de fines del Cretácico.

Luego de la gran extinción pérmica que marca el final de la Era Paleozoica hace unos 252 millones de años, la Pangea fue el único gran continente existente durante el Triásico. En el centro de este supercontinente, los fenómenos de magmatismo fueron muy acentuados; se reconoce una gran provincia magmática denominada *provincia magmática centroatlántica* (CAMP, por sus siglas en inglés) debido a la futura ubicación de los orígenes del actual océano Atlántico. La intensa actividad volcánica fue una de las características más notables de la Era Mesozoica, motivo por el que, muy probablemente, fue la era más cálida de todas.

En el Triásico se diversifican un conjunto de organismos, tanto en ámbitos marinos como continentales. Los moluscos, corales, crustáceos y equinodermos comienzan a dominar en los sistemas acuáticos, así como peces óseos, cartilagosos, grandes anfibios laberintodontes y reptiles marinos. Se diversifican los reptiles (fig. 9.1); en los ambientes terrestres los arcosaurios comienzan a desplazar a los terápsidos. Surgen los primeros representantes de las tortugas, dinosaurios, pterosaurios y mamíferos. Se diversifican los

insectos. Las plantas del género *Dicroidium* se hacen dominantes en muchas partes de Pangea. A finales de este período comienza a fragmentarse este supercontinente y se dan fenómenos de vulcanismo muy extendidos en su zona central. Esta es la probable causa de la extinción de alrededor del 20% de las especies marinas y muchos animales terrestres (cap. 7), que afectó severamente a los grandes anfibios, la mayoría de los terápsidos (sinápsidos emparentados con los mamíferos), peces conodontos y reptiles placodontos.

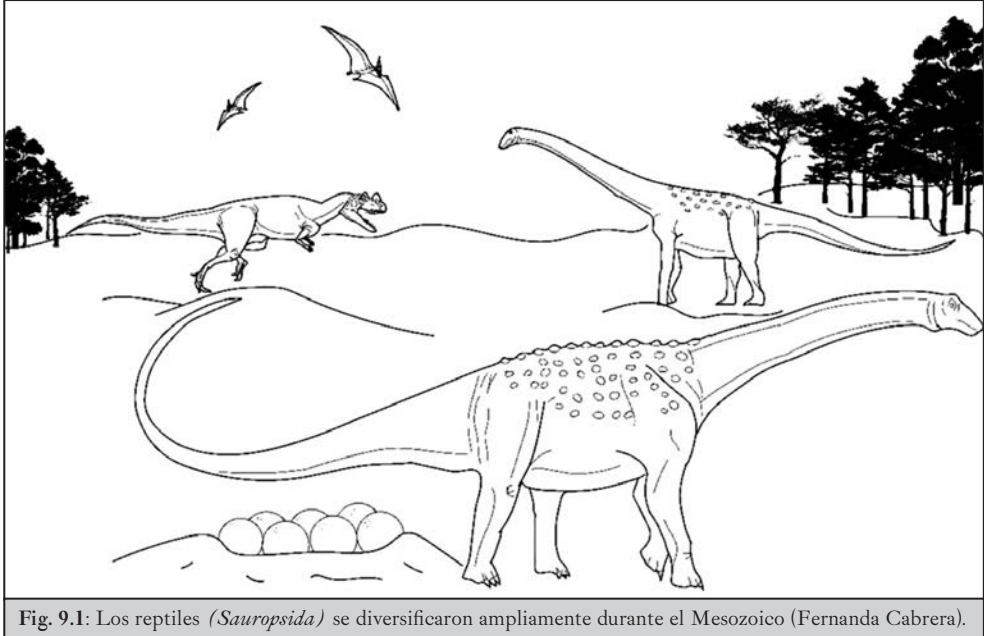


Fig. 9.1: Los reptiles (*Sauropsida*) se diversificaron ampliamente durante el Mesozoico (Fernanda Cabrera).

El Jurásico se caracteriza por la gran diversificación y dominancia de los dinosaurios en todos los ambientes terrestres; se desarrolla también una nueva modalidad de vuelo entre los vertebrados, con el surgimiento de las aves. Las plantas gimnospermas —en particular las coníferas, bennettitales y cícadas (fig. 9.2)— abundan en diversas regiones.

En estos ambientes se desplazaban dinosaurios bípedos carnívoros (terópodos) y cuadrúpedos herbívoros como los estegosaurios, anquilosaurios y los gigantesos saurópodos, con extremidades columnares y cuello y cola muy largos.

En los expandidos mares tropicales existieron grandes arrecifes coralinos y comenzó a surgir una gran diversidad de tiburones, peces actinopterigios y reptiles depredadores adaptados a la vida acuática (plesiosaurios, ictiosaurios, mosasaurios). Entre los invertebrados, los moluscos como amonites, belemnites, bivalvos y gastrópodos se expandieron en los ambientes marinos, lo mismo que diversos grupos de equinodermos (erizos, crinoideos y estrellas de mar), crustáceos decápodos y braquiópodos terebratulidos y rinconélidos (fig. 9.3). Estos organismos *ganaron* territorio gracias al levantamiento del nivel del mar, que cubrió grandes áreas continentales y profundizó las plataformas existentes. Las nuevas condiciones de mayor profundidad y sustratos arenosos o fangosos blandos favorecieron la diversificación de estos organismos.



Fig. 9.2: Reconstrucción de fauna y flora características de un ecosistema terrestre del Mesozoico (autor: Gerhard Boeggemann, Creative Commons).

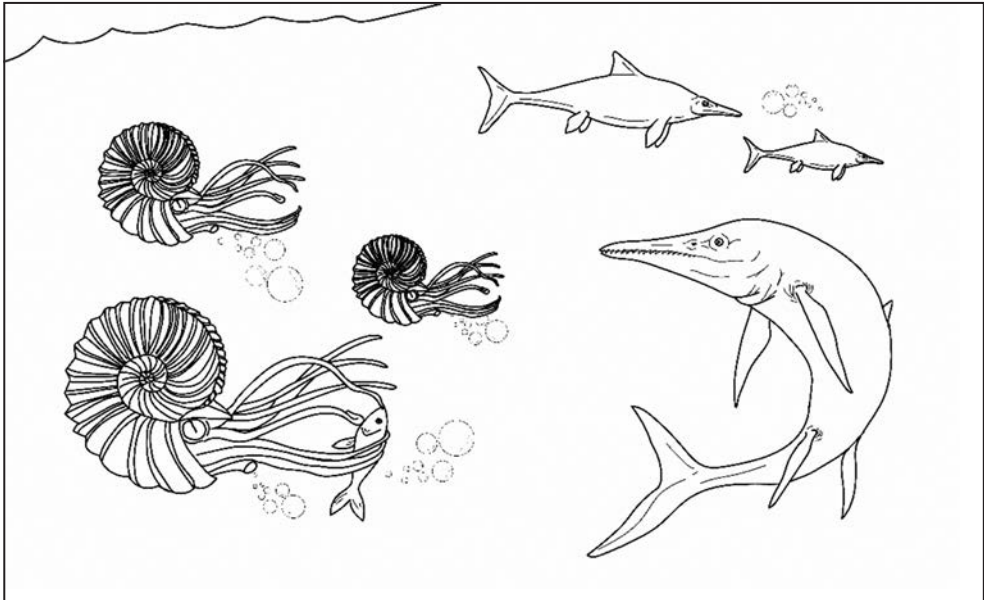


Fig. 9.3: Los amonites (izquierda) e ictiosaurios (derecha) abundaron en los ambientes marinos durante el Mesozoico (Fernanda Cabrera).

Los dinosaurios fueron sumamente diversos en los ambientes terrestres durante la mayor parte del Mesozoico. De acuerdo con la clasificación, estos se dividen en dos grandes grupos: ornitisquios (Ornithischia) y saurisquios (Saurischia), basándose en la morfología de los huesos de la pelvis (fig. 9.4). Dentro de los saurisquios se encuentran las aves, los únicos dinosaurios que subsisten en la actualidad. Junto con las primeras aves mesozoicas como *Archaeopteryx* (fig. 9.5) —que aún poseían garras, dientes y colas relativamente largas— en el aire se desplazaba una gran variedad de pterosaurios. Algunos de estos llaman la atención

por su recubrimiento corporal o por el extraño despliegue de crestas. Entre ellos también están los mayores animales voladores conocidos.

Los mamíferos se encuentran presentes como pequeños animales de aspecto similar al de una musaraña. A comienzos de este período, la Pangea se sigue fragmentando y se configuran dos grandes masas continentales: una al norte, Laurasia, y otra al sur, Gondwana (cap. 6, fig. 6.1), dentro de las que se generaron importantes biomas desérticos y selvas tropicales. A fines del Jurásico, hace unos 150 millones de años, también se fragmentaban ambos supercontinentes en diversas masas menores, que se irán separando paulatinamente unas de otras.

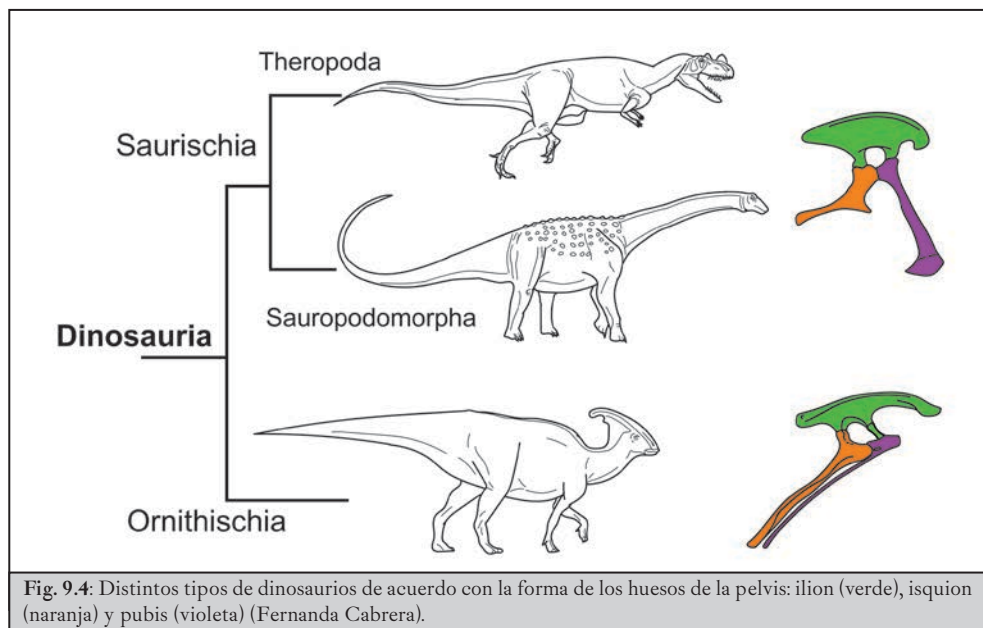


Fig. 9.4: Distintos tipos de dinosaurios de acuerdo con la forma de los huesos de la pelvis: ilion (verde), isquion (naranja) y pubis (violeta) (Fernanda Cabrera).

Durante el período Cretácico continúa esta separación de continentes, Gondwana se fragmenta completamente y comienza a dar lugar a una configuración de continentes más similar a la actual, con un joven océano Atlántico que acumuló por momentos arcillas negras, ricas en materia orgánica, responsables de la existencia hoy en día de yacimientos de petróleo y gas. En algunos de estos continentes habitaron los vertebrados terrestres más grandes que jamás hayan existido, los titanosaurios (grupo de Sauropodomorpha, fig. 9.4), aunque también tuvieron representantes de tamaño modesto. Estos eran los herbívoros más comunes de Gondwana y probablemente se alimentaban en gran parte de hojas de coníferas. Eran tal vez presa de grandes terópodos (Theropoda, fig. 9.4) como los carcarodontosaurios y los abelisaurios. Otros terópodos de estas latitudes eran los especializados espinosaurios, que incluían peces en su dieta y probablemente pasaban gran parte de su tiempo en el agua. En otros continentes, fueron más frecuentes los celurosaurios, que incluían pequeños depredadores emplumados (p. ej. raptors), terópodos herbívoros (p. ej. terizinosaurios), y grandes dinosaurios carnívoros como los tiranosaurios, que depredaron sobre herbívoros, bípedos (ornitópodos) o cuadrúpedos con cuernos (ceratopsios). En los ríos y grandes lagos vivían cocodrilos gigantes, aunque también (particularmente en Gondwana) existían cocodrilos primitivos adaptados a la vida en tierra y con dientes y dietas muy variadas.





Fig. 9.5: *Archaeopteryx*, del Jurásico de Alemania, es el ave más antigua bien conocida (autor: Wolfgang Sauber, Creative Commons 3.0).

Los mamíferos eran en general pequeños, pero ya se habían adaptado a muy diversas modalidades de vida, volviéndose numéricamente significativos. Surgen los monotremas, marsupiales y placentarios. Las cálidas plataformas marinas bullían de vida mientras grandes *monstruos* depredadores surcaban las aguas. En los continentes surgían las plantas con flores (angiospermas) asociadas a nuevos tipos de insectos, y probablemente las primeras praderas. Hacia mediados del Cretácico, tanto la temperatura como el nivel del mar llegan a un máximo; se ve una expansión de pequeños animales (aprovechada por los mamíferos) asociada al deterioro climático que comienza.

Sobre finales de esta era comienzan a vislumbrarse los actuales continentes y a formarse el océano Atlántico. El fin del Mesozoico está caracterizado por la última extinción masiva (cap. 7) en la que muchas formas de vida desaparecieron, entre estas los más notorios son los dinosaurios no avianos, pterosaurios y gran parte de la fauna marina como los amonites y reptiles acuáticos. La causa más reconocida para esta extinción es el impacto de un gran asteroide sobre la Tierra, hace 66 m. a. (cráter de Chicxulub, en la península de Yucatán), así como el gran vulcanismo asociado y sus consecuencias. La caída del meteorito, asociada a la variación climática, *reinicia* un ciclo de destrucción-evolución-dispersión y recuperación de la flora y fauna.

## Preguntas

1. Mencionar dos grupos de organismos característicos del Mesozoico y describir brevemente uno de estos.
2. ¿A qué se llama *Archaeopteryx* y a qué período pertenece? Describirlo brevemente.
3. ¿Qué son las angiospermas y en qué período se registran por primera vez?
4. ¿Cuáles fueron los animales terrestres más grandes que jamás hayan existido? Describirlos brevemente.

# Registro fósil en el Cenozoico

## Diversificación de los mamíferos y las angiospermas

## Las glaciaciones y desarrollo de los grandes biomas modernos

## Origen de los primates y el linaje humano

Luego de la gran última extinción de fines del Cretácico, hace 66 millones de años, da comienzo la actual Era Cenozoica (del griego *καινός*, *kainós* ‘nuevo’ y *ζῶον*, *zoē* ‘vida’), también conocida como *era de los mamíferos*, caracterizada por organismos muy similares a los que viven en la actualidad. La gran devastación que dio por tierra con los enormes dinosaurios y otros muchos seres dio pie a la conquista de nichos vacíos por parte de nuevos organismos, entre los que particularmente se destacan, en ambientes continentales, los mamíferos terios (marsupiales y placentarios, fig. 10.1), las aves y las plantas angiospermas. En los mares, tipos modernos de moluscos, equinodermos, corales y artrópodos se hicieron dominantes, mientras que los grandes reptiles marinos fueron sustituidos por las ballenas y delfines. En esta era los continentes adquieren su configuración actual, terminan de separarse todos los que conformaban Gondwana (Australia se separa de Antártida y esta de Sudamérica) y se da un paulatino enfriamiento del planeta.

Durante el primer período de esta era, el Paleógeno, el clima se mantuvo cálido, aunque la Antártida ya empezaba a congelarse. Comienzan a extenderse las primeras praderas con diversas plantas herbáceas, en particular las gramíneas y los primeros mamíferos de gran tamaño. Entre estos últimos aparecen los linajes primitivos con características propias en cada continente, los que derivarán en las comunidades más modernas que caracterizan el mundo actual. Los marsupiales se desplazan principalmente a los continentes del sur, mientras que los placentarios conquistan todos los continentes menos Australia; otros también comienzan a adaptarse al medio ambiente marino. Este último continente se aisló tempranamente y en él evolucionó una biota muy particular que aún se mantiene, en la que se destaca la diversidad de marsupiales. En este período, la India —desprendida de Gondwana— colisiona con Asia y comienza el origen del Himalaya. La Antártida, por su parte, se separa de Sudamérica y se generan así la corriente circumpolar antártica y cambios climáticos consecuentes. Comienza la Orogenia Alpina. La biogeografía de los mamíferos placentarios (*Eutheria*) se particulariza en las diferentes regiones, distinguiéndose los grupos originarios del hemisferio norte (boreoeuterios o Boreoeutheria) y otros de

abolengo africano y sudamericano (atlantogenados o Atlantogenata) (fig. 10.2). Ambos linajes se desplazarán posteriormente con distintas amplitudes por diversos corredores intercontinentales entre los hemisferios sur y norte. En las zonas selváticas de África aparecen los primeros monos (primates antropoides) que luego se dispersan por el resto del viejo mundo y América Tropical. A fines de este período se da el congelamiento definitivo de la Antártida.

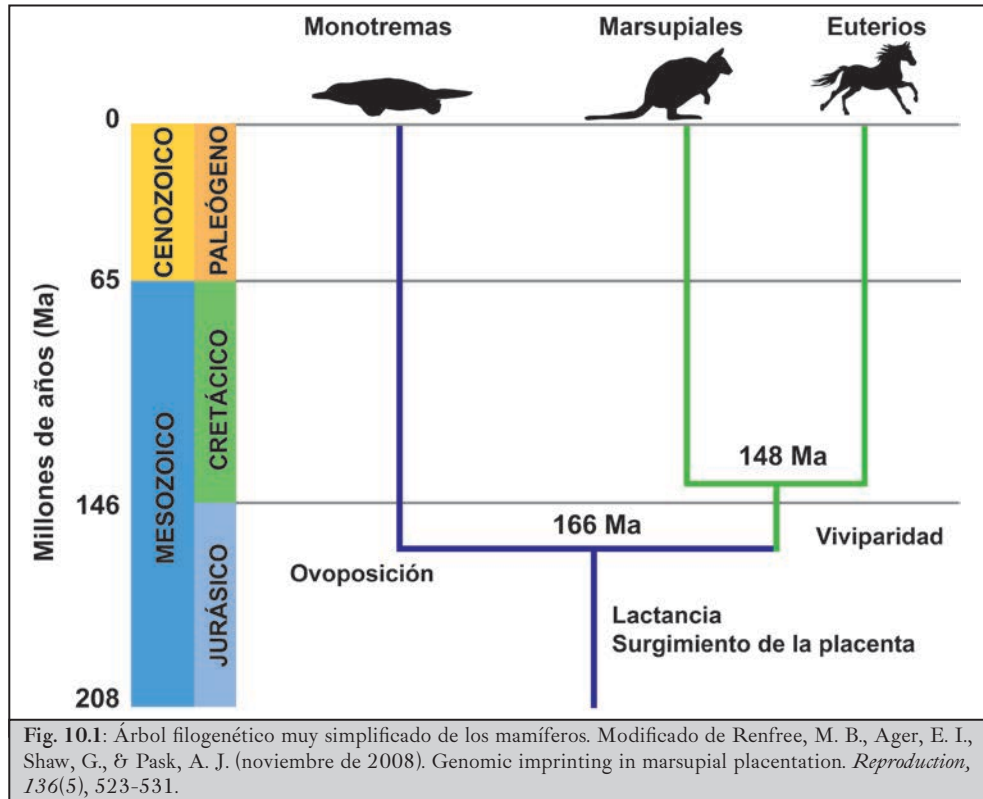


Fig. 10.1: Árbol filogenético muy simplificado de los mamíferos. Modificado de Renfree, M. B., Ager, E. I., Shaw, G., & Pask, A. J. (noviembre de 2008). Genomic imprinting in marsupial placentation. *Reproduction*, 136(5), 523-531.

Hace unos 23 millones de años se propone el inicio del Período Neógeno, en el cual el clima se hace más templado. Se expanden los biomas abiertos de praderas, sabanas y estepas en donde se diversifican los mamíferos pastadores; los caballos y mastodontes, en particular, se diseminan por amplias regiones. Surgen numerosas familias de aves y mamíferos (fig. 10.3) que persisten hasta la actualidad. Luego de su separación de la Antártida, Sudamérica permaneció aislada del resto de los continentes y desarrolló biotas endémicas muy características; se diversificaron marsupiales, xenartros y ungulados constituyendo una singular fauna nativa, la que posteriormente interactuó con la fauna invasora norteamericana (fig. 10.4).

En las plataformas marinas se dispersan enormes floraciones de algas laminariales. Continúan las orogenias en el hemisferio norte y se da el levantamiento de la cordillera de los Andes en Sudamérica. En África aparecen los primeros primates representantes de la familia humana, los homínidos. A fines de este período el clima se hace más frío y seco, aparecen los géneros de moluscos y mamíferos modernos y se forma el istmo de Panamá,

que favorece el intercambio biótico entre Sudamérica y Norteamérica (cap. 6, fig. 6.3). Los ungulados mesaxónicos —en particular perisodáctilos— declinan su diversidad y son sustituidos paulatinamente por los paraxónicos (artiodáctilos).

El Paleógeno y el Neógeno se suelen reunir en un solo *período* informal denominado *Terciario*, de muy amplio uso en la bibliografía.

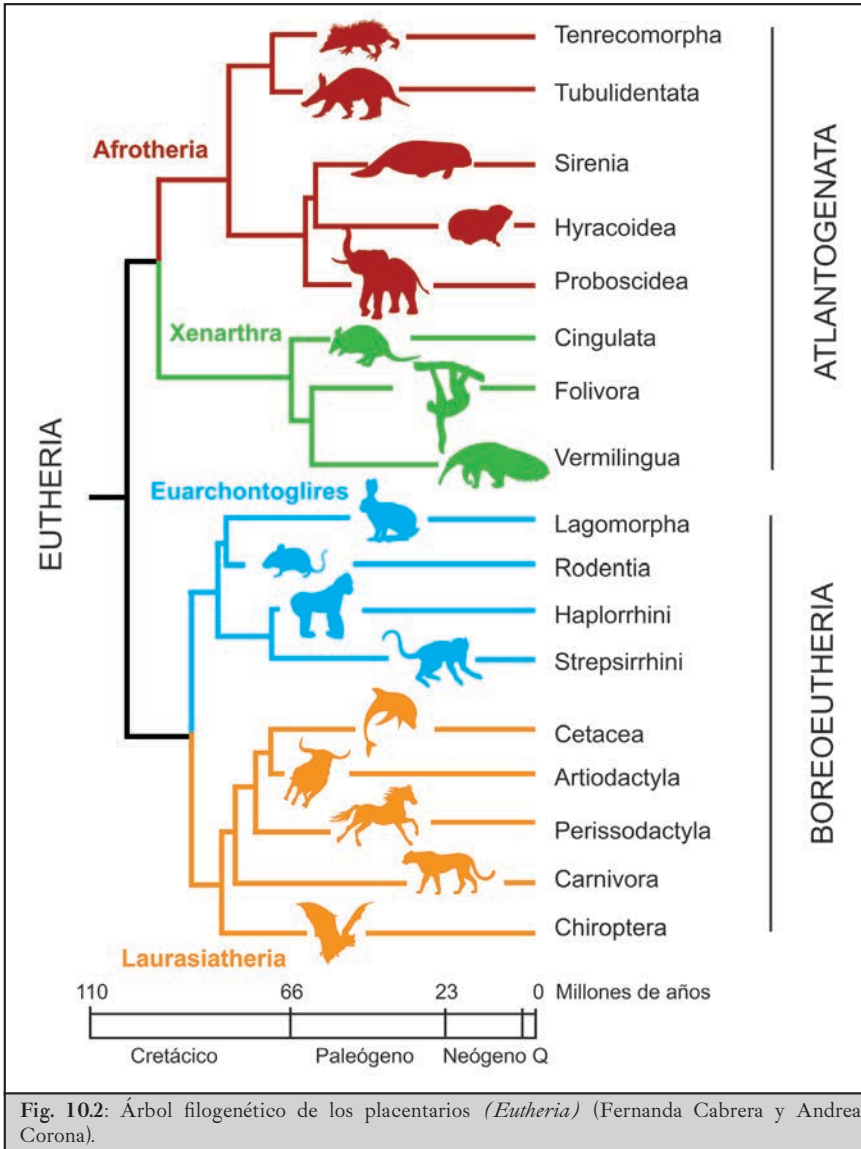


Fig. 10.2: Árbol filogenético de los placentarios (*Eutheria*) (Fernanda Cabrera y Andrea Corona).



Fig. 10.3: Las aves corredoras carnívoras y los mamíferos placentarios herbívoros poblaron, junto a diversos marsupiales, el territorio sudamericano durante la primera parte del Cenozoico. *Phorusracidae* (Charles R. Knight, publicado en *Animals of the past*, 1901, Creative Commons).

El actual Período Cuaternario comienza hace unos 2,6 millones de años. En este se dan lapsos sucesivos y periódicos de enfriamiento global, conocidos como *glaciaciones* (fig. 10.5), entre las que existen momentos geológicos cálidos, denominados *interglaciaciones* (cap. 6, fig. 6.4). Durante los primeros los océanos se retraen debido a la cantidad de hielo acumulado en los casquetes polares y el clima se hace más seco, mientras que en los últimos se dan ingresiones marinas en los continentes y el clima se torna más húmedo. En África aparecen los humanos anatómicamente modernos (género *Homo*), quienes posteriormente se dispersan por todos los continentes. En este período se da, en diferentes regiones, el desarrollo y posterior extinción de mamíferos de gran tamaño, aquellos que superaron los 1000 kilos de masa corporal (*megafauna cuaternaria*) (figs. 10.4 y 10.5).

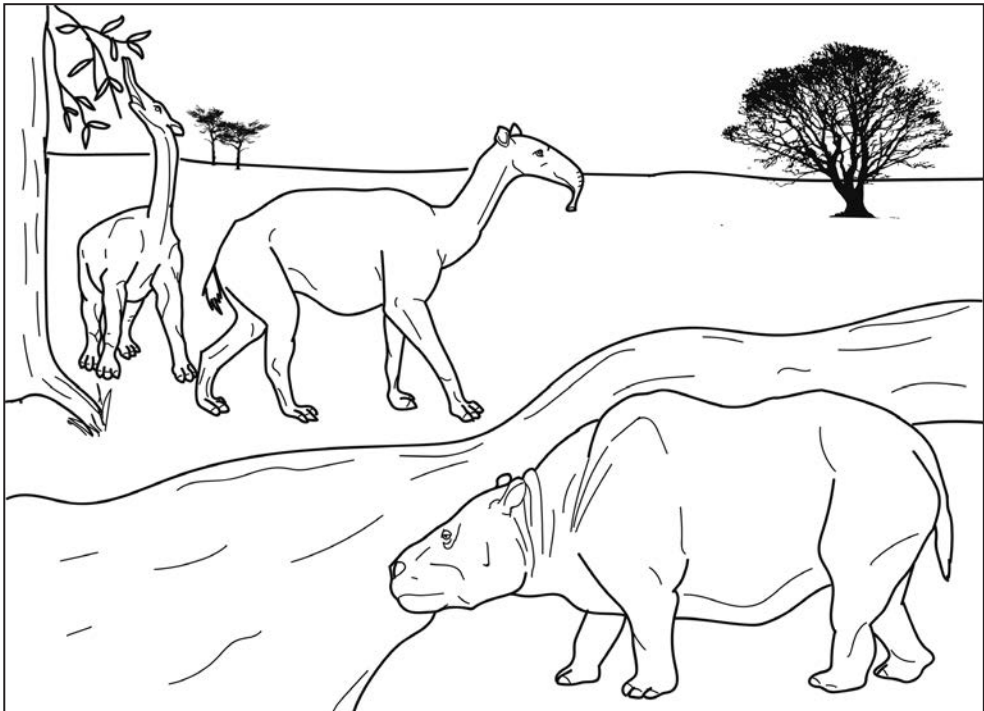


Fig. 10.4: Representantes de la megafauna cuaternaria sudamericana: litopternos (arriba) y notoungulados (abajo) fueron grupos de ungulados nativos sudamericanos ampliamente registrados en diferentes períodos de la Era Cenozoica, alguno de los que superaron los 1000 kilos de masa corporal (Fernanda Cabrera).



Fig. 10.5: Durante los períodos glaciares se desarrollaron mamíferos adaptados al frío como elefantes y rinocerontes lanudos, representantes típicos de la megafauna cuaternaria del hemisferio norte (Mauricio Antón, tomado de Sedwick, C. [abril de 2008]. What killed the woolly mammoth? *PLOS Biology*, 6(4), e99, Creative Commons).

## Preguntas

1. ¿En qué períodos se divide la Era Cenozoica? ¿Cuál es la extensión temporal aproximada de cada uno?
2. ¿Por qué se suele llamar al Cenozoico *era de los mamíferos*?
3. Describir sucintamente dos episodios que distingan al Paleógeno.
4. ¿Cuándo y dónde surgen los primates antropoides y adónde se dispersan posteriormente?
5. ¿A qué se llama *megafauna cuaternaria*?



EÓN	ERA	PERÍODO	ÉPOCA	MA	Informal
Fanerozoico	Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0,011	"Terciario"
			Pleistoceno	2,58	
		Neógeno	Plioceno	5,33	
			Mioceno	23,03	
		Paleógeno	Oligoceno	33,9	
			Eoceno	56	
	Paleoceno		66		
	Mesozoico	Cretácico		145,5	
		Jurásico		201,3	
		Triásico		252	
	Paleozoico	Pérmico		299	
		Carbonífero		358,9	
		Devónico		419,2	
		Silúrico		443,7	
Ordovícico		485,4			
Cámbrico		~541			
Proterozoico	Neoproterozoico	Ediacárico		~635	
		Criogénico		~720	
		Tonianico		1.000	
	Mesoproterozoico			1.600	
Paleoproterozoico			2.500		
Arcaico	Neoarcaico		2.800		
	Mesoarcaico		3.200		
	Paleoarcaico		3.600		
	Eoarcaico		4.000		
Hádico				~4.600	

Basado en la Carta Internacional de Estratigrafía  
Comisión Internacional de Estratigrafía - 2015

Tabla geocronológica



# Lecturas recomendadas

- Altuna, C. A., & Ubilla, M. (Edits.). (2000). *El prisma de la evolución*. Montevideo: DIRAC.
- Benton, M., & Harper, D. (1997). *Basic Palaeontology*. Longman.
- Benton, M., & Harper, D. (2009). *Introduction to Paleobiology and the fossil record*. Wiley-Blackwell.
- Briggs, D. E., & Crowther, P. R. (Edits.). (2003). *Palaeobiology II*. Blackwell Scientific Publications.
- Cohen, K. M., Harper, D. A., & Gibbard, P. L. (febrero de 2017). *ICS International Chronostratigraphic Chart*. Obtenido de <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2017-02.pdf>
- Cooper, J. D., Miller, R. H., & Patterson, J. (1990). *A trip through time: principles of Historical Geology*. Merrill Publishing.
- Dott, R. H., & Batten, R. L. (1988). *Evolution of the Earth*. McGraw-Hill Inc.
- López Martínez, N., & Truyols Santoja, J. (1994). *Paleontología: conceptos y métodos*. Madrid: Síntesis.
- Meléndez, B. (1977). *Paleontología, tomo I: Parte general e invertebrados* (2.ª ed.). Madrid: Paraninfo.
- Mendes, J. C. (1988). *Paleontología básica*. San Pablo: Queiroz - Universidad de San Pablo.
- Perea, D. (Ed.). (2008). *Fósiles de Uruguay*. Montevideo: DIRAC - Facultad de Ciencias.
- Raup, D. M., & Stanley, S. M. (1978). *Principles of Paleontology*. Freeman & Company Limited.
- Sepkoski, J. J. (1992). A compendium of fossil marine animal families. *Mikwaukee Public Museum Contributions in Biology and Geology*, 83, 1-156.
- Simpson, G. G. (1985). *Fósiles e historia de la vida*. Labor.
- Souza Carvalho, I. (Ed.). (2004). *Paleontología* (Vol. 1). Río de Janeiro: Interciência.
- Woese, C. R., Kandler, O., & Wheelis, M. L. (junio de 1990). Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(12), 4576-4579. doi:10.1073/pnas.87.12.4576



## Sobre el editor

Daniel Perea nació en 1959 en Montevideo y desde muy joven encaminó sus pasos hacia los huesos y la paleontología, lo que lo llevó a ser doctor en Ciencias Biológicas, investigador y docente universitario. En 1978 ingresó como colaborador honorario en el Departamento de Paleontología de la ex Facultad de Humanidades y Ciencias. Desde 1999 ocupa, con dedicación exclusiva, el cargo de profesor agregado de Paleontología de Vertebrados en la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República. Participó y participa de campañas paleontológicas en todo el territorio nacional y parte de la Antártida, así como en algunas localidades fosilíferas de Bolivia, Argentina y Brasil. Ha contribuido con la formación de recursos humanos, oficiando de orientador de numerosos licenciados, magísteres y doctores que hoy son parte del sistema científico uruguayo. Actualmente, sus intereses e investigaciones se centran en las faunas de vertebrados mesozoicos de Uruguay —especialmente del Jurásico— y en las asociaciones de mamíferos del Neógeno.





Esta publicación cuenta con el apoyo de la Comisión Sectorial de Enseñanza de la Universidad de la República. Forma parte de la serie «Manuales de aprendizaje» que tiene como objetivo mejorar las condiciones de aprendizaje de los estudiantes y, al mismo tiempo, propiciar la autoformación docente mediante la reflexión sobre sus prácticas y sobre el estado del arte en su disciplina. Secundariamente, esta publicación pretende colaborar en la constitución de tradiciones disciplinares y culturas educativas nacionales.

ISBN 9783161484100

