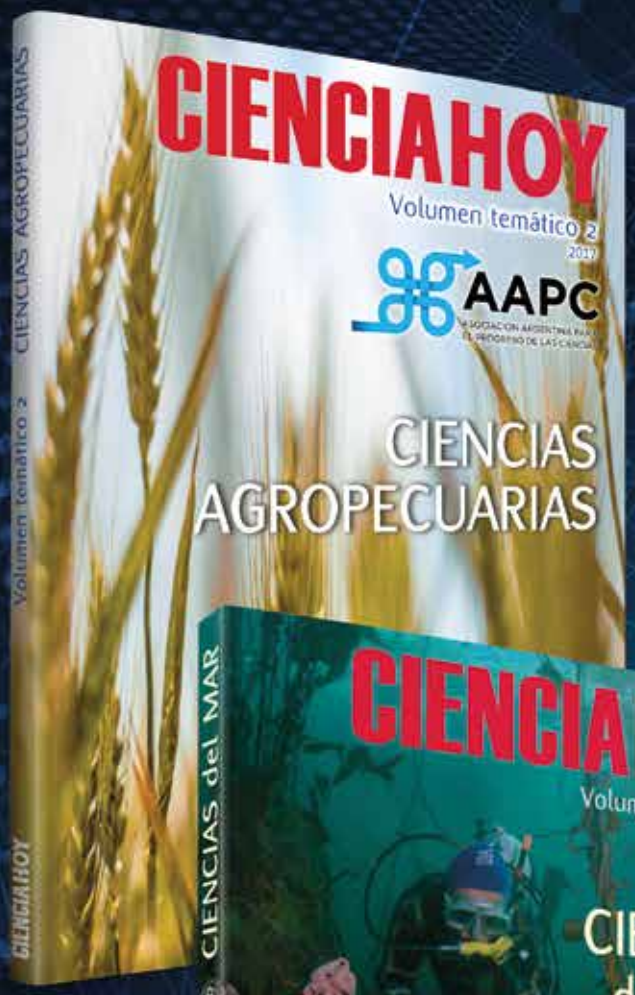
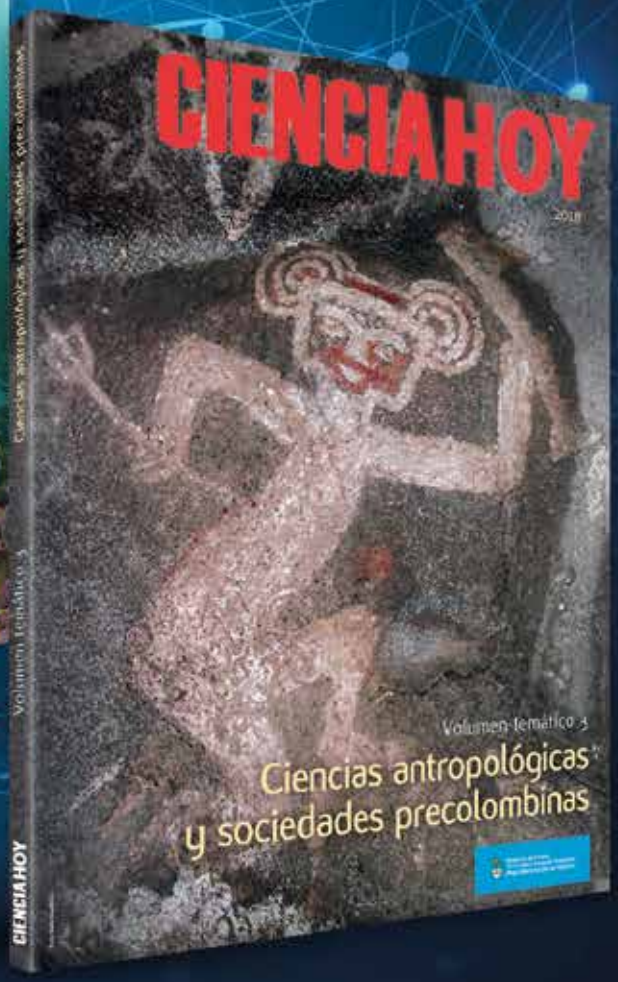
CIENCIA HOY

Revista de divulgación científica y tecnológica de la Asociación Civil Ciencia Hoy
Volumen 29 número 171 agosto - septiembre 2020
Ejemplar en la Argentina $290

Invertebrados fósiles en la Argentina

ISSN 0327 - 1216
00171
9 770327 121009





CIENCIA HOY

CONTINÚA CON SUS VOLÚMENES TEMÁTICOS

cienciahoy.org.ar contacto@cienciahoy.org.ar

@CienciaHoyOK RevistaCienciaHoy Tel (011) 4961 1824 /4962 1330

CIENCIA HOY

Fundada en 1988

Propietario: ASOCIACIÓN CIVIL CIENCIA HOY

Director: Aníbal Gattone

Reservados todos los derechos. Ninguna parte de la revista puede reproducirse, por ningún método, sin autorización escrita de los editores, los que normalmente la concederán con liberalidad, en particular para propósitos sin fines de lucro, con la condición de citar la fuente.

Sede: Av. Corrientes 2835, cuerpo A, 5° A (C1193AAA) Ciudad Autónoma de Buenos Aires
Tel.: (011) 4961-1824 y 4962-1330
Correo electrónico: *contacto@cienciahoy.org.ar*

cienciahoy.org.ar

Lo expresado por autores, corresponsales, avisadores y en páginas institucionales no necesariamente refleja el pensamiento del comité editorial, ni significa el respaldo de CIENCIA HOY a opiniones o productos.

Editores responsables

Sebastián Barbosa
TECtv. Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de la Nación

Patricia Ciccioli
Instituto de Geociencias Básicas, Aplicadas y Ambientales de Buenos Aires, UBA-Conicet

Federico Coluccio Leskow
Departamento de Ciencias Básicas, Universidad Nacional de Luján. Conicet

Cristina Damborenea
División Zoología Invertebrados, Museo de La Plata, FCNYM-UNLP. Conicet

Alejandro Gangui
Instituto de Astronomía y Física del Espacio, UBA-Conicet

Aníbal Gattone
Universidad Nacional de San Martín

Karina V Mariño
Instituto de Biología y Medicina Experimental, Conicet

Mariano I Martinez
Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Conicet

José X Martini
–en uso de licencia–
Asociación Ciencia Hoy

Pablo E Penchaszadeh
Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Conicet

Santiago Francisco Peña
Instituto de Historia Antigua y Medieval. UBA-Conicet

Nicolás Pírez
Instituto de Fisiología, Biología Molecular y Neurociencias, UBA-Conicet

Roberto R Pujana
Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Conicet

Jorge L Roggero
Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires. Conicet

Julia Rubione
Instituto de Investigaciones en Medicina Traslacional. Universidad Austral-Conicet

Consejo científico

José Emilio Burucúa (UNSAM), Ennio Candotti (Museo de Amazonia, Brasil), José Carlos Chiaramonte (Instituto Ravignani, FFyL, UBA), Jorge Crisci (FCNYM, UNLP), Roberto Fernández Prini (FCEN, UBA), Stella Maris González Cappa (FMED, UBA), Francis Korn (Instituto y Universidad Di Tella), Juan A Legisa (Centro de Estudios de la Actividad Regulatoria Energética, UBA), Eduardo Míguez (IEHS, Unicen), Felisa Molinas (Instituto de Investigaciones Médicas Alfredo Lanari, UBA), José Luis Moreno (Universidad Nacional de Luján), Alberto Pignotti (FUDETEC), Gustavo Politis (Departamento Científico de Arqueología, FCNYM, UNLP) y Fidel Schaposnik (Departamento de Física, FCE, UNLP)

Secretaría del comité editorial
Paula Blanco

Representante en Bariloche
Andrea Bellver (Instituto Balseiro, Centro Atómico Bariloche);
Av. Ezequiel Bustillo, km 9,5 (8400)
San Carlos de Bariloche, Prov. de Río Negro

Representante en Córdoba
Nancy López
La Falda, Valle de Punilla, Córdoba
Teléfono: (03548)15 571-025
Correo electrónico: *nancylopez2635@gmail.com*

Representante en Mar del Plata
Raúl Fernández (Facultad de Ciencias de la Salud y Servicio Social, UNMdP)
Saavedra 3969 (7600) Mar del Plata.
Tel: (0223)474-7332
Correo electrónico: *raferna@mdp.edu.ar*

Suscripciones
ARGENTINA: 6 números, $1800 (incluye envío)
EXTRANJERO: 6 números, US$ 27 + envío

Costo de envío
PAÍSES LIMÍTROFES DE LA ARGENTINA: US$ 60
SUDAMÉRICA: US$ 72
RESTO DE AMÉRICA: US$ 84
EUROPA: US$ 90
RESTO DEL MUNDO: US$ 96

Distribución
En ciudad de Buenos Aires y Gran Buenos Aires
Rubbo SA
Río Limay 1600 (C1278ABH)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires
Teléfono: (011) 4303-6283/85

En el resto de la Argentina
Distribuidora Interplazas SA
Pte. Luis Sáenz Peña 1836 (C1135ABN)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires

ISSN 0327-1218
Nº de registro DNDA 75312285

Diseño y realización editorial
Estudio Massolo
Callao 132, EP (C1022AAO)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires
Teléfono: (011) 4372-0117
Correo electrónico: *estudiomassolo@gmail.com*

Corrección
Mónica Urrestarazu

Impresión
4 Colores SA
Santa Elena 948 (C1278ACN)
Ciudad Autónoma de Buenos Aires

ASOCIACIÓN CIVIL CIENCIA HOY

Es una asociación civil sin fines de lucro que tiene por objetivos: **(a)** divulgar el estado actual y los avances logrados en la producción científica y tecnológica de la Argentina; **(b)** promover el intercambio científico con el resto de Latinoamérica a través de la divulgación del quehacer científico y tecnológico de la región; **(c)** estimular el interés del público en relación con la ciencia y la cultura; **(d)** editar una revista periódica que difunda el trabajo de científicos y tecnólogos argentinos, y de toda Latinoamérica, en el campo de las ciencias formales, naturales, sociales, y de sus aplicaciones tecnológicas; **(e)** promover, participar y realizar conferencias, encuentros y reuniones de divulgación del trabajo científico y tecnológico rioplatense; **(f)** colaborar y realizar intercambios de información con asociaciones similares de otros países.

COMISIÓN DIRECTIVA

Omar Coso (presidente), Aníbal Gattone (vicepresidente), Federico Coluccio Leskow (tesorero), Alejandro Gangui (protesorero), Paulina Nabel (secretaria), María Semmartin (prosecretaria), Hilda Sábato, Diego Golombek, Galo Soler Illia, Roberto R Pujana (vocales).

MECENAZGO

www.facebook.com/RevistaCienciaHoy

@CienciaHoyOK

Ciencia Hoy agradece el apoyo del Conicet y del Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva. Esta revista aparece merced al esfuerzo desinteresado de autores y editores, ninguno de los cuales recibe –ni ha recibido en toda su historia– remuneración económica.

Sumario

Agosto - septiembre 2020
Volumen 29 - número 171

NÚMERO TEMÁTICO
INVERTEBRADOS FÓSILES

INTRODUCCIÓN

5 Paleontología de invertebrados

9 Los invertebrados fósiles y la escala geológica

Alberto C Riccardi

La historia de las ciencias geológicas de los últimos casi cinco siglos tuvo un hilo conductor constituido por los esfuerzos de generación tras generación de geólogos por relacionar las rocas que estudiaban. Entre el siglo XV y el presente estuvieron acompañados en sus desvelos por los paleontólogos, quienes con sus estudios posibilitaron el desarrollo de la escala geológica o cronoestratigráfica actualmente en uso a la cual, a mediados del siglo XX, cuando llegaron los métodos radiométricos, fue posible agregarle edades absolutas.

17 Los trilobites y el Paleozoico temprano

M Franco Tortello y Daniela S Monti

Los trilobites, el principal grupo de invertebrados del Paleozoico, son una figura clásica de la divulgación paleontológica. Muchos aspectos de su biología y de su evolución son en sí mismos temas de gran interés, y su aparición en masa con la radiación cámbrica planteó a Darwin un dilema que admitió no poder resolver. La curiosidad que despiertan y su abundancia dieron lugar a una industria de fósiles que se venden como adornos, entre ellos joyas que alcanzan precios considerables.

25 Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano

Marcelo G Carrera y Diego Balseiro

En los casi 126Ma que transcurrieron en la era paleozoica temprana –entre hace 485 y 359Ma, desde el fin del Cámbrico al del Devónico– tuvieron lugar algunos de los acontecimientos más relevantes de la historia de la vida en la Tierra. Pese a ello, lo que pasó entonces es prácticamente desconocido fuera de los ámbitos académicos de la geología y la paleontología.

31 Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío

María Alejandra Pagani, Arturo Taboada y Amalia Villafañe

Durante los dos períodos que forman la etapa tardía de la era paleozoica –el Carbonífero y el Pérmico–, es decir, durante un lapso de unos 107Ma, la vida marina se recuperó de una extinción masiva acontecida en el período anterior del Paleozoico, el Devónico, pero luego experimentó la mayor de esas extinciones de la historia geológica del planeta, que sobrevino al final del Pérmico.

39 De extinción en extinción: la vida se reinventa una y otra vez

Sonia Ros-Franch, Javier Echevarría, Susana Damborenea y Miguel Manceñido

En los últimos 541Ma, es decir, desde el comienzo del Paleozoico hasta el presente, ocurrieron cinco grandes extinciones de especies, además de otras menores. Los fósiles marinos del Triásico y del Jurásico encontrados en el actual territorio argentino muestran las consecuencias de tres de ellas, las que empobrecieron la diversidad de formas de vida, pero fueron seguidas de recuperaciones que restablecieron, y aun aumentaron, la diversidad previa.

45 La vida en los mares neuquinos hace 130 millones de años

Dario G Lazo, Mariel Andrada, Cecilia S Cataldo, Ricardo M Garberoglio, Leticia Luci, Pablo S Milla Carmona y Agustina G Toscano

En el Cretácico temprano, hace unos 130Ma y antes de que se levantaran los Andes, en lo que hoy es Neuquén, Mendoza y partes de La Pampa y Río Negro, había un extenso y poco profundo golfo del océano Pacífico. Lo habitaba una fauna de invertebrados marinos de gran diversidad, cuyas variaciones espaciales y temporales se pueden explicar por los cambios ambientales ocurridos con el transcurrir de millones de años.

51 Invertebrados marinos del Cretácico en la Antártida

Eduardo B Olivero

La vida en la Antártida —un continente de tamaño semejante a América del Sur— se concentra hoy marcadamente en una estrecha franja marina costera, que en verano tiene sitios libres de nieve, y en el inmediato mar circundante. Los invertebrados marinos que integran esa biota tienen características únicas que comenzaron a definirse hace unos 80Ma, durante el Cretácico tardío, momento en que la Antártida tenía un clima benigno, estaba cubierta de vegetación, y físicamente se encontraba unida a América del Sur, Australia y Nueva Zelanda.

62 Glosario

ESPACIO INSTITUCIONAL DEL CONICET

58 Ciencia en tu vida

Imagen de tapa: sección pulida de la conchilla de *Anagaudryceras* sp., isla James Ross, Antártida. Cretácico Superior. Foto EB Olivero

Amonite del Cretácico Inferior de Neuquén. Foto DG Lazo

INTRODUCCIÓN

Paleontología de invertebrados

Ciencia Hoy agradece la colaboración de Susana Damborenea, investigadora principal del Conicet en el Museo de La Plata, que actuó como editora invitada para la preparación de este número. En tal carácter, definió los temas a tratar, propuso autores y árbitros, revisó los manuscritos y participó en las tareas de edición.

Paleontología y fósiles

La paleontología estudia los organismos que habitaron la Tierra en el pasado geológico. Lo hace a partir del análisis de la más importante y a veces única evidencia que poseemos de ellos: sus restos fósiles. Tradicionalmente se divide en tres grandes ramas: la paleontología de vertebrados (por ejemplo, reptiles, mamíferos o aves), la paleontología de invertebrados (moluscos, artrópodos o equinodermos, entre otros) y la paleobotánica. Los artículos de este número se refieren a la segunda de esas ramas, sobre todo a los invertebrados marinos del Paleozoico y del Mesozoico –las eras geológicas que se extienden respectivamente desde hace unos 541 hasta hace unos 252 millones de años (Ma) y desde unos 252 a 66Ma– cuyos fósiles fueron encontrados en lo que hoy es el territorio argentino y en el área de la Península Antártica.

La vida en la Tierra es el producto de la evolución, un proceso de cambio de los seres vivientes a lo largo del tiempo del que los fósiles proporcionan un excelente testimonio. La abundancia y la diversidad del registro fósil ponen en evidencia que solo una pequeña fracción de la diversidad de formas de vida pretéritas está hoy presente en el planeta, y nos permiten conocer las especies extinguidas, los episodios de extinción masiva de estas, los linajes que dieron lugar a las especies actuales y los momentos de origen de estos. En la historia de la Tierra ocurrieron cinco extinciones masivas, las que han adquirido particular interés en estos momentos de cambio ambiental acelerado por causa de la acción humana.

En condiciones normales, cuando un organismo muere sobreviene su descomposición. Sin embargo, una pequeña fracción de los seres vivos, cuyos restos se vieron afectados por condiciones particulares, terminaron conservados como fósiles. Para los invertebrados, esos fósiles pueden ser restos petrificados de sus esqueletos (por ejemplo, conchillas o caparazones), moldes o impresiones en las rocas, huellas de sus actividades o, muy excepcionalmente, partes preservadas de sus tejidos blandos.

Invertebrados

El término invertebrados, acuñado hacia fines del siglo XVIII por Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829) y de uso común en el mundo de la biología, designa a todos los animales carentes de columna vertebral; en otras

palabras, a todas las especies animales descriptas por la ciencia que no forman parte del grupo de los vertebrados, una definición por exclusión que nos sirve de base para clasificar a los integrantes del grupo. Ejemplos de invertebrados bien conocidos son los insectos, las arañas, los ciempiés, las lombrices, las sanguijuelas, los caracoles, los corales, las medusas, los cangrejos, los langostinos, los pulpos, las esponjas y tantos otros. Se ha estimado que el 97% de las especies animales de la Tierra son invertebrados.

El tiempo geológico

Con los inicios de la geología moderna hacia finales del siglo XVIII, empezaron los esfuerzos por establecer el marco de referencia temporal de la historia de la Tierra y de la vida en ella, es decir, de definir la *escala del tiempo geológico*. En los comienzos y prácticamente todo a lo largo del siglo XIX, los geólogos establecieron *cronologías relativas*, por las cuales ordenaban las rocas de un lugar o región según la antigüedad de unas con relación a otras, pero no podían datarlas en años. Esta tarea solo se pudo realizar sobre la base del conocimiento de los fósiles de invertebrados marinos, gracias a su abundante registro paleontológico, su amplia distribución geográfica y su relativamente rápida evolución. Para los primeros años del siglo XX fue posible intentar *dataciones absolutas* en Ma, por ejemplo, recurriendo a los isótopos inestables o radiactivos de diversos elementos, entre otros métodos, lo cual permitió asignar años a las distintas unidades de la escala relativa. Sin embargo, los invertebrados continúan siendo utilizados, por ser un método universalmente aplicable, de mayor efectividad para su costo, y uno que en muchos casos permite una precisión equivalente o incluso mayor que las dataciones isotópicas. Los progresos realizados en la construcción de esa cronología desembocaron en la tabla reproducida en la página 10, que muestra las principales divisiones del tiempo geológico desde el principio de la era paleozoica, hace unos 541Ma, y el presente.

El desplazamiento de los continentes

Desde el origen de la Tierra, hace unos 4600Ma, no solo cambió la vida en nuestro planeta; también varió la configuración de los continentes y los mares. En 1912 el geofísico alemán Alfred Wegener (1880-1930), basándose en el hecho de que ciertos bordes de los continentes actuales parecían encajar unos con otros como las piezas de un rompecabezas, postuló que habrían sido parte de una o más unidades mayores o supercontinentes, que recibieron nombres como Gondwana, Laurasia y Pangea. Ciertas evidencias, como la similitud de eventos glaciares y registros fósiles en partes del planeta que hoy se encuentran muy distanciadas, pudieron en su momento explicarse por la teoría de Wegener, que no encontró inicialmente gran aceptación en los medios geológicos, pues no explicaba los mecanismos que habrían producido las cambiantes configuraciones de continentes y mares, hasta que, en la década de 1950, la *tectónica de placas* proveyó la explicación faltante y, con ella, dio fundamento científico a lo que hoy llamamos la *deriva continental*.

Cambios del clima

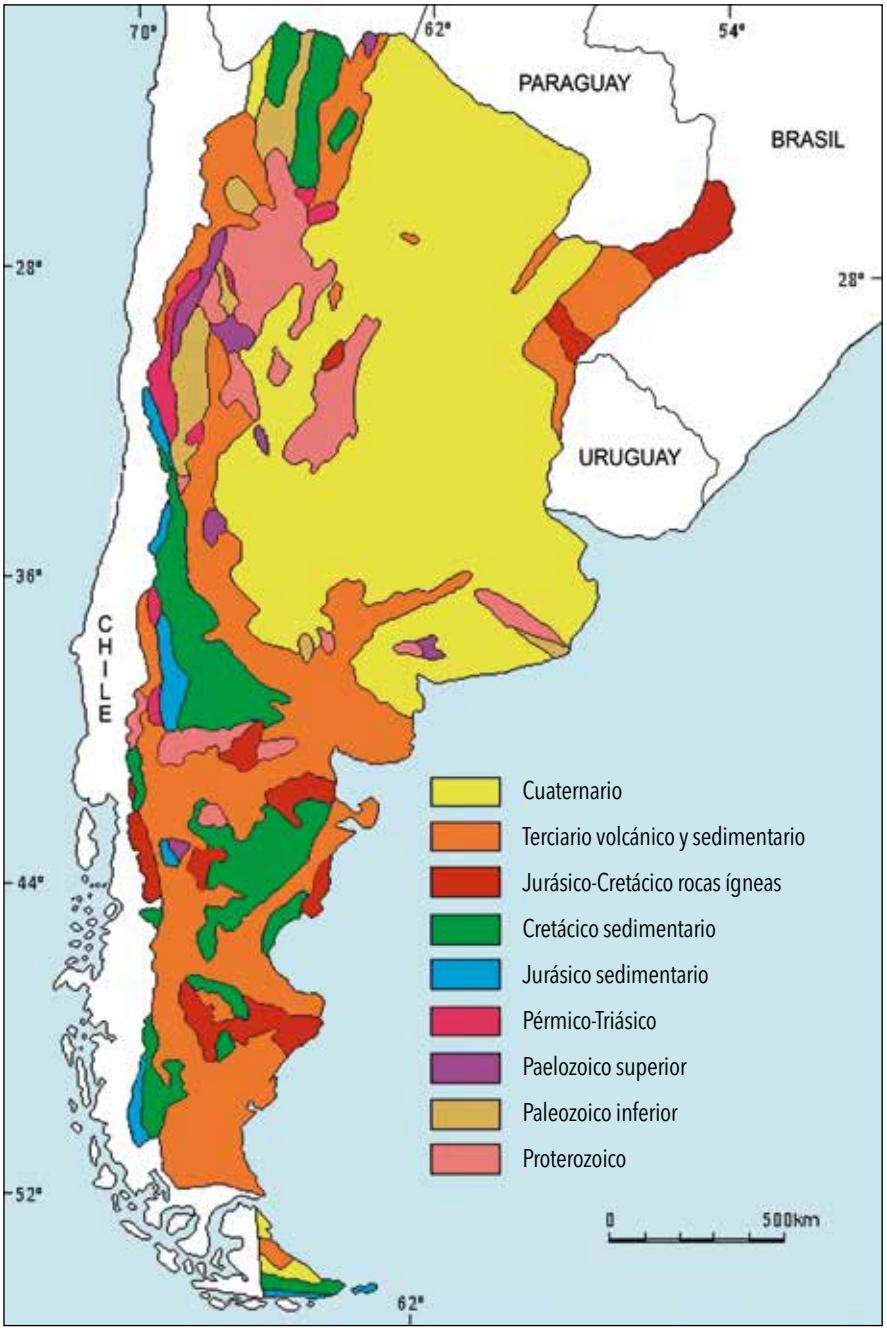
También el clima experimentó profundos cambios a lo largo del tiempo geológico, con momentos de amplias glaciaciones como las registradas en el Carbonífero (hace unos 300Ma) o en el Pleistoceno (entre 2,6 y 0,1Ma antes del presente), seguidas por intervalos cálidos en que floras y faunas tropicales avanzaron hacia las altas latitudes y tierras hoy cubiertas por hielos permanentes, como la Antártida, tenían una importante cubierta vegetal. Los invertebrados fósiles proveen importante información sobre el paleoclima, no solamente por su presencia, sino porque, a partir de las proporciones de isótopos estables del oxígeno que contienen sus esqueletos, se pueden inferir las temperaturas del mar al momento en que vivieron.

Evolución de la vida

La vida en la Tierra evolucionó en el marco de los cambios comentados de los continentes, los mares y el clima. Las primeras formas de vida aparecieron en los océanos hace unos 3500Ma como bacterias y otros organismos unicelulares. La adquisición de la capacidad de fotosíntesis por las cianobacterias y las algas verdes permitió la progresiva oxigenación de la atmósfera, la formación de la capa de ozono y el establecimiento de condiciones apropiadas para el surgimiento de formas de vida más elaboradas. Los primeros organismos multicelulares aparecieron al menos hace unos 1000Ma y luego, en la llamada explosión del Cámbrico, acaecida hace alrededor de 530Ma antes del presente, se produjo la diversificación de los organismos más complejos, portadores de esqueleto. Los primeros invertebrados similares a los grupos actuales van haciendo su aparición en el registro fósil a partir de ese período.

El estudio de los paleoinvertebrados en la Argentina

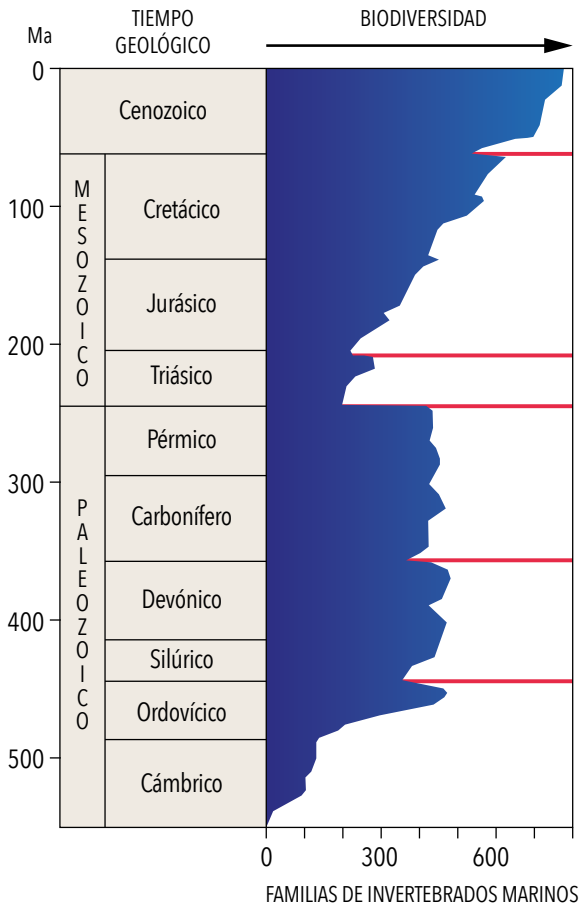
Distribuidos en todo el territorio argentino existen depósitos de una amplísima gama de antigüedades geológicas, los que contienen un rico registro paleontológico, como lo muestra el mapa. Los primeros estudios de los invertebrados fósiles de ese registro fueron realizados en el siglo XIX por investigadores extranjeros, con la finalidad de obtener un conocimiento básico de las faunas descubiertas por las grandes expediciones de la época, algunas ligadas a instituciones locales como la Academia de Ciencias establecida en Córdoba o el Museo de La Plata. Hacia la década de 1930 comenzó a actuar un grupo de paleontólogos argentinos, la mayoría formados inicialmente en geología, quienes se orientaron hacia las aplicaciones bioestratigráficas. Históricamente, los distintos equipos de trabajo se formaron nucleando investigadores que trabajaban en faunas de determinada antigüedad, tendencia que se mantiene. Dos acontecimientos clave casi simultáneos acaecidos hacia fines de la década de 1950 potenciaron el avance de estos estudios: la fundación de la Asociación Paleontológica Argentina y la creación del Conicet. Desde ese entonces, con algunos altibajos, los paleontólogos de invertebrados crecieron en número y se diversificaron en intereses, y se volcaron también hacia la biología, incluidas cuestiones paleoecológicas, paleobiogeográficas y evolutivas, las que solamente pueden abordarse cuando se dispone de un sólido conocimiento de la biodiversidad. Hoy decenas de paleontólogos de invertebrados están activos en numerosas instituciones de todo el país.



Esquema de los lugares en que afloran rocas de diferentes edades en el territorio continental argentino. Las regiones de mayor interés para el estudio de faunas paleozoicas y mesozoicas se encuentran en la cordillera y la Patagonia. Adaptado de una publicación de la Asociación Geológica Argentina

El contenido de este número

Los artículos reunidos en esta entrega de Ciencia Hoy procuran proporcionar al lector una idea de la diversidad de enfoques usados para investigar la gama de períodos y de faunas, y, al mismo tiempo, de la tarea realizada por equipos de investigación de distintos lugares del país. Dada la inmensa cantidad de temas posibles y el espacio disponible, se han excluido muchos, por ejemplo, los microfósiles, que se estudian con métodos propios. En otras palabras, los artículos que siguen constituyen una muestra de los temas actuales y los modos de abordaje del estudio de los megainvertebrados fósiles. El primero, 'Los invertebrados fósiles y la escala geológica', es una introducción general sobre el papel que representaron los in-



¿De qué tratan los artículos de este número?

- Invertebrados marinos del Cretácico en la Antártida
- La vida en los mares neuquinos hace 130 millones de años
- De extinción en extinción: la vida se reinventa una y otra vez
- Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío
- Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano
- Los trilobites y el Paleozoico temprano

¿De qué tratan los artículos de este número? El gráfico de la izquierda indica, en millones de años medidos en la escala vertical, los lapsos del tiempo geológico a los que se refiere cada artículo. A su vez, en la escala horizontal, medida en número de familias, se indica el progreso de la biodiversidad de invertebrados marinos del planeta a lo largo de dicho tiempo, desde el Cámbrico hasta la actualidad. Los descensos bruscos de biodiversidad son extinciones masivas, de las cuales las cinco principales se marcan con líneas rojas. En la derecha de la figura, se indica con las barras de colores el lapso al que se refiere cada artículo.

vertebrados en la construcción de la tabla del tiempo geológico. Los demás artículos se ordenaron temporalmente, desde los temas más antiguos a los más modernos. Si se leen en orden, proporcionan un panorama de la historia de la vida en el mar durante el Paleozoico y el Mesozoico, con énfasis en las faunas argentinas CH

LECTURAS SUGERIDAS

AA.VV., 2017, 'Paleobotánica', Ciencia Hoy, 26, 154: 16-80.

AA.VV., 2018, 'Dinosaurios', Ciencia Hoy, 27, 159: 4-47 y 52-64.

CAMACHO HH y LONGOBUCCO MI (eds.), 2008, *Los invertebrados fósiles* (2 tomos), Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires.

CLARKSON E, 1998, *Invertebrate Palaeontology and Evolution*, Allen & Unwin, Londres.

DOYLE P, 1996, *Understanding Fossils: An introduction to invertebrate Paleontology*, John Wiley & Sons, Hoboken NJ.

RICCARDI AC, 1981, *Reseña de la historia de la paleontología de invertebrados en la Argentina*, publicación especial de la Asociación Paleontológica Argentina para su 25° aniversario.

Alberto C Riccardi
Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP

Los invertebrados fósiles y la escala geológica

El estudio de los diferentes grupos de invertebrados fósiles resulta de importancia para el conocimiento de su morfología, sistemática, evolución, ecología y distribución geográfica. A partir de los estudios hechos por Amanz Gressly (1814-1865) en los montes Jura, en los Alpes, se comprobó que hay invertebrados que pueden ser usados para inferir el ambiente en el que se depositaron los sedimentos que los contienen y para determinar junto con estos las variaciones ambientales sufridas por ambos.

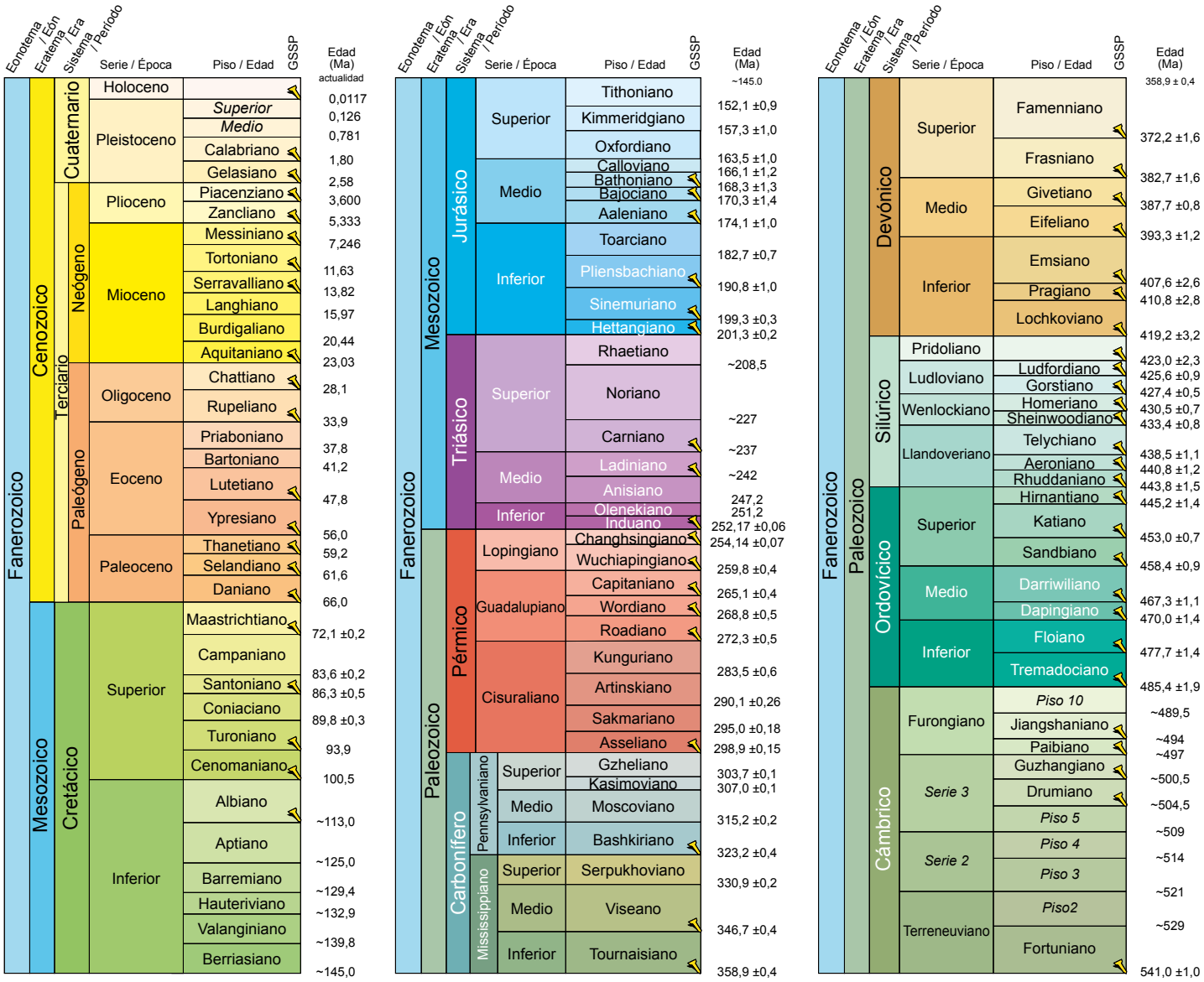
La distribución geográfica de los invertebrados fósiles, especialmente en ambientes marinos, permitió delimitar regiones paleobiogeográficas, caracterizadas por variados conjuntos de especies, y contribuir así a establecer reconstrucciones paleogeográficas y conexiones oceánicas diferentes de las actuales. Su registro también ayudó a documentar la existencia de *extinciones masivas*, las de mayor importancia acaecidas a fines del Ordovícico (444Ma), del Devónico (359Ma), del Pérmico (252Ma), del Triásico (201Ma) y del Cretácico (66Ma).

Por otra parte, la evolución relativamente rápida de los invertebrados, su adecuada preservación y su abundancia los hizo sumamente útiles para la delimitación temporal de las rocas que constituyen la corteza terrestre. Sin estos fósiles, la historia de la Tierra sería prácticamente incomprensible, por lo menos con el grado de detalle con que la conocemos en la actualidad.

Las diferentes rocas y los fósiles presentes en la mayoría de ellas, igual que los sucesos que originaron a ambos, se ordenan en una escala (temporal) conocida como *escala estratigráfica o cronoestratigráfica*, que es la base para todas las actividades geológicas, puras y aplicadas. Esta escala es el resultado final de una serie de estudios que comenzaron en el siglo XVI y sirvieron para sentar los criterios básicos de la estratigrafía y, por ende, de la geología. En un principio la necesidad de disponer de una escala temporal, mediante la cual se pudieran establecer las

¿DE QUÉ SE TRATA?

La importancia de los invertebrados fósiles en la construcción de la tabla estratigráfica o geocronológica.



Escala cronoestratigráfica del Comité Argentino de Estratigrafía (simplificada). Los colores se rigen por la norma de la Comisión del Mapa Geológico del Mundo (*ccgm.org*). El eón Precámbrico (4600 a 541Ma) no se incluye en la figura. La marca amarilla en los pisos (GSSP, sigla en inglés de *Global Stratotype Section and Point*) indica que sus bases están definidas por un *estratotipo*.

relaciones y los momentos de formación de los diferentes cuerpos de roca, se debió a las actividades de la minería, cuya vinculación con la ciencia nació con Georg Bauer (1494-1555), que según las prácticas de su época latinizó su nombre a Georgius Agricola.

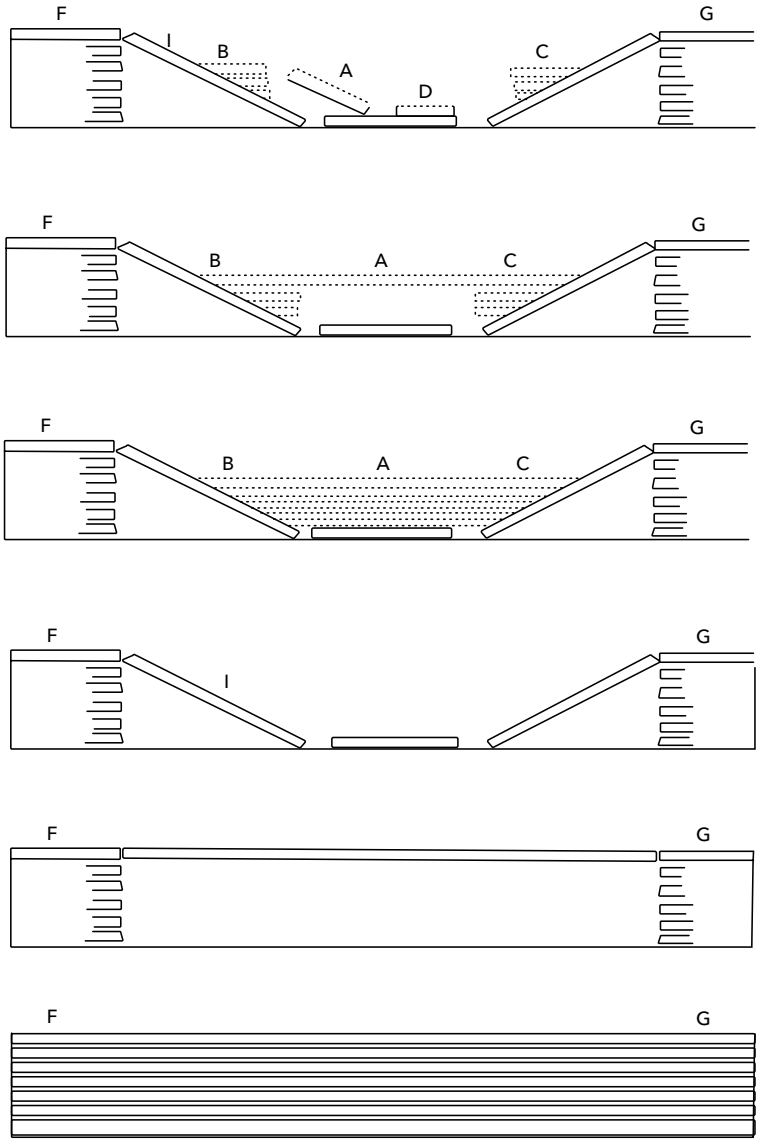
Para este tipo de relaciones el danés Niels Steensen (1638-1686), latinizado a Nicolaus Steno, estableció en el siglo siguiente un criterio básico de la geología, conocido como *principio de superposición*, según el cual (i) toda capa o estrato litológico se forma sobre una superficie sólida; (ii) cuando una capa se forma, sus costados están delimitados por sustancias sólidas, salvo que cubra toda la tierra; (iii) cuando una capa superior se está formando, la de abajo ya debe ser sólida; (iv) solamente el fluido que le da origen puede estar por encima, lo cual implica que ninguna capa puede haber existido mientras se estaban formando las inferiores, y (v) cuando una serie de estratos se forma, estos deben ser casi horizontales. De esta manera, en toda sucesión normal de sedimentos los estratos que están más arriba son más jóvenes que los que están más abajo, con lo que se transforma una descripción estática en términos de altura en una descripción dinámica interpretativa, en términos de tiempo. Esto es, de *tiempo relativo*, porque la sucesión sedimentaria en sí misma no dice nada sobre el *tiempo absoluto* que llevó su formación.

Con las actividades mineras, los diferentes cuerpos locales de rocas recibieron nombres informales. El geólogo veneciano Giovanni Arduino (1714-1795) distinguió, en líneas generales, tres tipos de rocas: 1) primitivo, rocas sin fósiles (*esquistos*, *granitos*, *basaltos*) que forman el núcleo de las montañas (cristalinas con minerales metálicos); 2) secundario, rocas estratificadas presentes en los flancos de las altas montañas (con fósiles y sin minerales metálicos), y 3) terciario, rocas más jóvenes, compuestas por sedimentos (*calizas*, *areniscas* y *arcillitas*) consolidados y no consolidados derivados del secundario y del primitivo, muy fosilíferas. Sobre tales bases, Arduino y sus contemporáneos caracterizaron las sucesiones locales de rocas de manera fundamentalmente descriptiva y sin ninguna connotación temporal.

El tiempo relativo y los invertebrados fósiles

El geólogo inglés William Smith (1769-1839) determinó que los cuerpos de rocas pueden ser diferenciados y clasificados usando los fósiles que contienen, y demostró la validez del *principio de sucesión faunística*, según el cual los fósiles tienen un orden definido de sucesión y que los agregados fósiles, especialmente de invertebrados, aparecen siempre en el mismo orden secuencial donde quiera que se encuentren. La diferenciación de especies a través del tiempo y sus correspondientes rangos estratigráficos tuvieron explicación, a partir de 1859, cuando Charles Darwin (1809-1882) sentó las bases de la teoría de la evolución por selección natural, un proceso unidireccional según el cual todos los organismos se modifican a través del tiempo. En otras palabras, el carácter lineal o irrepetible de la vida difiere sustancialmente de los ciclos repetidos de las rocas. Por lo tanto, es posible usar conjuntos de invertebrados para reconocer unidades de rocas y atribuirles una significación temporal.

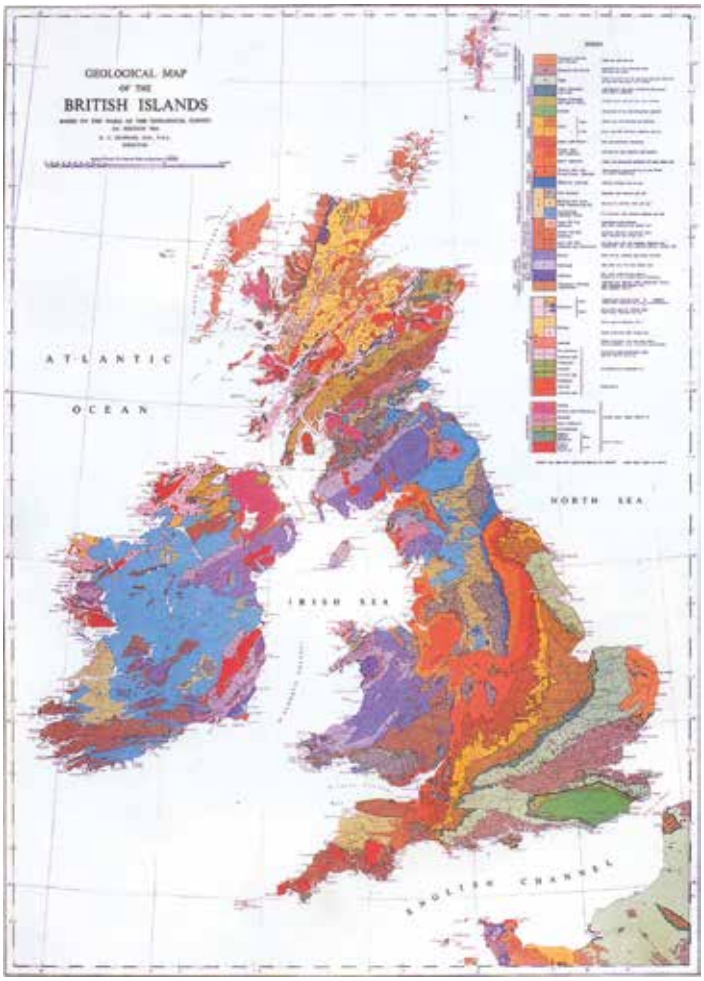
Cada unidad de rocas fue inicialmente reconocida en un área determinada, en la cual se estableció su posición relativa en una sucesión de unidades del mismo tipo, y se le dio un nombre vinculado con esa región. Es así que usando el principio de superposición se determinó la ubicación relativa en el tiempo de las capas fosilíferas y de las asociaciones de invertebrados contenidos en ellas. Sobre tal base se pudo referir cualquier fósil aislado y las rocas portadoras a la sucesión general. Con lo anterior, la tarea inicialmente descriptiva se convirtió en interpretativa y permitió establecer un ordenamiento cronológico de cuerpos de rocas, incluso a través de diferentes regiones. En virtud de estos conceptos, en 1815 Smith presentó el primer mapa geológico de Inglaterra y Gales.



Esquema de la geología de la Toscana según N Steno,1669. La figura muestra un conjunto sedimentario en seis estados sucesivos (desde abajo hacia arriba). Los tres esquemas inferiores corresponden a un ciclo y los tres superiores a otro. Cada ciclo pasa, de abajo hacia arriba, a través de los estados de deposición uniforme de capas, erosión de rocas estratificadas y colapso de las capas superiores en los espacios erosionados. Los estratos de ambos ciclos se repiten, pero el segundo ciclo incluye restos de plantas y animales, ausentes en el primero.

Un ejemplo típico de una unidad inicialmente descriptiva y luego interpretativa es el Terciario de Arduino, que pudo ser reconocido en otras regiones, dentro y fuera de Italia, por su contenido de invertebrados fósiles. El escocés Charles Lyell (1797-1875) lo subdividió, basándose en los porcentajes de especies de moluscos vivientes en la actualidad registrados en sucesivos niveles, en Eoceno, Mioceno y Plioceno. Con el tiempo, los nombres usados para estos tipos de rocas se hicieron extensivos a los lapsos en que se habían formado.

Otro ejemplo clásico es el Jurásico, cuyo estudio llevó a importantes avances metodológicos en el campo



Mapa geológico de las islas británicas presentado por W Smith en 1815 (a la izquierda) y mapa geológico actual (a la derecha).

de la estratigrafía. El nombre Jurásico se originó en las descripciones realizadas por Alexander von Humboldt (1796-1859) de un conjunto de calizas halladas en los montes Jura, en el sur de Francia, el oeste de Suiza y el norte de Italia, a las que llamó *Jura-Kalkstein*. Estas rocas fueron posteriormente divididas por Leopold von Buch (1774-1853) en tres unidades sobre la base de diferencias de color; de abajo hacia arriba, las denominó Jura negro, Jura pardo y Jura blanco. El estudio de los invertebrados fósiles del Jura negro y del pardo, comparados con los de las islas británicas y de diversas regiones de Francia, posibilitó establecer su equivalencia con las rocas que Smith había denominado *Lias* y *Oolite* en Inglaterra. De esta manera, con todos estos estudios el Jurásico pasó a ser una unidad interpretativa.

En forma similar se originaron los demás sistemas incluidos actualmente en la escala estratigráfica, ya sea como unidades primero descriptivas y luego interpretativas, como Cámbrico o Cretácico, o interpretativas desde un principio como Ordovícico, Silúrico, Devónico o Pérmico. Para 1879 las principales divisiones de la escala estratigráfica estaban establecidas y todos los sistemas aceptados en la actualidad habían sido reconocidos mayormente sobre la base de sus invertebrados fósiles.

Luego estos sistemas se incluyeron en unidades mayores, como el Paleozoico, propuesto originalmente por el geólogo y clérigo anglicano Adam Sedgwick (1785-1873), y como el Mesozoico y el Cenozoico, introducidos por John Phillips (1800-1874), usando como criterio para agrupar los sistemas el predominio de determinadas especies, géneros, familias y aun órdenes y clases de animales y plantas. Las rocas, usualmente no fosilíferas, que se ubicaban invariablemente por debajo de las que contienen fósiles, fueron agrupadas en el Precámbrico por James Dana (1813-1895).

Pisos y zonas

La necesidad de contar con unidades más pequeñas que los sistemas y períodos llevó a Alcides d'Orbigny (1802-1857) a introducir el concepto de *piso*, aplicable

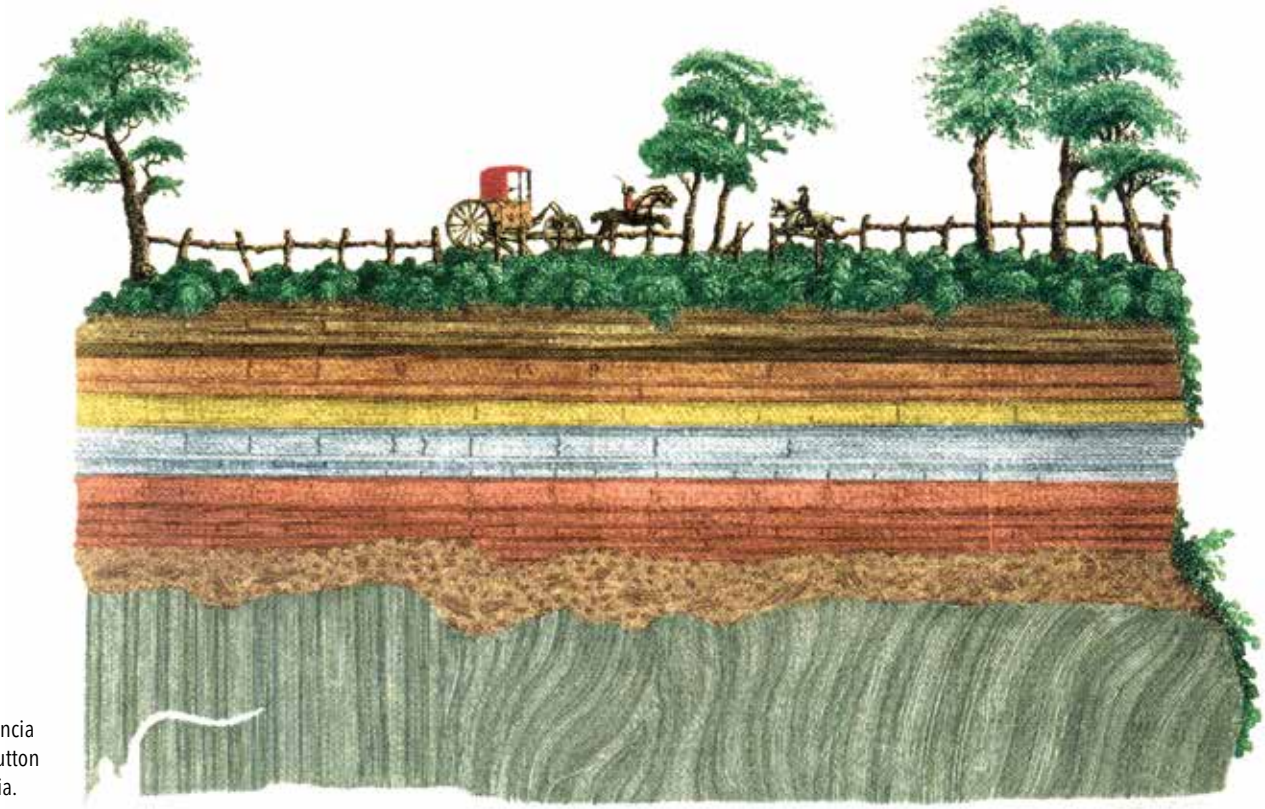
a un grupo de estratos con un mismo conjunto o asociación fósil, al que se denomina con el nombre de la localidad geográfica en la que se reconocen por primera vez las rocas portadoras de la mayor parte de sus fósiles característicos. En el concepto original, cada *piso* es un espesor de roca caracterizado por una determinada asociación de invertebrados fósiles y subsidiariamente, a partir del Carbonífero, de vertebrados y plantas.

Sin embargo, el uso de asociaciones fósiles constituidas por numerosas especies provenientes de diferentes localidades y estratos, sin considerar sus rangos estratigráficos, resultaba poco preciso. En consecuencia, fue necesario estudiar en detalle los rangos estratigráficos de las especies en muchas localidades, para lograr una mejor comprensión de la sucesión de faunas.

Sobre la base de sus estudios del Jurásico del sur de Alemania y de varias regiones de Europa, Carl Albert Oppel (1831-1865) pudo establecer la unidad más pequeña de la *escala geológica*. Estableció, en distintas localidades, la distribución vertical de cada especie de invertebrados, fundamentalmente amonites. Esa distribución fue graficada y de los gráficos resultó que había grupos de estratos caracterizados por conjuntos de invertebrados fósiles similares, aunque con rasgos diferentes, y que tales estratos se correlacionaban temporalmente. Para cada asociación, Oppel usó el termino *zona*, y reconoció 33 zonas de invertebrados para el Jurásico, 22 basadas en amonites y las restantes en bivalvos, braquiópodos, equinodermos, gastrópodos y poríferos.

Cenozoico	Holoceno	1867
	Pleistoceno	1839
	Plioceno	1833
	Mioceno	1833
	Oligoceno	1854
	Eoceno	1833
	Paleoceno	1874
Mesozoico	Cretácico	1822
	Jurásico	1829
	Triásico	1834
Paleozoico	Pérmico	1841
	Carbonífero	1833
	Devónico	1839
	Silúrico	1833
	Ordovícico	1879
	Cámbrico	1835
Precámbrico		1872

Escala estratigráfica mostrando el año de introducción de cada sistema. Los colores utilizados en la tabla se corresponden con la actual norma de la Comisión del Mapa Geológico del Mundo.



Sucesión y discordancia observadas por J Hutton en Jedburgh, Escocia.

Sección estratigráfica del Jurásico Medio, Chacay Melehue, Neuquén. A la izquierda, vista general hacia el este y a la derecha, detalle con invertebrados fósiles.

La aparición de ciertas especies nuevas permite establecer los límites entre zonas, de manera tal que cada agregado se distingue por la aparición en su base de esas especies y en su techo por la de otras. El tiempo transcurrido entre estos eventos permite el reconocimiento de unidades temporales claramente delimitadas. Cada zona se denomina con el nombre de una especie elegida en forma arbitraria, que no necesariamente debe estar limitada estratigráficamente a esa zona, pudiendo también variar su grado (escaso o abundante) de representación. El rasgo característico de la zona es el conjunto de especies y su nombre debe estar limitado a la región en que se reconoce. El límite inferior de la zona reconocida en la base de un piso y sistema sirve a su vez de base a tales unidades.

El concepto de zona fue luego extendido a los demás sistemas. Las zonas fueron agrupadas en pisos, los que, en consecuencia, están caracterizados por asociaciones fósiles de una magnitud mayor, basados también en la superposición de diferentes rangos estratigráficos de especies. Las zonas pueden a su vez ser divididas en subzonas y estas en *horizontes* faunísticos, con lo cual se logra un alto grado de resolución temporal.

Cada piso es definido en una localidad elegida como tipo, actualmente no solo mediante fósiles de invertebrados, sino también con microfósiles, y metodologías auxiliares, como cambios en la dirección de la magnetización remanente presente en las rocas o registro de inversiones en la polaridad del campo magnético terrestre (magnetoestratigrafía), modificaciones de las relaciones isotópicas de varios elementos en rocas de origen marino (quimioestratigrafía), y con las variaciones cíclicas de la órbita de la Tierra documentadas en las sucesiones sedimentarias mediante cambios en los patrones sedimentarios (cicloestratigrafía).

El tiempo absoluto de la geología

La escala del tiempo geológico absoluto registra las fechas y duración en que ocurrieron ciertos acontecimientos, en un determinado orden de sucesión. La magnitud del tiempo involucrado se infería, en un principio, sobre la base del tipo, cantidad y magnitud de los fenómenos representados. Las primeras estimaciones sobre la edad de la Tierra se basaron en exégesis bíblicas, la más aceptada de las cuales era de 4004 años. Estimaciones posteriores del naturalista y enciclopedista francés Georges-Louis Leclerc, conde de Buffon (1707-1788), realizadas usando esferas de hierro de diferentes tamaños y determinando el tiempo que tardaban en enfriarse a partir de un estado incandescente, estableció que una esfera del tamaño de la Tierra tardaría 36.000 años en llegar a valores que permitieran la vida y otros 39.000 en alcanzar los niveles actuales.

La concepción geológica del tiempo se vio modificada cuando James Hutton (1726-1797) introdujo el principio del *uniformismo*, por el que postuló que todos

los cambios acaecidos en la historia de la Tierra resultaron de procesos naturales iguales a los que se observan en la actualidad y que la historia de la Tierra comprende varios ciclos de depositación y de levantamientos en un tiempo tan prolongado que no habría vestigios de principio ni de fin. Sus ideas, luego difundidas por Lyell y que han quedado reflejadas en una conocida ilustración, postulaban que los sedimentos de las capas más antiguas son derivados de rocas anteriores y así continuamente hasta un comienzo del que no hay vestigio. Algo más tarde, William Thomson, lord Kelvin (1824-1907), concluyó en sus estudios de termodinámica que una estrella como el Sol debía tener unos 20 a 24Ma. Posteriormente Darwin, en su obra acerca del origen de las especies de 1859, siguiendo a Lyell, a quien atribuía haberle 'regalado el tiempo', recurrió para explicar la diferenciación evolutiva de las formas actualmente vivientes a un marco temporal enormemente más vasto.

El descubrimiento de Henri Becquerel (1852-1908) de la radiación producida por sales de uranio, y la identificación de sustancias radiactivas, como el polonio y el radio, por Marie Skłodowska (1867-1934) y Pierre Curie (1859-1906), llevaron a Ernest Rutherford (1871-1937) a determinar que cualquiera sea la cantidad de material radiactivo con que comienza una muestra, la mitad de sus átomos se desintegrará en un plazo determinado llamado *vida media* del elemento. Estos hallazgos condujeron a establecer los métodos de *datación radiométrica* sobre la base del decaimiento radiactivo y proporcionaron un reloj que puede ser usado para medir la edad de la Tierra. La datación basada en el decaimiento de elementos radiactivos sirvió para complementar la escala basada en invertebrados fósiles y permitió fijar en años las diferentes unidades reconocidas en la escala estratigráfica. Estas edades absolutas no alcanzan sin embargo la precisión que permiten las dataciones relativas basadas en invertebrados, las que permiten en última instancia diferenciar entre un antes y un después. Así, en un conjunto de rocas del Jurásico de 150Ma se puede llegar, merced a los invertebrados presentes, a una precisión de aproximadamente cien mil años, un poder resolutivo equivalente, por ejemplo, a poder distinguir dos acontecimientos históricos ocurridos en los años 483 y 484 de nuestra era. CH

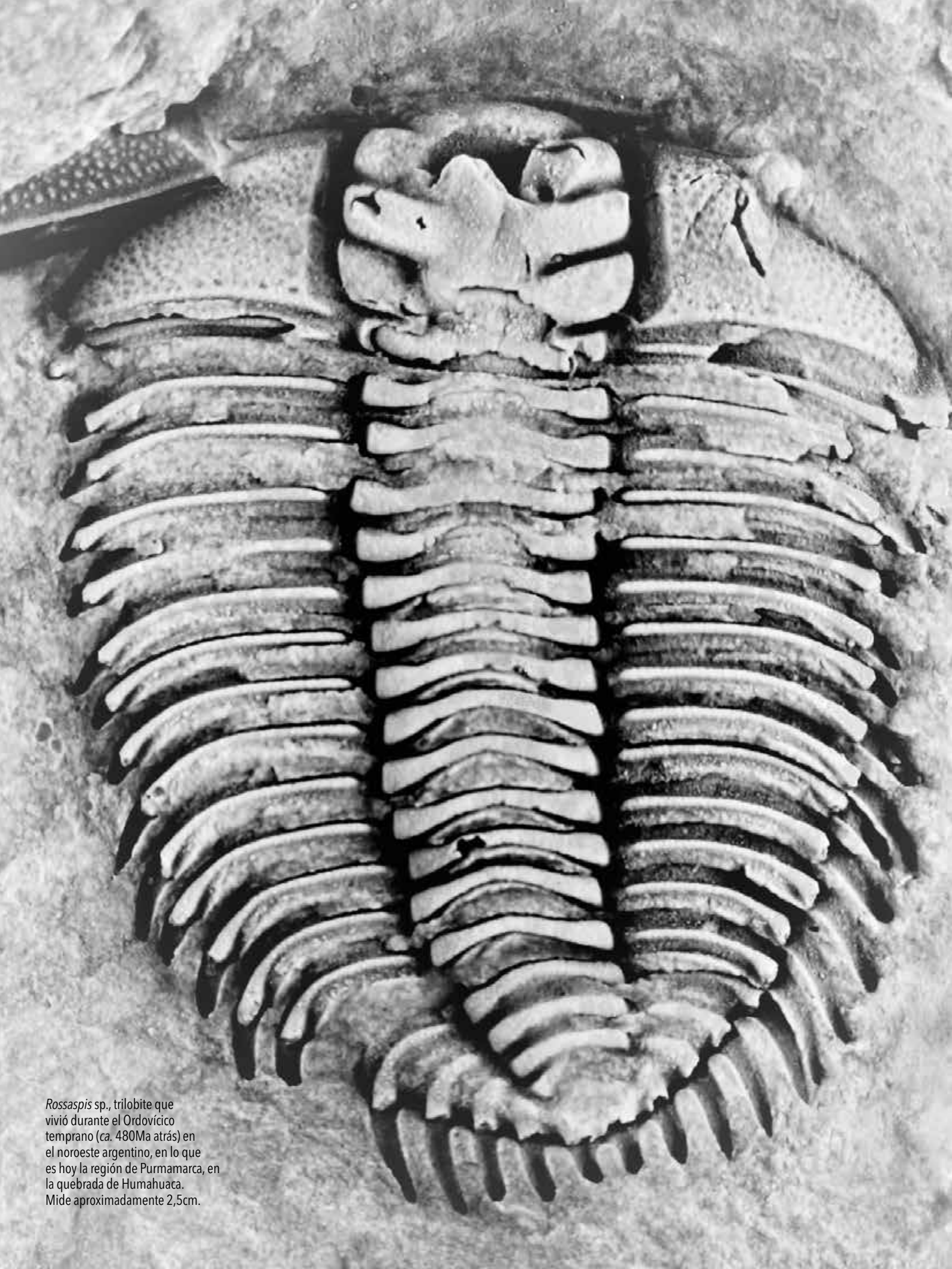
Elemento	Producto	Vida media	Inicio
^{14}C	^{14}N	5.730	1947
^{238}U	^{206}Pb	4.470	1907
^{232}Th	^{208}Pb	13.700	1938
^{40}K	^{40}Ar	11.930	1948
^{87}Rb	^{87}Sr	48.800	1946
^{147}Sm	^{143}Nd	106.000	1975

Métodos radioactivos usados para determinaciones de edades absolutas y la fecha de inicio de su utilización.

LECTURAS SUGERIDAS

GOULD SJ, 1987, *Time's Arrow, Time's Cycle*, Harvard University Press, Harvard.
GRIBBIN J, 2000, *El nacimiento del tiempo*, Paidós, Barcelona.
RICCARDI AC, 2011, 'El tiempo en la geología', *Anales de la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires*, 44: 185-204.
RICCARDI AC, 2016, 'Escala cronoestratigráfica', *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 73, 2: 292-293.

Alberto C Riccardi
Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Investigador superior del Conicet en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
Jefe de la división de Paleozoología de invertebrados del Museo de La Plata.



Rossaspis sp., trilobite que vivió durante el Ordovícico temprano (*ca.* 480Ma atrás) en el noroeste argentino, en lo que es hoy la región de Purmamarca, en la quebrada de Humahuaca. Mide aproximadamente 2,5cm.

M Franco Tortello
Museo de La Plata, UNLP-Conicet

Daniela S Monti
Instituto de Ecología, Genética y Evolución
de Buenos Aires (IEGEBA), UBA-Conicet

Los trilobites y el Paleozoico temprano

Después de unos 4200 millones de años (Ma) de existencia de la Tierra, durante el Cámbrico (541-485Ma), ocurrió en los mares del planeta un marcado incremento en la diversidad de especies o *radiación*, considerado un acontecimiento crucial en la historia de la vida. Durante la época inicial de dicho período (541-520Ma), surgieron en el medio marino de manera repentina (en la escala de tiempo geológico) numerosos organismos multicelulares en muchos casos provistos de algún tipo de exoesqueleto o conchilla.

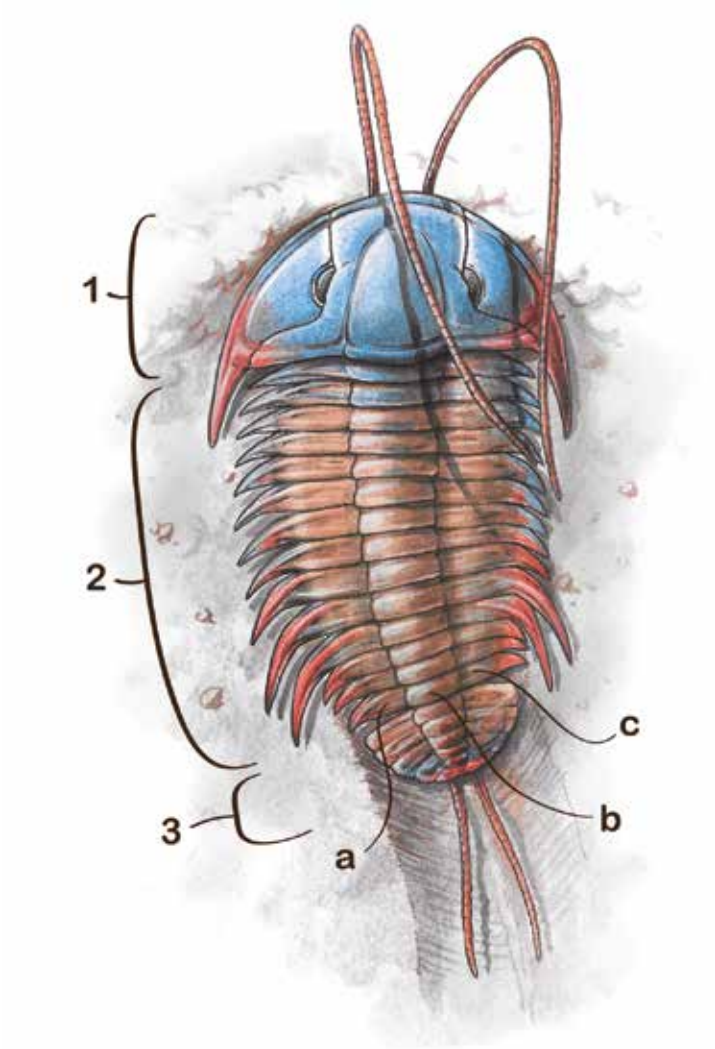
Durante dicho acontecimiento –llamado *radiación* o *explosión cámbrica*, también tratado en el artículo 'Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano', en la página 25 de este número–, aparecieron casi todos los grandes grupos de animales marinos modernos, junto con otros exclusivos de ese intervalo. Asimismo, aumentó la complejidad de las comunidades y de los ecosistemas, en sintonía con una ocupación más efectiva del fondo del mar, con la adquisición de nuevos modos de vida y con el desarrollo de cadenas alimentarias más variadas, que incluyeron la aparición de organismos con hábitos cazadores y carnívoros. La biósfera marina y los sedimentos asociados a ella cambiaron para siempre, y la riqueza de fósiles de esta época marca el fin del Precámbrico y el comienzo del Paleozoico.

Reyes de los mares paleozoicos

Entre los animales surgidos en el transcurso de la explosión cámbrica se destaca un grupo de artrópodos que podemos tomar como emblema del Paleozoico: los *trilobites*. Después de su aparición hace unos 521Ma, se diversificaron rápidamente y colonizaron todos los océanos

¿DE QUÉ SE TRATA?

Una visita a la historia de los trilobites, extinguidos pobladores de los mares paleozoicos cuyo estudio arroja luz sobre una amplia gama de cuestiones investigadas por geólogos y paleontólogos.



Interpretación del aspecto de un ejemplar adulto de *Modocia* sp., del Cámbrico medio (*ca.* 500Ma atrás) que vivió en el oeste argentino. Se distinguen tres regiones en el cuerpo: el céfalo (1), el tórax (2) y el pigidio (3). Además, dos surcos longitudinales dividían al caparazón en tres lóbulos: el pleural izquierdo (a), el axial (b) y el pleural derecho (c). Dibujo Gabriel Lío

del planeta. Durante unos 29Ma (501-472Ma) dominaron ampliamente las faunas marinas, pero después su diversidad fue disminuyendo hasta que, finalmente, desaparecieron a fines del Pérmico, hace unos 252Ma, junto con el 90% de la vida, en la más grande extinción que afectó a la Tierra (a la que también se refiere el artículo 'Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío', en la página 31 de este número).

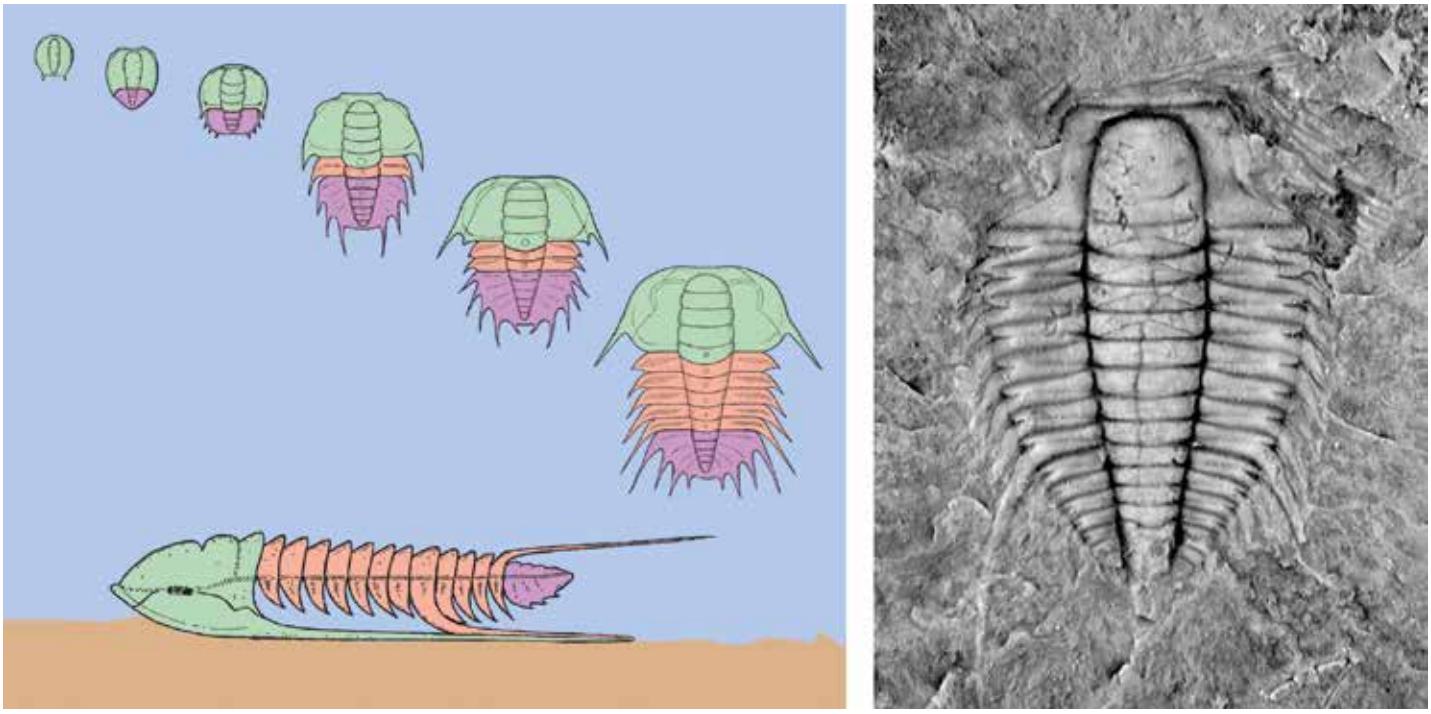
Durante sus casi 270Ma de historia evolutiva y con alrededor de veinte mil especies, los trilobites se adaptaron a vivir en todos los ambientes marinos, desde plataformas someras hasta aguas profundas. La mayoría se alimentaba de materia orgánica presente en los sedimentos del fondo; otros eran predadores y carroñeros, y unos pocos, filtradores. Estos últimos tenían la capacidad de separar las partículas alimenticias en suspensión mediante un sistema especializado análogo a un colador.

Con tamaños que variaban desde unos pocos milímetros hasta más de 70cm, podemos imaginarlos con antenas y ojos prominentes y, con la ayuda de sus patas articuladas, caminando sobre el lecho marino o nadando en la columna de agua a diferentes profundidades. Una armadura los protegía, su cutícula dorsal, rica en carbonato de calcio. Era un caparazón recorrido por dos surcos longitudinales que lo dividían en un lóbulo central y dos laterales, lo cual dio el nombre en latín al grupo: *trilobita* o con tres lóbulos.

Transversalmente, el cuerpo de los trilobites también se dividía en tres partes. En la región anterior, el escudo cefálico presentaba ojos que, con sus múltiples lentes, constituyeron el primer aparato visual complejo del reino animal. Ventralmente el céfalo exhibía un par de antenas y la boca, la última asociada con una placa dura cuya morfología y sostén se relacionaba con el tipo de dieta del animal. En la parte media, el tórax, compuesto por segmentos articulados entre sí, otorgaba flexibilidad a la armadura rígida y permitía a los trilobites moverse sobre obstáculos, girar e incluso enrollarse. Cada segmento se correspondía en la zona ventral con un par de patas asociadas con laminillas branquiales. El escudo posterior, llamado *pigidio*, estaba formado por unos pocos segmentos fusionados.

Lo que generalmente se conserva como fósil es el muy resistente exoesqueleto dorsal calcificado y sus mudas, también calcificadas. Gracias a esta particularidad, sabemos que cada trilobite sufría una profunda metamorfosis a lo largo de su vida. Primero, la cutícula dorsal de la larva era un escudo muy pequeño, casi invisible a simple vista: solo se distinguía el céfalo, ya que el tórax y el pigidio aún no se habían diferenciado. En la fase siguiente se formaba el pigidio y se iban sumando, uno tras otro, los segmentos torácicos, hasta alcanzar el número definitivo de cada especie: en este momento el animal se convertía en adulto. La profundidad de los cambios morfológicos sufridos durante este proceso hace difícil imaginar que la larva y el adulto hayan correspondido a un mismo organismo. En varias especies, esas transformaciones iban acompañadas de cambios en el modo de vida: las pequeñas larvas vivían flotando en la columna de agua, mientras que los adultos lo hacían sobre el fondo marino. Tal situación evitaba la competencia entre miembros de la misma especie cuando estaban en distintos momentos de su desarrollo.

La mayoría de los trilobites tenía ojos compuestos con cientos e incluso miles de pequeñas lentes que funcionaban como cristalinos individuales y colaboraban para formar imágenes muy nítidas. La peculiaridad de su aparato visual es que cada lente era un prisma alargado de calcita diáfana, mineral con la particular propiedad de que permite a la luz pasar sin refractarse a lo largo de uno de sus



Izquierda. Ciclo de vida del pequeño trilobite *Parabolina frequens argentina*. El adulto vivía apoyado en el fondo marino, mientras que las larvas más pequeñas, mostradas en el dibujo en varios estadios de su desarrollo, lo hacían flotando en la columna de agua. **Derecha.** Fósil de la misma especie fotografiado en blanco y negro y antes blanqueado con vapores de óxido de magnesio para mejorar el contraste de la imagen. Mide escasamente 1cm de largo. Dibujo Euan Clarkson, Franco Tortello y Daniela Monti.

ejes cristalográficos. Los trilobites vieron el mundo en mil fragmentos de luz con una paleta de prismas de cristal.

Por su abundancia y su utilidad para resolver diversos problemas geológicos, los trilobites fueron intensamente estudiados durante los últimos dos siglos. Sus restos son también piezas clave para reconstruir la evolución temprana de los demás invertebrados paleozoicos.

¿Quién es quién? El desafío de reconocer especies

Evidencias encontradas en la década de 1880 en las cuevas borgoñonas de Arcy-sur-Cure, en el noroeste de Francia, una de las cuales se llamó precisamente la Grotte du Trilobite, indican que desde hace por lo menos 15.000 años los seres humanos conocemos los restos fósiles de trilobites y los utilizamos como adornos o amuletos. En 1698, el naturalista galés Edward Lhuyd (1660-1709) describió científicamente e ilustró el primer trilobite, al que consideró el esqueleto de un 'pez plano'. Este hecho marca el comienzo de una nueva relación con estos fósiles, que pasaron a ser algo más que adornos, pues se convirtieron en objetos de estudio.

Para develar la biología de estos animales y como sucede con otros grupos extinguidos, la única fuente de información es la morfología, muchas veces conocida solo en forma parcial. La historia de tales organismos se esconde detrás de sus formas, a la espera de ser reconstruida. Por ello, el trabajo científico comienza con la observación minuciosa y la descripción detallada, que llevan a determinar grupos y definir especies. Este paso es necesario para realizar estimaciones de diversidad, correlaciones bioestratigráficas, reconstrucciones paleogeográficas y análisis evolutivos, entre otros estudios.

Cada resto fósil es único y diferente de los demás. Sin embargo, también reconocemos en ellos características que nos permiten agruparlos. Pero ¿cómo podemos saber cuáles diferencias entre dos o más individuos son parte de la variación interna de una misma especie o *variación intraespecífica*, y cuáles permiten distinguir entre especies?

Para responder esta pregunta, primero debemos determinar a qué se deben las diferencias entre individuos. En todos los fósiles existen variaciones morfológicas generadas por los procesos que afectan a los restos luego de la muerte del organismo y otras que se generaron en vida por factores como la diferenciación sexual, la geografía o la biología de su desarrollo u *ontogenia*. Esta últi-

ma constituye una fuente importante de variación intraespecífica, por la mencionada transformación que sufren los trilobites a lo largo de su vida.

Determinar los límites entre las especies de estos animales es un verdadero desafío, entre otras razones porque no siempre resulta sencillo distinguir la *variación interespecífica* de la mencionada intraespecífica, y a menudo la observación minuciosa no alcanza para hacerlo. En la actualidad, sin embargo, podemos valernos de herramientas matemáticas que combinan la descripción cuantitativa de la forma con el análisis estadístico. Con ellas estamos en condiciones de analizar cambios en la forma independientemente del tamaño, detectar patrones que pueden escaparse al ojo humano y poner a prueba hipótesis. Con los trilobites, estas herramientas se utilizan principalmente para cuantificar cambios en las dimensiones de las partes del cuerpo con relación al tamaño total y para detectar patrones evolutivos.

Los trilobites en la Argentina

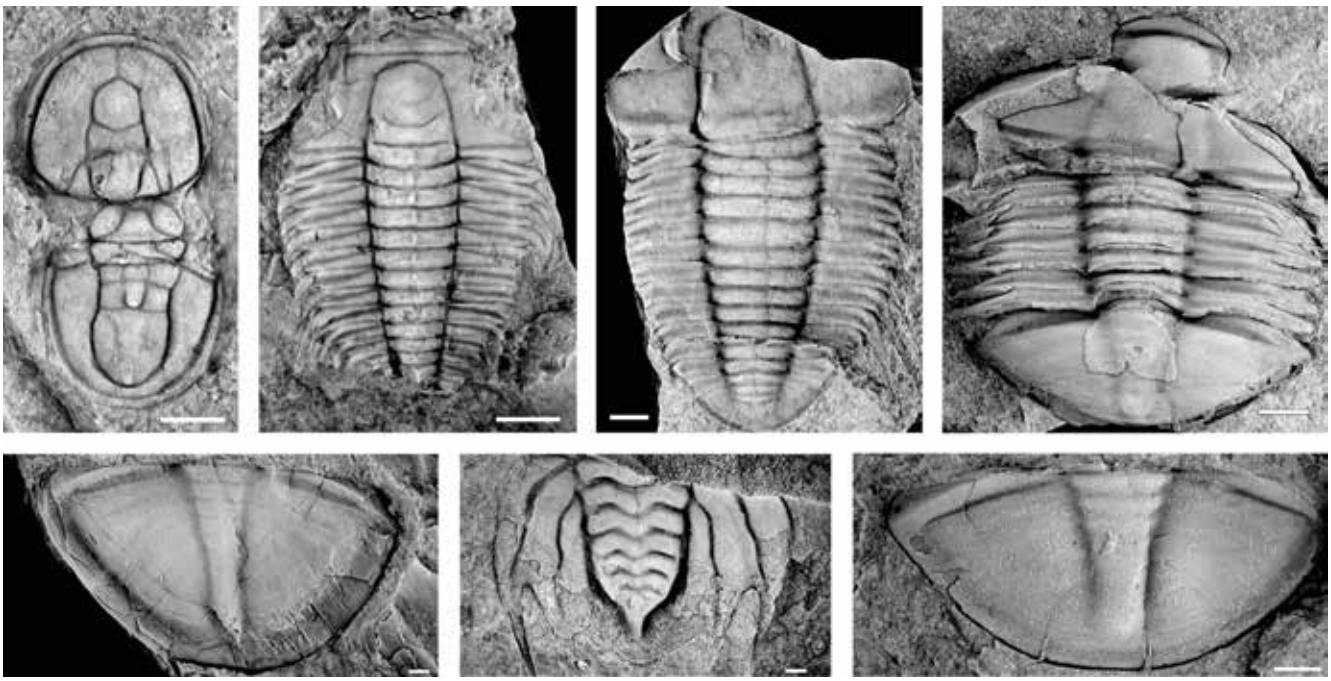
Para cualquier investigación geológica resulta primordial reconocer las rocas y, además, determinar su antigüedad. Esto permite hacer correlaciones con lo sucedido en otras áreas del planeta. Los grupos fósiles que existieron por lapsos relativamente breves, como sucedió con muchas especies de trilobites, son ideales para estimar la edad de las rocas y establecer dichas correlaciones.

En la Argentina los trilobites son abundantes en las provincias de Salta y Jujuy, en la sierra de Famatina en La Rioja y en la precordillera de La Rioja, San Juan y Mendoza, aunque también se conocen algunos registros en el noreste de Río Negro, el oeste del Chubut y las Malvinas. Comentaremos dos casos con historias geológicas muy diferentes: el noroeste y la precordillera.

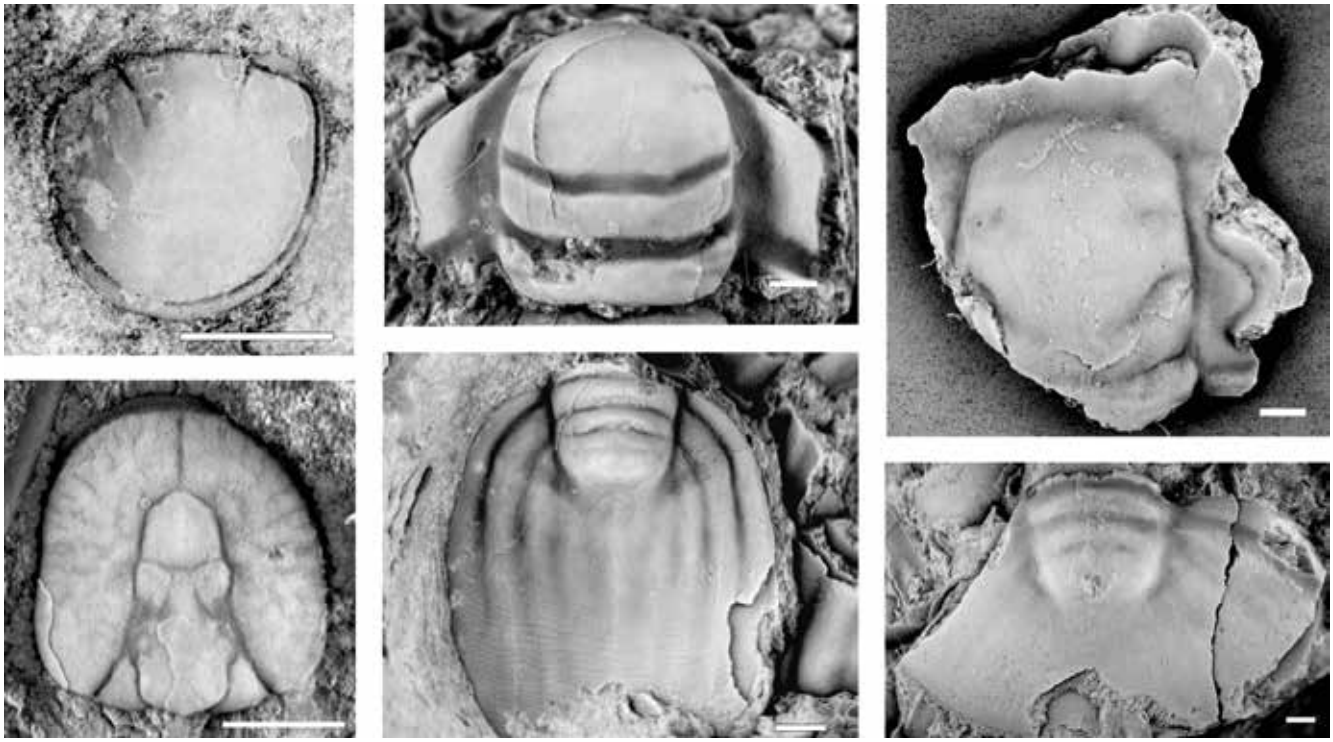
El noroeste argentino que habitaron los trilobites durante el Cámbrico tardío y el Ordovícico temprano (ha-

Paisaje de las cercanías de Nazareno, en la cordillera oriental salteña cerca de la frontera con Bolivia. Se advierten a la derecha afloramientos rocosos del Ordovícico Inferior (aproximadamente 480Ma atrás) del tipo en que se hallan trilobites fósiles. En la imagen, Eric Hasselrot, coordinador de trabajos de campo, Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán.

Interpretación del aspecto de una comunidad del trilobite *Jujuyaspis keideli*, del Ordovícico temprano (*ca.* 480Ma atrás), noroeste argentino. Los ejemplares de esta especie solían vivir en grupos. Dibujo Gabriel Lío



Algunos trilobites típicos del Cámbrico tardío-Ordovícico temprano del noroeste argentino. **Arriba.** *Lotagnostus hedini*, *Parabolina frequens*, *Jujuyaspis keideli* y *Notopeltis orthometopa*. **Abajo.** Pigidios de *Asaphellus jujuanus*, *Kainella teiichii* y *Asaphellus nazarenensis*. Las escalas indican 2mm.



Trilobites desarticulados (céfalos y pigidios) del Cámbrico medio y tardío de la precordillera mendocina. **Arriba.** *Lejopyge laevigata, Irvingella jorusconii, Hungaia puelchana*. **Abajo.** *Lotagnostus atenuatus, Hungaia puelchana* y *Rasettia crucensis*. Las escalas indican 2mm.

ce 488-478Ma) era muy diferente del que conocemos hoy. La porción de la Tierra que en el presente constituye esa región era entonces una extensa plataforma marina que se extendía hasta lo que ahora es Colombia. Ese antiguo mar albergó sucesivas faunas de invertebrados, cuyos restos se conservaron de manera muy completa en las rocas. Después de una compleja historia geológica que incluyó la formación de montañas, en la actualidad los estratos que contienen dichos restos se encuentran a grandes alturas sobre el nivel del mar, en la cordillera oriental de Salta y Jujuy.

Horacio J Harrington (1910-1973) y Armando F Leanza (1919-1975) fueron los primeros geólogos en definir biozonas sobre la base de las faunas de trilobites del noroeste argentino. Después de estudiar miles de ejemplares coleccionados por ellos mismos y por colegas de varias instituciones del país, en 1957 propusieron un primer ordenamiento cronológico de las rocas sobre la base de su contenido fósil, que aún está vigente, si bien con algunos ajustes. Lo difundieron publicándolo en los Estados Unidos (*Ordovician trilobites of Argentina*, University of Kansas Press, Lawrence). En su esquema bioestratigráfico, cada biozona contiene un conjunto particular de especies que refleja un momento único de la evolución biológica y geológica del noroeste.

Aunque cada biozona contiene varias especies de trilobites, recibió el nombre de aquella que mejor la representa, como explica el artículo 'Los invertebrados fósiles y la escala geológica', publicado en la página 9 de este número. Por ejemplo, *Parabolina frequens argentina*, con su inconfundible aspecto espinoso, hallado en muchas localidades de la quebrada de Humahuaca o cercanas a ella, como Iruya, Huacalera y Tilcara, o en el altiplano, dio nombre a la biozona más antigua de la cordillera oriental.

En los mismos estratos, *Lotagnostus hedini* aporta evidencia irrefutable a favor de una edad cámbrica tardía. Debido a su vasta distribución geográfica, este fósil permite hacer correlaciones con regiones muy lejanas como China, Kazajistán o Canadá; lo último es inusual, pues las especies de trilobites del Salta y Jujuy son mayormente endémicas. El esquema bioestratigráfico del noroeste argentino se completa con rocas de edades progresivamente más jóvenes del Ordovícico temprano, en las que se destacan los géneros *Jujuyaspis*, *Kainella*, *Asaphellus*, *Notopeltis* y *Thysanopyge*.

Otra región del país con importantes registros de trilobites del Paleozoico temprano es la precordillera mendocina. Su tesoro paleontológico fue descubierto por un naturalista autodidacta, Carlos Rusconi (1898-1969), en las décadas de 1940 y 1950, cuando se desempeñaba como director del Museo de Historia Natural de Mendoza. Halló antiguas rocas de origen marino en muchos cerros y quebradas de la provincia y reunió un sinnúmero de fósiles cámbricos, cuyo estudio emprendió él mismo y dio

a conocer (*Animales extinguidos de Mendoza y de la Argentina*, Gobierno de Mendoza, 1967). En la década siguiente, Ángel V Borrello (1919-1971), del Museo de La Plata, reunió más colecciones de alto valor geológico.

Los trilobites mendocinos del Cámbrico habitaron una plataforma marina estable, hace unos 505-485Ma. Al morir, sus restos quedaron preservados en calizas que luego sufrieron erosión y los bloques resultantes fueron transportados hacia ambientes marinos más profundos. Esto resultó en depósitos de aspecto peculiar, en los cuales bloques de rocas carbonáticas de centímetros a cientos de metros se encuentran inmersos en total desorden en sedimentos de edad más joven.

Aislada y dispersa, la información que ofrecen estos bloques forma un rompecabezas en el cual cada pieza encastra perfectamente con otras. Cuando la imagen se completa, revela la historia geológica. Determinar qué biozonas están representadas en las rocas cámbricas mendocinas requirió estudiar con enorme paciencia el contenido fósil de cada bloque y así armar, paso a paso, el esquema bioestratigráfico de la región, tarea que aún continúa.

Los trilobites cámbricos de Mendoza tienen enorme similitud con los de los Estados Unidos, Canadá y Groenlandia. Efectivamente, buena parte de los géneros identificados en la precordillera argentina (por ejemplo, *Irvingella*, *Hungaia*, *Rasettia*) son compartidos con América del Norte, por lo que habría habido un libre intercambio faunístico entre ambos territorios durante el Cámbrico. ¿Indica esto proximidad geográfica?

Durante el Cámbrico y el Ordovícico, América del Sur se encontraba unida con África, Australia, la Antártida y otros bloques continentales menores. La región que hoy corresponde al noroeste argentino estaba sobre el margen suroeste de ese bloque de continentes. En cambio, a comienzos del Paleozoico la región de Cuyo tenía una posición muy distinta de la actual, como lo sugieren sus trilobites. Ella habría sido un fragmento desprendido de una antigua placa continental llamada *Laurentia* (no confundir con *Laurasia*), que muchas veces fue un continente separado y hoy es América del Norte. Cuyo tuvo un largo viaje a la deriva durante el Cámbrico y el Ordovícico, y recién en el Ordovícico tardío se adosó a América del Sur. CH

LECTURAS SUGERIDAS

BORDONARO OL, 2003, 'Evolución paleoambiental y paleogeográfica de la cuenca cámbrica de la precordillera argentina', *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 58: 329-346.

FORTEY RA, 2000, *Trilobites! Eyewitness to Evolution*, Harper Collins, Londres. Accesible en *archive.org/details/trilobiteeyewitn00fortrich/mode/2up*. Traducción castellana: *¡Trilobites! Testigos de la evolución*, Laetoli, Pamplona, 2006.

GOULD SJ, 1989, *Wonderful Life: The burgess shale and the nature of history,* Norton & Co., Nueva York. Traducción castellana: *La vida maravillosa*, Crítica, Barcelona, 2018.

LEVI-SETTI R, 2014, *The Trilobites Book: A visual journey,* University of Chicago Press.

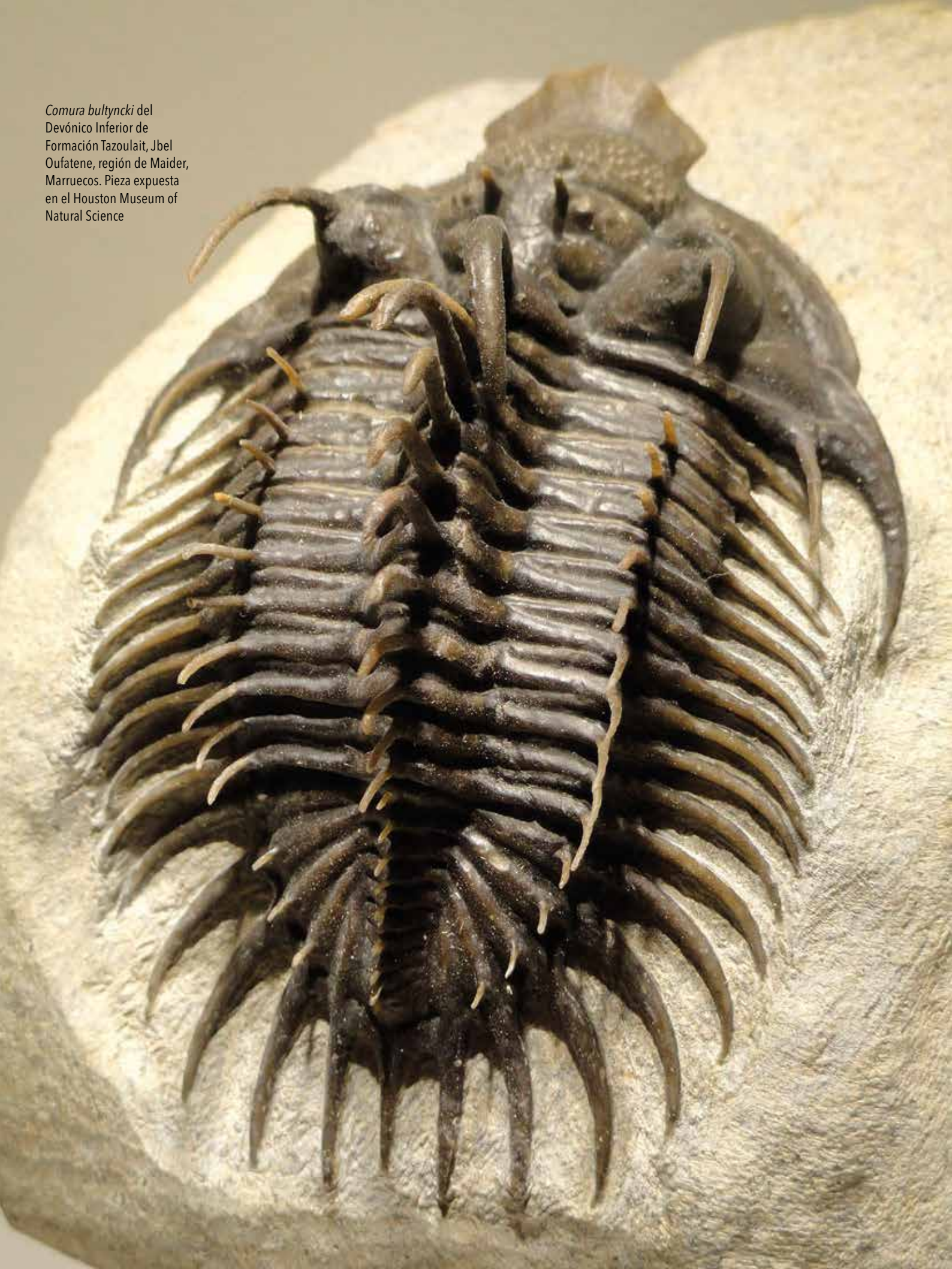
RAMOS VA, 1995, 'Sudamérica: un mosaico de continentes y océanos', Ciencia Hoy, 6: 24-29.

M Franco Tortello

Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Profesor titular, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
Investigador independiente del Conicet en el Museo de La Plata.
tortello@fcnym.unlp.edu.ar

Daniela S Monti

Doctora en ciencias biológicas, UBA.
Investigadora asistente del Conicet en el IEGEBA.
danielamonti@gmail.com



Comura bultyncki del Devónico Inferior de Formación Tazoulait, Jbel Oufatene, región de Maider, Marruecos. Pieza expuesta en el Houston Museum of Natural Science

Marcelo G Carrera y Diego Balseiro
Centro de Investigaciones en Ciencias de la Tierra (CICTERRA),
Universidad Nacional de Córdoba-Conicet

Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano

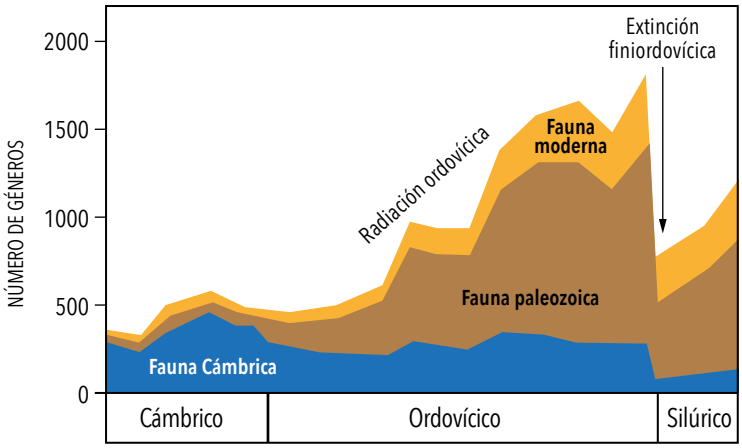
Extinciones y radiaciones

Entre los temas de divulgación científica relacionados con la naturaleza o con acontecimientos biológicos, las catástrofes suelen atraer la mayor atención, entre ellas las *extinciones masivas* del tipo de la que eliminó a los dinosaurios. No es tan frecuente que se recalquen sucesos más promisorios para el devenir de la vida, por ejemplo, la grandes *radiaciones* o *diversificaciones*. No obstante, extinciones y radiaciones han marcado la vida en el planeta y están íntimamente relacionadas entre sí, ya que luego de las primeras sobrevienen las segundas y abren caminos para que se generan cambios profundos en la biota.

La edad de la Tierra se suele estimar en unos 4600 millones de años (Ma). En ese marco temporal, se calcula que los primeros registros de seres vivos, en forma de rastros de bacterias, datan de hace aproximadamente 3500Ma. El progreso de la vida en sus tiempos iniciales fue sumamente lento, pues solo a partir de hace unos 541Ma, cuando comenzó el Cámbrico, el primer período de la era paleozoica, se produjo un importante incremento de su ritmo de avance. Nos referimos a la radiación o *explosión* cámbrica –también tratada en el artículo 'Los trilobites y el Paleozoico temprano' en la página 17 de este número–, que causó la mayor diversificación de la que se tiene noticias y dio lugar a la aparición de los grandes tipos o *phyla* de animales. Luego de ese episodio ocurrió otra radiación, de menor escala, considerada por algunos una continuación de la anterior, que abarcó los taxones de menor rango de cada *phylum*. Se la conoce como la *gran radiación ordovícica* y acaeció a lo largo de casi todo el período geológico de ese nombre (485-444Ma), el segundo del Paleozoico.

¿DE QUÉ SE TRATA?

Hace unos 500 millones de años, en la mayor diversificación de la vida terrestre de la que se tiene noticias, apareció la mayoría de los grandes tipos (o *phyla*) de animales que, luego de sucesivas extinciones seguidas de recuperaciones, llegaron hasta nuestros días.



Curvas de diversidad genérica para el Cámbrico y el Ordovícico, mostrando el aumento notorio desde la mitad del período Ordovícico y el brusco descenso en la extinción al final de este.

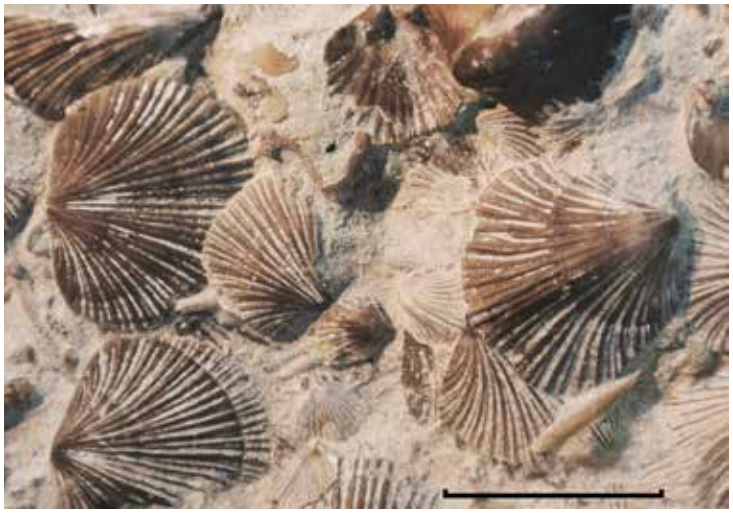
La gran radiación ordovícica

Las condiciones particulares del Ordovícico no difirieron mucho de las del Cámbrico, por lo menos durante algunos millones de años a sus comienzos. Imperaban entonces temperaturas que, en promedio, eran entre 7 y 8°C más altas que las actuales, el nivel del mar estaba centenares de metros por encima de los del presente y existían extensas plataformas de sedimentos calcáreos en los mares someros que bordeaban la mayoría de los continentes. Esto quiere decir que extensas áreas continentales estaban cubiertas por mares tropicales poco profundos, como ciertos sectores del actual Caribe. A partir de la mitad del período Ordovícico las condiciones cambiaron y comenzó la formación de extensas cadenas montañosas en grandes áreas de los distintos continentes, con la consiguiente desaparición de gran parte de dichas plataformas calcáreas.

La radiación ordovícica llevó a que en el lapso relativamente breve de 10 a 15Ma la diversidad de las faunas marinas se triplicara y aparecieran grupos que fueron dominantes durante el resto de la era paleozoica, como briozoos, corales rugosos y tabulados, esponjas, crinoideos o lirios de mar y ostrácodos. También aparecieron más familias, géneros y especies de grupos establecidos desde el Cámbrico, entre ellos, trilobites, braquiópodos, equinodermos y moluscos, entre otros. Esta radiación marca, a su vez, un claro aumento en la complejidad ecológica, la que incluye una mayor *diversidad de nichos* y una más elevada complejidad en la *cadena trófica*.

Los estudios realizados en diversas regiones –sean grandes áreas continentales o espacios más reducidos, con las mismas o diferentes condiciones ambientales– muestran que hubo procesos de diversificación en varios grupos de animales. Esto significa que la radiación, por la cual la mayoría de los grupos de organismos aumentó significativamente su diversidad, fue un hecho biológico global durante este período, independientemente de condiciones geográficas particulares. Si se analiza con más detalle la trayectoria de diversificación de los distintos grupos, se advierte que, luego de su inicio a ritmo moderado, ella se aceleró hacia mediados del Ordovícico, pero hacia el final de ese período ocurrió un enfriamiento climático generalizado y aconteció una extinción.

Se ha especulado y se sigue especulando sobre las posibles causas de la radiación ordovícica, y se han postulado diversas hipótesis, de las que ninguna por sí sola parece satisfacer por completo, ni responder a todas las preguntas planteadas. En un nivel general, dicha radia-



Fósiles típicos del Ordovícico. **Izquierda.** Fósiles de *Cincinnetina meeki*, un braquiópodo extinguido del Ordovícido Superior (hace *ca.* 450Ma). Fueron encontrados en el estado norteamericano de Ohio. La barra que da la escala mide 1cm. Foto Mark Wilson, Wooster College, Wikimedia Commons. **Centro.** *Nileus armadillo*, un trilobite de aproximadamente 3cm de largo (Wikimedia Commons). **Derecha.** Trilobite calymenido, Ordovícico de la Formación San Juan, precordillera argentina. Longitud máxima 2,5cm. Colección didáctica cátedra paleobiología FCEFyN UNC, foto de los autores.

ción parece haber sido favorecida por la particular geografía del Ordovícico, período en que había una gran cantidad de continentes y de microcontinentes repartidos por el globo y ubicados en latitudes diferentes. Esa paleogeografía permitió que los organismos se dispersaran hacia áreas aisladas en las cuales, por *radiación adaptativa*, se generaron nuevas especies y aumentó así la biodiversidad. Para algunos autores, sin embargo, la respuesta más simple es que la diversificación del Ordovícico habría sido la continuidad del proceso de radiación iniciado en el Cámbrico, es decir, la continuación de la explosión cámbrica. Planteada la cuestión de esta forma, se concluiría que las causas principales de la diversificación serían biológicas, y que su acción se habría visto facilitada por un marco ambiental favorable extendido en el tiempo.

La extinción ordovícica y la recuperación silúrica

La mencionada extinción de fines del Ordovícico está asociada con una amplia pero breve glaciación por la que los hielos polares cubrieron la mayor parte de África y América del Sur, que entonces se encontraban cerca del polo sur. Se la considera la primera extinción masiva, caracterizada por una pérdida importante de biodiversidad, pues desapareció más del 70% de las especies marinas. Sin embargo, la extinción no afectó tanto a los grupos de mayor rango taxonómico como a los géneros y las especies de esos grupos que experimentaron un recambio global.

Podríamos decir que el paisaje marino no cambió demasiado con la extinción ordovícica: siguió dominado por grupos como braquiópodos y trilobites, que mantuvieron esa posición en las comunidades del Silúrico (444-419), el siguiente período del Paleozoico, el cual constituyó una etapa transicional hacia los cambios biológicos trascendentales que ocurrirían durante el Devónico (419-359), período conocido como la edad de los peces. Pero en el Devónico acaecieron también importantes cambios en los continentes, como la diversificación de las plantas vasculares, que habían aparecido en el Silúrico, el advenimiento en tierra firme de las primeras plantas leñosas y, luego, de las primeras arborescentes, precursoras de las plantas con semillas, que irrumpen hacia el final del período.

La revolución marina del Paleozoico medio

Desde la explosión cámbrica hasta la radiación ordovícica, los ecosistemas marinos experimentaron distintos acontecimientos de diversificación ecológica, que continuaron en el Devónico. Sin embargo, un aspecto clave de los ecosistemas de tiempos posteriores no estaba aún presente: los predadores o carnívoros eran muy escasos y no representaban un eslabón importante en la cadena alimentaria de las comunidades. Todo esto cambió drásticamente durante los primeros 20Ma del Devónico, el intervalo en que acaeció la *revolución marina del Paleozoico medio*.

Las causas que la originaron son por demás complejas, pero se puede decir que, en líneas generales, se trató de una serie de hechos encadenados puesta en marcha por la evolución de los ecosistemas terrestres, los cuales se establecieron y afianzaron durante gran parte del Silúrico y del Devónico. Ello alteró intensamente el aporte de nutrientes del ambiente terrestre al marino, cuyo efecto inicial directo fue una mayor abundancia y diversidad de las algas unicelulares del plancton oceánico.

Como consecuencia, hubo más alimento para los organismos que se nutrían de esas algas, animales filtradores como esponjas, corales, braquiópodos y crinoideos (equinodermos fijos, entre ellos los lirios de mar), y pudieron aparecer y diversificarse predadores que se alimentasen de esos filtradores. Dichos predadores, por un lado, fueron capaces de romper caparazones y otras estructuras duras protectoras de los filtradores, y por otro lado, llegaron a tener gran tamaño y modos activos de vida. Así, durante el Devónico hubo gigantescos invertebrados predadores, como el escorpión marino *Jaekelopterus rhenaniae*, que alcanzó los 2,5m de largo con pinzas de 45cm. También se diversificaron los peces y tiburones que alcanzaron tamaños considerables. El pez del género *Dunklosteus* llegó a medir 6m y a poseer una mordida notablemente fuerte.

Los cambios no se limitaron a la aparición y especialización de grandes predadores: en sus presas ocurrieron alteraciones defensivas, como refuerzos de los caparazones o espinas, e incluso conductas de fuga en momentos críticos. La evolución de mecanismos defensivos, a su vez, llevó a que los depredadores se volviesen más eficaces y a que las cadenas alimentarias se hicieran más complejas.

La crisis de fines del Devónico

Hacia fines del Devónico las plantas se habían consolidado en los continentes y formado los primeros grandes bosques, que se expandieron con rapidez por las regiones tropicales. Esto tuvo dos consecuencias cruciales para la vida marina: aumentó de manera significativa el aporte de nutrientes de los continentes al mar, y disminuyó el dióxido de carbono atmosférico (y el consiguiente efecto invernadero). El primer efecto llevó a que se consumiera el oxígeno disuelto en el agua de mar y se produjeran crisis globales de escasez de oxígeno en los océanos; el segun-

Interpretación del aspecto del gigantesco escorpión marino acuático *Jaekelopterus rhenaniae,* el mayor artrópodo conocido, que podía alcanzar una longitud de 2,5m y vivió en el Devónico Medio, hace unos 390Ma. Wikimedia Commons

Fósil de los miembros prensiles o quelíceros del *Jaekelopterus rhenaniae*, delineados en blanco, encontrado en Prüm, Alemania. La barra que da la escala mide 5cm. Fotografía Marcus Poschmann

do, a que hubiera un enfriamiento global y apareciera una nueva glaciación. El efecto conjunto de la escasez de oxígeno en los océanos y el enfriamiento generalizado llevaron a la segunda extinción masiva. A diferencia de la de fines del Ordovícico, esta parece haber sido más prolongada pero menos intensa, y llevado a la eliminación de aproximadamente el 40% de las especies.

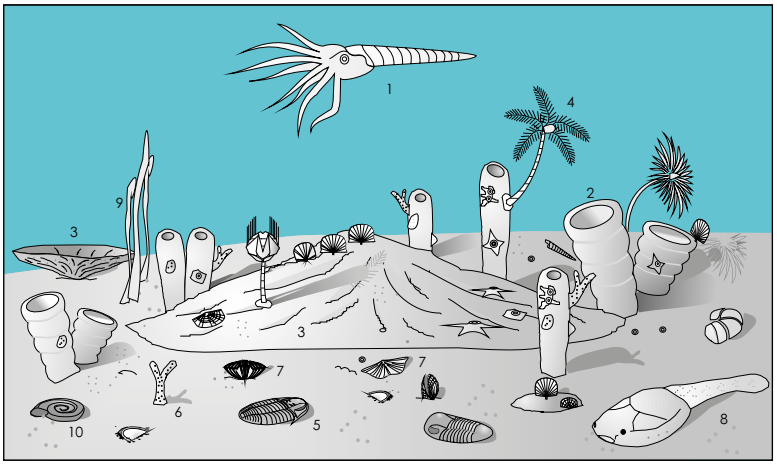
Los trilobites fueron los organismos más afectados por la extinción devónica: de ser el grupo más exitoso del Cámbrico se vieron reducidos a solo un puñado de familias y nunca más se recuperaron. En las áreas tropicales los organismos constructores de arrecifes –principalmente las esponjas calcificadas, que eran dominantes en esos ambientes– sufrieron una pérdida casi total. Los braquiópodos y los moluscos tuvieron mejor suerte: si bien todos sufrieron, ninguno se vio mortalmente afectado y todos volvieron a exhibir la diversidad que adquirieron con la revolución marina del Paleozoico medio.

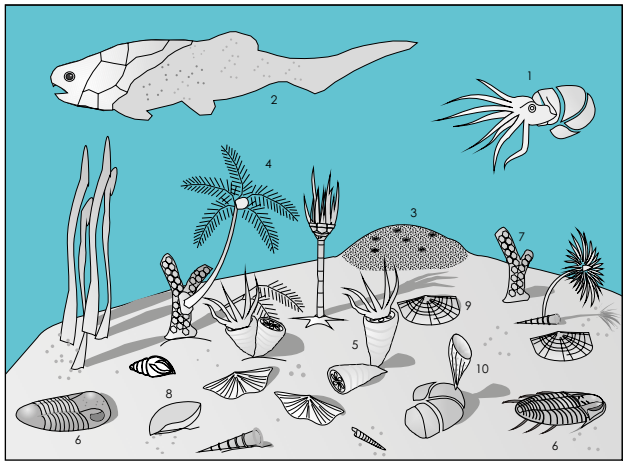
Una mirada local

Existen evidencias de que lo relatado aconteció de manera coetánea (en la escala del tiempo geológico) en todos los continentes. En el territorio que hoy pertenece a la Argentina se han constatado, en afloramientos de rocas paleozoicas, registros de casi todas las etapas mencionadas. Están principalmente en la actual zona precordillerana de La Rioja, San Juan y Mendoza; en la puna, la cordillera oriental y las sierras subandinas de las provincias del noroeste, y en pequeñas áreas de las sierras australes bonaerenses.

En cada una de dichas regiones los registros de las distintas etapas y cómo evolucionaron según los diferentes ambientes marinos se corresponden con la posición paleogeográfica de la región. Así, por ejemplo, los registros del Cámbrico y principios del Ordovícico encontrados en la actual precordillera –que estaba entonces separada de América del Sur– están en rocas que se depositaron en un mar tropical, y revelan que las faunas de este estuvieron dominadas por trilobites desde el Cámbrico, y por

Dos fósiles típicos del Devónico. Braquiópodo espiriférido (la escala indica 0,5cm) y *Koneprusia brutoni* del Devónico de Marruecos, trilobite de aproximadamente 6cm de largo, exhibido en el Houston Museum of Natural Science. Wikimedia Commons





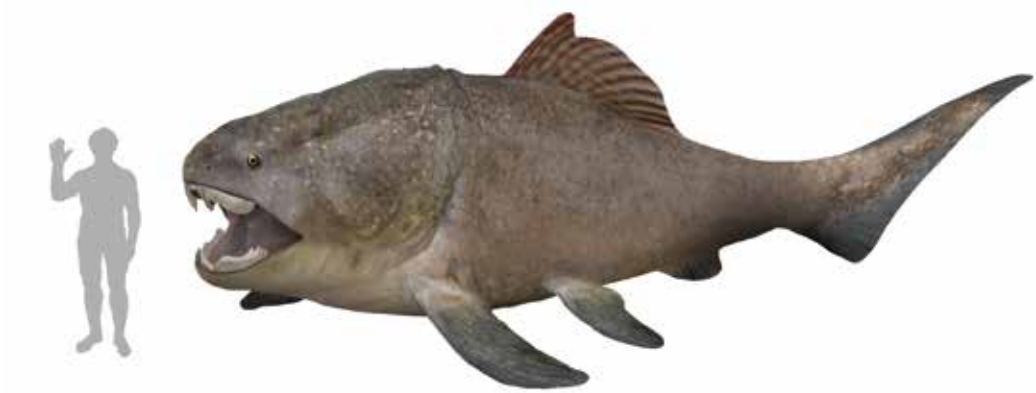
Izquierda. Reconstrucción esquemática de una comunidad ordovícica. Se distinguen nautiloideos (1), esponjas elongadas (2) y discoidales (3), lirios de mar o crinoideos (4), trilobites (5), briozoos (6), braquiópodos (7), un pez ostracodermo (8), algas (9) y gastrópodos (10).
Derecha. Reconstrucción esquemática de una comunidad devónica. Se distinguen los primeros amonites (cefalópodos) (1), un pez placodermo (2), esponjas calcificadas (3), lirios de mar o crinoideos (4), corales rugosos (5), trilobites (6), corales tabulados (7), moluscos bivalvos (8), braquiópodos (9) y esponjas silíceas (10).

Afloramientos devónicos en la precordillera argentina próximos a la localidad de San José de Jáchal, provincia de San Juan. Rocas sedimentarias devónicas de color verde, luego rocas del Carbonífero en rojo y al fondo rocas calizas del Ordovícico; por detrás de estas, se eleva hacia el oeste la cordillera de los Andes.

braquiópodos luego de la radiación ordovícica. En concordancia con la existencia de aguas cálidas, los registros revelan la presencia de arrecifes, constituidos principalmente por esponjas, pues los corales aún no estaban muy difundidos.

Los registros precordilleranos de finales del Ordovícico indican los mencionados enfriamiento, glaciación y extinción que acaecieron entonces. Las consecuencias de estos fenómenos resultan allí enfatizadas —en comparación con los registros hallados en áreas menos frías

Cráneo del pez acorazado *Dunkleosteus terrelli*, provisto de mandíbulas con cuchillas que lo muestran como un predador ubicado en el pináculo de la cadena alimentaria. La pieza, exhibida en el Museo de Historia Natural de Cleveland, Ohio, está armada con el 90% de fósiles del mismo animal –algo poco frecuente en fauna tan antigua– excavados en dicho estado norteamericano.



Interpretación del aspecto del gigantesco pez *Dunkleosteus terrelli* que vivió en el Devónico Superior hace unos 370Ma. Podía alcanzar unos 8m de largo, como lo resalta la silueta humana, y pesar cerca de cuatro toneladas, datos hipotéticos pues solo se han encontrado fósiles de la cabeza. Tim Bertelnik, Wikimedia Commons.

de otros continentes– por el cambio de posición paleogeográfica de lo que hoy llamamos la precordillera, que estuvo separada de la masa continental sudamericana y luego se unió a esta en una latitud más austral.

De la misma forma, la revolución marina del Paleozoico medio quedó registrada en los extensos afloramientos rocosos devónicos de la precordillera, pero con evidencias de haber tenido lugar en un clima templado a frío, diferente del correspondiente a los mares devónicos cálidos de Europa o de América del Norte. Es así como los sedimentos devónicos de la precordillera argentina registran la evolución de conductas defensivas en animales sin movilidad o sésiles, como los crinoideos o lirios de mar, o incluso la evolución de conductas de fuga, entre ellas el enterramiento para mudar el caparazón por parte de trilobites.

El conocimiento de lo acaecido en el hemisferio sur, en el paleocontinente Gondwana (que en el lapso 425-200Ma aproximadamente fue parte de Pangea), ha sido relevante para obtener un panorama global de hitos clave de la historia de la vida, y ha revelado las similitudes y diferencias con respecto a lo sucedido en otras regiones del planeta. Ello no hubiese sido posible sin la tradición de estudios paleontológicos que existe en la Argentina, y sin el esfuerzo de los numerosos investigadores que, principalmente desde la década de 1980, dedicaron su atención a estos temas. CH

LECTURAS SUGERIDAS

BENEDETTO JL, 2012, *El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la geología histórica*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba. Disponible actualizado en *librogondwana.com.ar*

BRETT CE, 2003, 'Durophagous predation in Paleozoic marine benthic assemblages', en Kelley PH, Kowalewski M & Hansen TA (eds.), *Predator-Prey Interactions in the Fossil Record*, Kluwer, Nueva York.

KLUG C *et al.*, 2010, 'The Devonian nekton revolution', *Lethaia*, 43, 4: 465-477. DOI *10.1111/j.1502-3931.2009.00206.x.*

SÁNCHEZ TM, 2009, *La historia de la vida en pocas palabras*, Universidad Nacional de Córdoba.

SERVAIS T *et al.*, 2009, 'Understanding the Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): Influences of paleogeography, paleoclimate or paleoecology', *GSA Today*, 19, 4-5: 4-10. DOI *10.1130/gsatg37a.1.*

WAISFELD BG *et al.*, 2007, 'Las asociaciones faunísticas marinas del Ordovícico y el Silúrico', en Benedetto JL *et al.*, *Los fósiles del Proterozoico Superior y del Paleozoico Inferior de la Argentina*, Asociación Paleontológica Argentina, publicación especial 11: 12-17.

Marcelo G Carrera
Doctor en ciencias geológicas, UNC.
Investigador principal del Conicet en el CICTERRA.
Profesor adjunto, FCEN, UNC.
mcarrera@unc.edu.ar

Diego Balseiro
Doctor en ciencias geológicas, UNC.
Investigador adjunto del Conicet en el CICTERRA.
Profesor auxiliar, FCEN, UNC.
dbalseiro@unc.edu.ar

María Alejandra Pagani
Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF-CONICET)

Arturo Taboada
Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP) y
Laboratorio de Investigaciones en Evolución y Biodiversidad (LIEB),
Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco-Conicet

Amalia Villafañe
Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF)

Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío

El Paleozoico tardío

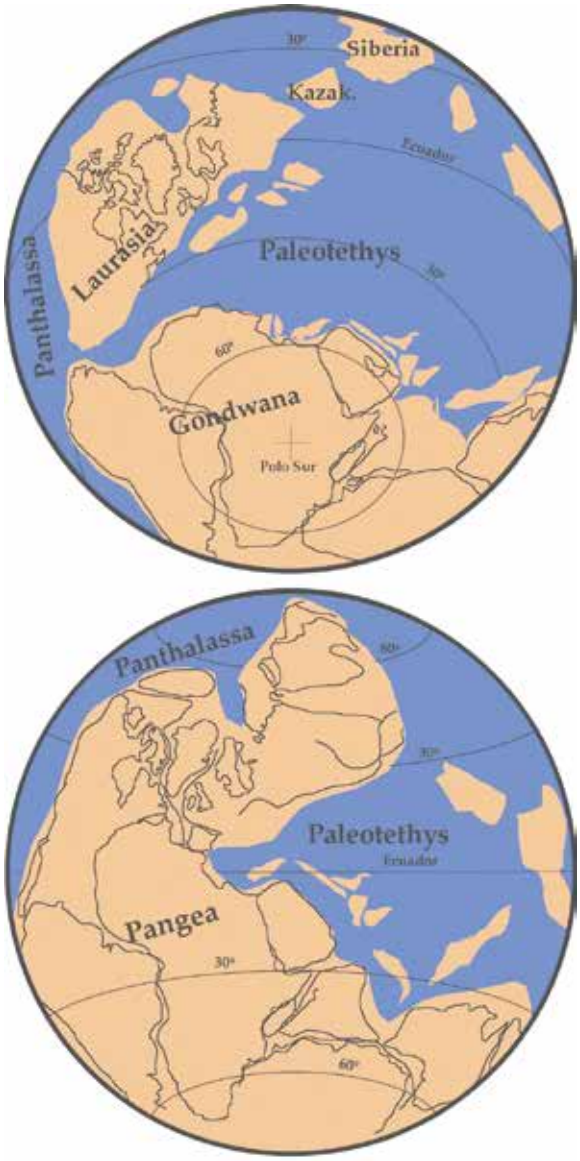
El lapso conocido como Paleozoico tardío incluye los períodos Carbonífero (359-299Ma) y Pérmico (299-252Ma), es decir, abarca unos 107Ma. En ese intervalo geológico la Tierra experimentó grandes cambios geográficos y climáticos, que afectaron a todos los seres vivos. La disposición de los continentes era muy diferente de la actual, pues existían dos grandes masas continentales denominadas *Laurasia* y *Gondwana* ubicadas en su mayor parte respectivamente al norte y al sur del ecuador de entonces (en lenguaje técnico, el *paleoecuador*). Además, existían otras placas continentales independientes de menor tamaño, como Siberia, China y el microcontinente *Cimmeria*, adyacente a Gondwana oriental. A lo largo del Paleozoico tardío, Laurasia y Gondwana fueron aproximándose, hasta que finalmente se unieron a finales del Pérmico y formaron el supercontinente *Pangea*.

En esos momentos, también los mares –hábitat y principales vías de migración de la fauna marina– eran otros que los actuales. Los dos mayores océanos eran *Paleotethys*, al este, en la región ecuatorial, de aguas predominantemente cálidas, y *Panthalassa*, al oeste, extendido hasta las regiones polares de ambos hemisferios. El segundo se conectaba con mares menores que inundaban el sector austral de lo que sería luego América del Sur.

Las plataformas marinas albergaban una fauna de invertebrados de singulares características, que se diver-

¿DE QUÉ SE TRATA?

El conocimiento de los invertebrados que vivieron durante un lapso de 107Ma en los mares de estas latitudes antes de que se formara el actual continente sudamericano arroja luz sobre los procesos de diversificación y extinción de especies acontecidos en tiempos geológicos pasados.



Reconstrucción paleogeográfica de la posición de los continentes en, arriba, el Carbonífero temprano (hace unos 350Ma) y, abajo, el Pérmico tardío (hace unos 260Ma). Modificado de Benedetto, 2018.

sificó de manera extraordinaria durante el Paleozoico tardío. Sus formas más variadas fueron algas, esponjas, corales, briozoos, braquiópodos, moluscos bivalvos, gastrópodos y cefalópodos, que fueron los protagonistas más destacados de la biota de nuestro planeta durante esos millones de años.

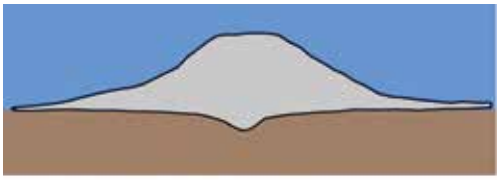
La vida en los mares carboníferos y pérmicos

La biota marina de principios del Carbonífero enfrentó el importante desafío de recuperarse de una gran extinción de especies, una de las cinco grandes *extinciones masivas* de la historia geológica, que afectaron de manera drástica los ecosistemas del planeta y a los seres vivos que los componían. Acaeció hacia fines del período Devónico (419-359Ma) y afectó a gran parte de los organismos de zonas marinas templadas, entre ellos los grandes arrecifes coralinos. Si bien grupos extinguidos fueron reemplazados por otros, la principal diferencia entre la vida marina anterior y posterior a ese recambio biológico y ecológico fue la ausencia de comunidades de arrecifes típicas de las aguas cálidas en el inicio del Carbonífero. Paulatinamente esto fue cambiando durante el resto del Carbonífero, y para el Pérmico el aumento de la temperatura de las aguas marinas permitió la reaparición de los arrecifes de coral, acompañados de un incremento significativo de la diversidad de invertebrados. De este modo, la vida marina mostró una nueva fase de expansión durante el Carbonífero, que continuó en el Pérmico con el desarrollo de ecosistemas variados y dinámicos ligados con las variaciones de la temperatura global debidas a la instauración y evolución de *la edad de hielo del Paleozoico tardío*.

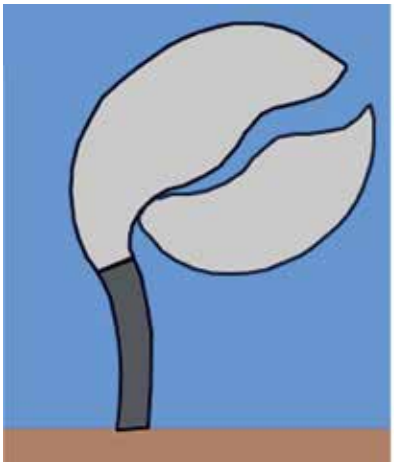
Uno de los protagonistas de estos mares fueron los *braquiópodos*, que tuvieron una notable diversificación y adquirieron nuevas y variadas de formas, como las adoptadas por dos de sus grupos: los *prodúctidos* y los *espiriféridos*, que vivían apoyados sobre el fondo marino. Los prodúctidos poseían largas espinas en sus valvas que los anclaban a sedimentos blandos, mientras que los *espiriféridos* tenían valvas alargadas transversalmente, que les permitían apoyarse en esos sedimentos y así evitaban resultar enterrados. De los muy diversos braquiópodos del Paleozoico, muy pocos grupos llegaron al presente: los *terebratúlidos* y los *rinconélidos*.

Otro de los grupos mayoritarios en estos ecosistemas marinos fueron los briozoos, y de ellos sobre todo los *fenestélidos*, que constituyeron grandes colonias con forma de copa o abanico. Por su lado, los *cefalópodos* nautiloideos cumplieron la fundamental función de los predadores marinos, y junto con sus descendientes, los *amonoideos* o *amonites*, experimentaron una rápida radiación. Entre los *equinodermos* –los actuales erizos y estrellas de mar–, los crinoideos o lirios de mar fueron abundantes y diversos.

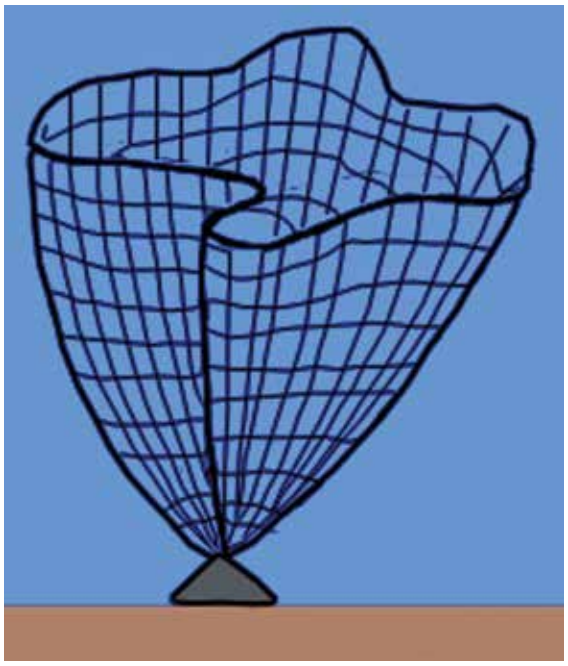
Sin embargo, no todo fue expansión y diversificación. De hecho, para algunos grupos el Paleozoico tardío fue un momento de declinación y hasta de extinción. Tal es el caso de los *graptolites*, que desaparecieron en el Carbonífero, y el de los *trilobites* –cuya historia más antigua relata el artículo 'Los trilobites y el Paleozoico temprano' en la página 17 de este número–, tan abundantes durante el Paleozoico temprano, de los que solo una familia vivió durante el Carbonífero y finalmente se extinguió en el Pérmico temprano.

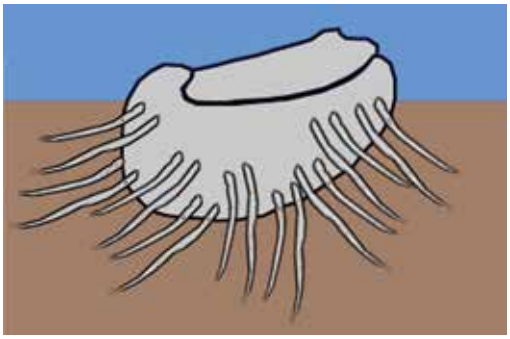


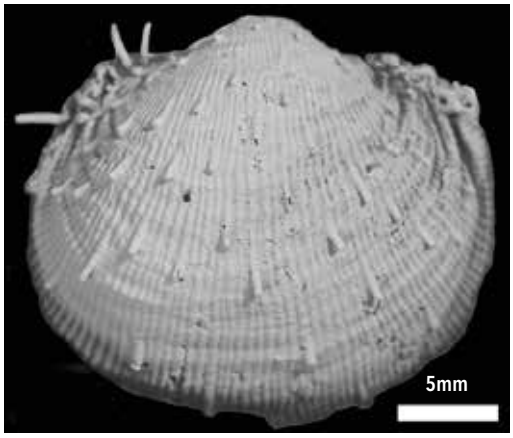
Braquiópodos *espiriféridos*. Izquierda, reconstrucción de su modo de vida; en el centro y derecha, espiriféridos del Carbonífero de la Patagonia.



A la izquierda, reconstrucción del modo de vida de los braquiópodos pedunculados. En el centro, braquiópodo actual en su ambiente y a la derecha, valvas de un braquiópodo terebratúlido actual.







Arriba. Izquierda: reconstrucción del modo de vida de los briozoos fenestélidos . Derecha: ejemplar del Carbonífero de la Patagonia.
Derecha. Arriba: reconstrucción del modo de vida de los braquiópodos productínidos. Abajo: ejemplar del Paleozoico tardío de la Patagonia.

El clima

Los supercontinentes Laurasia, Gondwana y el posterior Pangea no se extendían en forma equilibrada al norte y al sur del ecuador: sus masas estaban desplazadas hacia el hemisferio sur, de manera que las tierras de la posterior América del Norte y las del actual centro de Europa se encontraban en latitudes ecuatoriales y constituían una faja cálida, mientras las australes sufrieron el efecto de una extensa glaciación, denominada *glaciación gondwánica*, que dio lugar a la mencionada edad de hielo del Paleozoico tardío, uno de los acontecimientos climáticos más importantes de la historia de la Tierra.

Tal acontecimiento duró unos 70Ma e incluyó desde un estado englazado (*icehouse stage*), en el que hubo, como ahora, gruesas capas de hielo o glaciares, hasta uno sin glaciares y bajo el efecto invernadero (*greenhouse stage*). Ese acontecimiento paleoclimático es de gran interés porque constituye el mejor análogo antiguo del cambio climático ocurrido durante la última edad de hielo, sobrevenida entre hace unos 110.000 y unos 10.000 años, en el Pleistoceno.

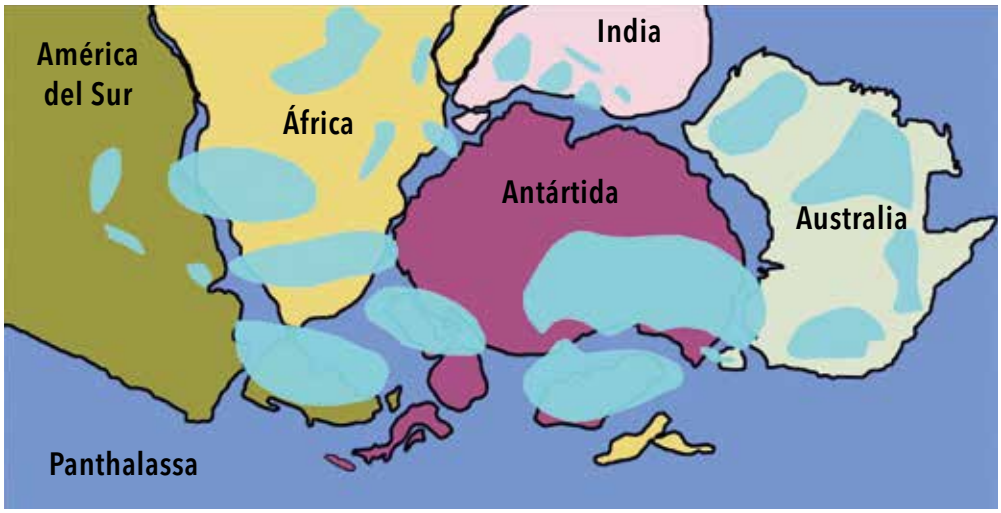
Actualmente el clima de la Tierra se movería en igual dirección, hacia la desaparición de los casquetes polares, por lo cual las investigaciones sobre cómo se adaptó la biota a los cambios generados por la glaciación gondwánica podrían indicar el tipo de rasgos que tomaría el clima terrestre en el futuro. Durante la edad de hielo del Paleozoico tardío hubo etapas glaciales e interglaciales, que producían respectivamente descensos y ascensos del nivel de los mares, con los correspondientes movimientos de la línea de costa o transgresiones y regresiones de diversa magnitud de las aguas sobre los continentes. El mayor englazamiento de esa edad del hielo se produjo en Gondwana. En las regiones no englazadas de Laurasia se registraron, de cualquier modo, cambios en el nivel del mar de origen climático.

Las barreras térmicas formadas por regiones englazadas y no englazadas condicionaron la distribución de las faunas en los mares del Paleozoico tardío. Así, en las latitudes altas las faunas marinas respondieron en forma distinta al cambio climático que en latitudes más cercanas al ecuador. En las primeras, hubo mayor endemismo, menor diversidad y más gigantismos. Esas diferencias de reacción han llevado a definir tres grandes dominios faunísticos según la temperatura de las aguas: el *dominio boreal* en aguas frías de Laurasia, en el norte, el *dominio tetiano* en aguas cálidas y el *dominio gondwánico* en aguas templadas a frías de Gondwana.

Las biotas marinas tardopaleozoicas en la Argentina

El registro fosilífero de invertebrados marinos del Paleozoico tardío encontrado en la Argentina es uno de los más completos de Gondwana occidental. Incluye poríferos, cnidarios, briozoos, braquiópodos, gastrópodos, bivalvos, cefalópodos, hyolítidos, escafópodos, poliplacóforos, trilobites, ostrácodos, blastoideos y crinoideos, entre los grupos mayoritarios.

Tales fósiles se han encontrado principalmente en las actuales provincias de La Rioja, San Juan, Mendoza, Neuquén, Buenos Aires y Chubut. Los afloramientos de mayor espesor de rocas con fósiles del Paleozoico tardío se hallan en esta última provincia y alcanzan unos 6000m verticales. Todas esas rocas exhiben evidencias de acción glacial, lo cual indica la presencia de aguas templadas a frías, e incluso subpolares, en los sitios patagónicos cuya cercanía al paleopolo sur extendió la edad del hielo del Paleozoico tardío hasta el Pérmico temprano. Esto explica la ausencia o escasez de fósiles de invertebrados de aguas cálidas en esas zona.



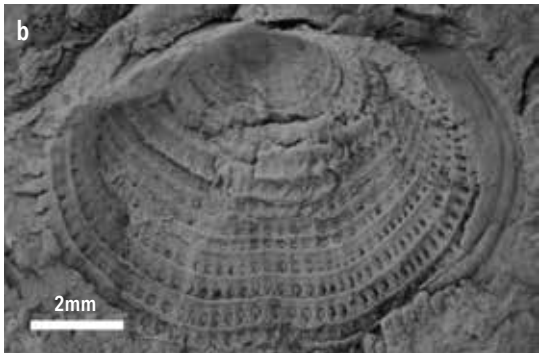
Reconstrucción esquemática de la distribución de las capas de hielo (en celeste) durante el máximo glacial de la era de hielo del Paleozoico tardío. Modificado de Isbell *et al.*, 2012.

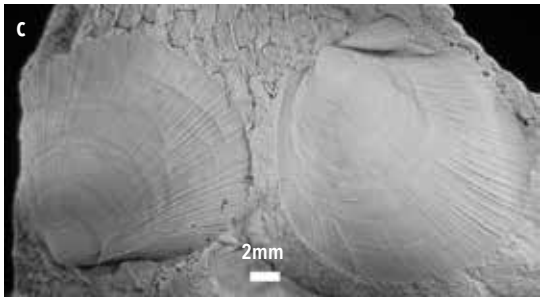
El caso de la Patagonia

La posición paleogeográfica durante el Paleozoico tardío de lo que hoy es la Patagonia –constituida geológicamente por dos bloques: el Macizo Norpatagónico y el Macizo del Deseado– se ha discutido por más de treinta años. Existen dos hipótesis opuestas al respecto. Una es que la Patagonia fue un bloque unido a Gondwana; la otra, que fue un bloque separado del margen sur de ese supercontinente. Los datos disponibles no permiten arribar a una conclusión definitiva en estos momentos, pero parecen favorecer la segunda hipótesis, es decir, que la actual Patagonia estuvo separada del margen sur de Gondwana, con el cual, a lo largo del Paleozoico tardío, habría experimentado diversos acercamientos, colisiones y separaciones, hasta que el proceso culminó, durante el Pérmico temprano, en un rápido acercamiento seguido de colisión y la adhesión final.

Los datos paleontológicos proporcionan una visión coincidente con la segunda hipótesis indicada en el párrafo anterior. Diversos estudios de las faunas marinas, en efecto, encontraron fuertes evidencias de la separación inicial de la Patagonia de Gondwana. Así, el registro fósil patagónico exhibe un patrón evolutivo distintivo y mayores fluctuaciones climáticas que el de ciertas áreas gondwánicas lindantes.

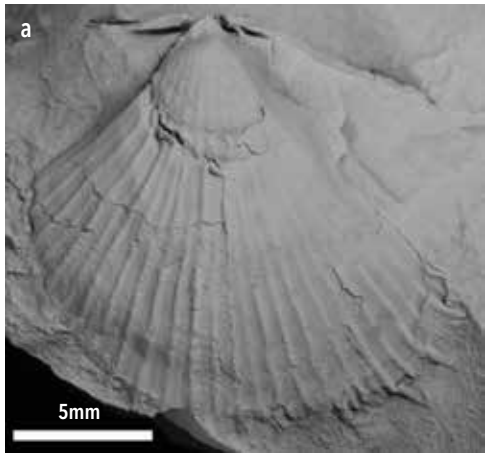
Esta circunstancia explica características singulares de la Patagonia, vinculadas con esa separación del margen austral de la parte de Gondwana que, con la fragmentación del supercontinente, se convirtió en América del Sur. Durante el Carbonífero, la Patagonia separada estuvo en una posición más alejada del ecuador, como

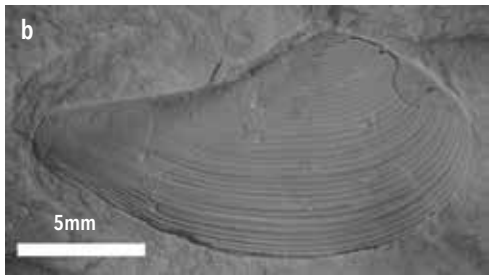


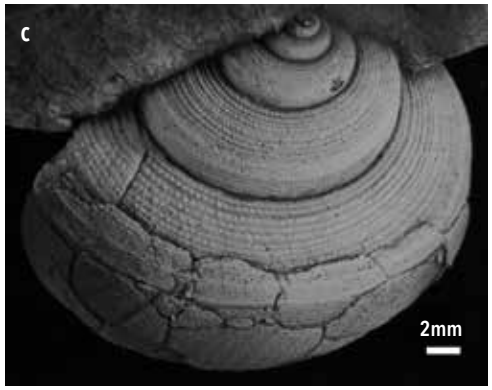


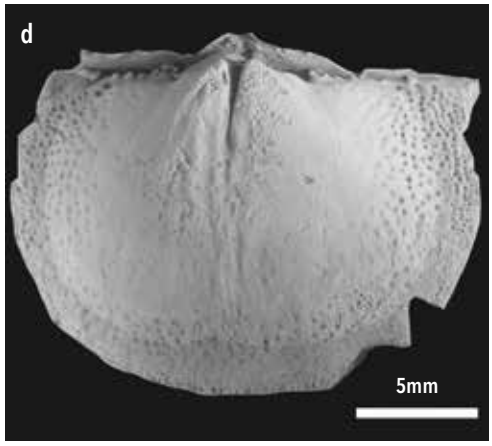
Columna izquierda. Algunos representantes de la fauna del Carbonífero de la Patagonia. Braquiópodos (a y b), moluscos bivalvos (c) y briozoos (d).

Columna derecha. Algunos representantes de la fauna del Pérmico de la Patagonia. Bivalvos (a y b), gastrópodo (c) y braquiópodo (d).







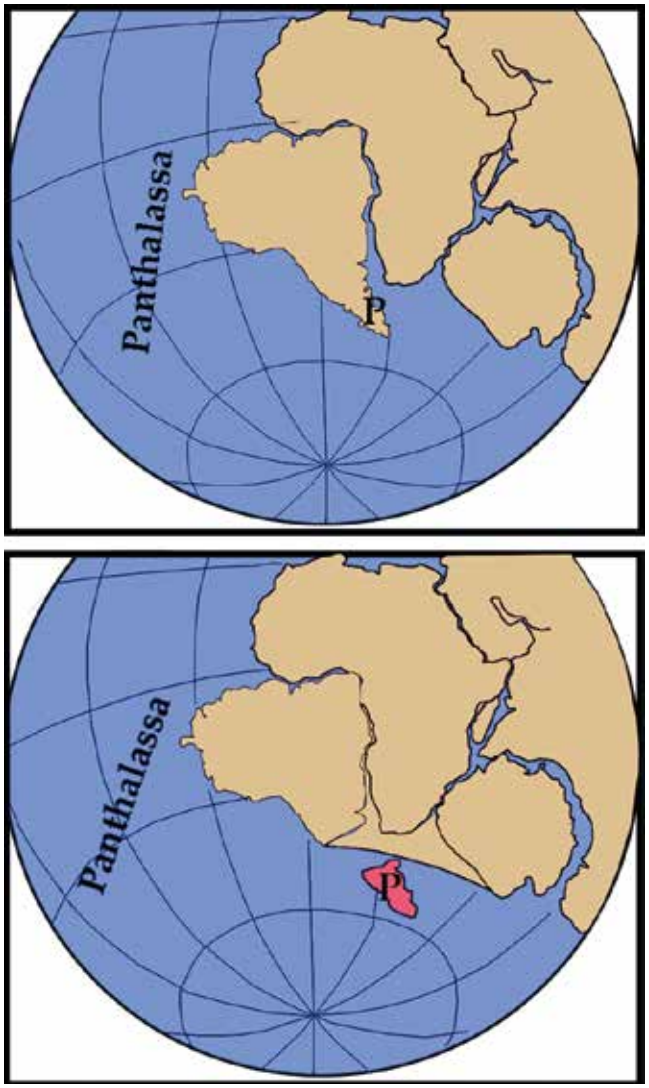


lo sugieren los numerosos rastros de actividad glacial y también la mayor afinidad de sus faunas con las del este de Australia y de la Península Antártica. En especial, un grupo de invertebrados, los braquiópodos prodúctidos, brinda pistas sobre dicha desconexión, pues muestran más afinidad con animales del oeste de Australia y del noreste de Asia que con los sudamericanos. Esta evidencia de que hubo un corredor de migración faunística entre algunas regiones, pero no entre otras, es una indicación adicional de que la Patagonia se encontraba separada del margen sur de Gondwana.

La gran extinción del fin del Paleozoico

La gran extinción de especies acontecida en el límite entre el Pérmico y el Triásico constituyó la mayor de todas las extinciones conocidas. Marca el fin de la era paleozoica y el comienzo de la mesozoica. Fue tal su magnitud que la vida corrió peligro de desaparecer de la Tierra. De hecho, se extinguió aproximadamente el 90% de la biota, la cual debió recuperarse a partir del 10% sobreviviente y le tomó aproximadamente 100Ma regresar a los niveles de diversidad anteriores a la extinción. Las comunidades típicas del Paleozoico fueron aniquiladas, desaparecieron grupos completos como los corales tabulados y rugosos, y la mayoría de los braquiópodos y briozoos que caracterizaron los mares paleozoicos se extinguieron, aunque no todos los grupos de animales y de plantas se vieron afectados por igual. Se estima que el cataclismo ocurrió a lo largo de aproximadamente 30.000 a 60.000 años, y menos para las comunidades marinas, lo cual en términos del tiempo geológico configura un acontecimiento poco menos que abrupto. Se sabe que en coincidencia con los momentos más severos de la extinción hubo un importante aumento de la temperatura oceánica, que se extendió durante los comienzos del Triásico y retrasó así la recuperación de las faunas.

Se han postulado varias hipótesis para explicar esta catastrófica extinción. La más aceptada es la de una extensa erupción volcánica ocurrida en Siberia en un lapso breve a finales del Pérmico que elevó los contenidos de dióxido de carbono y de dióxido de azufre en la atmósfera y provocó un calentamiento global. Las evidencias de esta erupción son extensas formaciones de rocas basálticas con estratos de más de 6000m de espesor encontradas en una extensión de unos 5 millones de km^2 y conocidas en la literatura como los escalones siberianos (en inglés, *Siberian traps*, por el vocablo sueco *trappa*, que significa escalera y se aplica desde fines del siglo XVIII para referirse a serranías escalonadas). La alteración de la atmósfera no



Reconstrucción paleogeográfica mostrando las dos hipótesis sobre la posición paleogeográfica de la Patagonia. Arriba, la Patagonia (P) como un bloque unido a Gondwana; abajo, como un bloque separado del margen sur de ese supercontinente. Modificado de Ramos, 2008.

demoró en repercutir en los océanos, en los que, entre otras consecuencias, causó disminución del oxígeno disuelto en el agua, y sumió a los ecosistemas marinos en una progresiva e irremediable aniquilación generalizada.

La magnitud de la extinción puede apreciarse analizando las comunidades marinas empobrecidas de comienzos del Triásico, cuyos integrantes, además de su disminuida diversidad, solo alcanzaban tamaños pequeños. Los mares adquirieron un aspecto semejante a aquellos de los tiempos cuando la vida primitiva recién se abría paso en el planeta: volvieron a estar dominados por estromatolitos, grupo que había sido desplazado a finales del Proterozoico (2500-540Ma) por las nuevas y altamente exitosas faunas de comienzos del Paleozoico. La nueva fauna marina mesozoica solo alcanzó los niveles de diversidad anteriores a la gran extinción al cabo

Trabajo de campo en afloramientos marinos paleozoicos de la Patagonia.

de unos 15Ma, después de los cuales prosperó durante los aproximadamente 186Ma que duró el Mesozoico (252-66Ma).

Para concluir, digamos que durante alrededor de 100Ma de glaciaciones y cambios climáticos acontecidos en el Paleozoico tardío, que desencadenaron una de las catástrofes bióticas más importantes del planeta, el registro fósil mostró que la vida y los ecosistemas poseen una alta capacidad de recuperación. Continuar estudiando estos procesos del pasado permitirá comprender mejor lo que sucede en el presente y ayudará a predecir en alguna medida los cambios a esperar en el futuro. CH

LECTURAS SUGERIDAS

BENEDETTO JL, 2018, *El continente de Gondwana a través del tiempo: una introducción a la geología histórica*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.

ISBELL JL *et al.*, 2012, 'Glacial paradoxes during the late Paleozoic ice age: Evaluating the equilibrium line altitude as a control on glaciation', *Gondwana Research*, 22: 1-19.

PAGANI MA y TABOADA AC, 2010.,'The marine upper Palaeozoic in Patagonia: 85 years of work and future prospects', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 298: 130-151.

RAMOS VA, 2008, 'Patagonia: A Paleozoic continent drift?', *Journal of South American Earth Sciences*, 26: 235-251.

SÁNCHEZ TM, 2009, *La historia de la vida en pocas palabras*, Universidad Nacional de Córdoba.

María Alejandra Pagani

Doctora en ciencias naturales, UNLP.
Investigadora adjunta en el MEF, Conicet.
apagani@mef.org.ar

Arturo C Taboada

Doctor en ciencias geológicas, UNT.
Investigador independiente en el CIEMEP, UNPSJB-Conicet.

Amalia Villafañe

Licenciada en ciencias naturales, UNPSJB.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

Muestra de la diversidad en el Jurásico temprano de la Cuenca Neuquina: bivalvos (1, 3, 5, 8, 13, 18, 19, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 32, 34, 35), cefalópodos (4, 6, 14, 22, 27, 33), gastrópodos (12, 16, 20), corales escleractinios (2, 9, 15, 30), esponjas hipercalcificadas (17), braquiópodos (7, 10), serpúlidos (11), crinoideos (31). La mayoría son fotos tomadas en los afloramientos por los autores.

Sonia Ros-Franch, Javier Echevarría, Susana Damborenea y Miguel Manceñido
Museo de La Plata

De extinción en extinción: la vida se reinventa una y otra vez

La biósfera, es decir, el conjunto de los seres vivos de nuestro planeta más el agua, la tierra y el aire, enfrenta actualmente una crisis de la diversidad vinculada, en buena medida, con la acción humana. Ante la rápida desaparición de especies debemos preguntarnos cuáles serían las consecuencias de una posible extinción en masa y cómo se vería afectado el ser humano.

Una manera de poner a prueba las hipótesis científicas es la experimentación, pero esta resulta inviable en la escala global. Sin embargo, si analizamos en detalle el registro fósil, podemos descubrir las respuestas de la biósfera a extinciones pasadas, tal como haríamos si pudiésemos provocarlas con propósitos experimentales. En otras palabras, podemos considerar las extinciones masivas del pasado como experimentos de gran escala que han sucedido naturalmente.

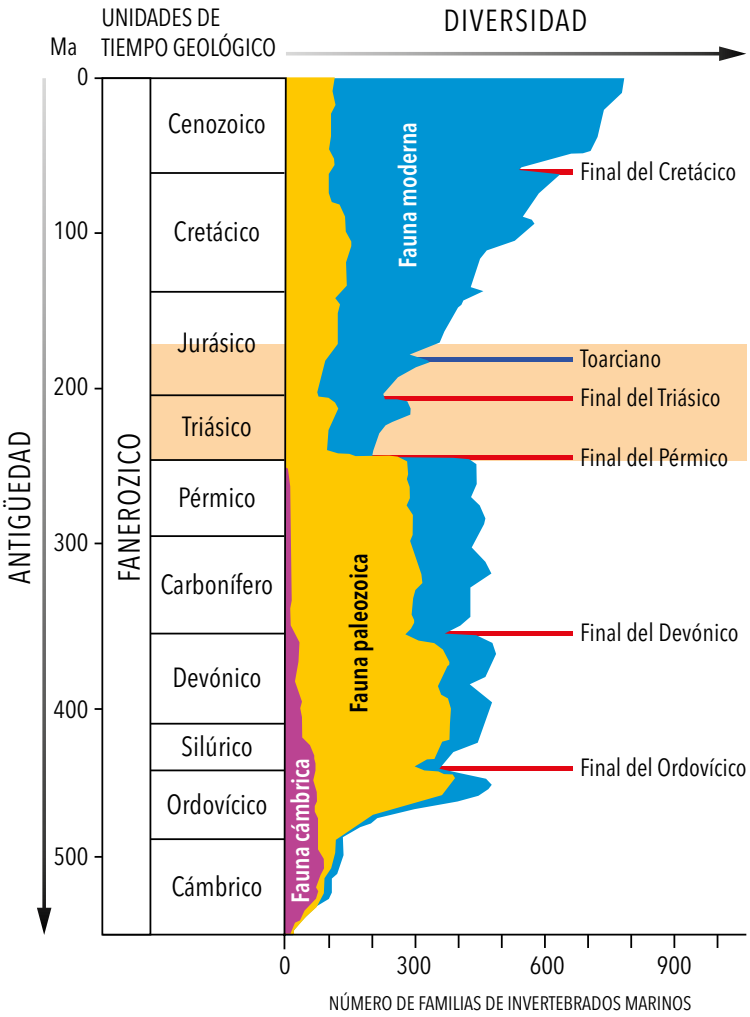
Si analizamos las variaciones de la diversidad de especies en los últimos 541 millones de años (Ma), es decir, desde el comienzo del Paleozoico hasta el presente, advertiremos que en ese lapso ocurrieron numerosas extinciones, pero cinco de ellas se destacan por sus tremendas consecuencias, al punto de que marcan los límites entre distintos lapsos del tiempo geológico, como se advierte en la tabla cronoestratigráfica (página 10 de este número). Esa coincidencia, como lo explica el artículo 'Los invertebrados fósiles y la escala geológica' (página 9), se debe a que las unidades de tiempo geológico fueron históricamente definidas sobre la base de importantes acontecimientos biológicos resultantes de la evolución. Las mencionadas cinco extinciones masivas tuvieron lugar a fines del Ordovícico (444Ma), del Devónico (359Ma), del Pérmico (252Ma), del Triásico (201Ma) y del Cretácico (66Ma). Ellas fueron objeto de muchas investigacio-

¿DE QUÉ SE TRATA?

Episodios de extinción y recuperación que afectaron el desarrollo de la vida en la Tierra, cada uno extendido por lapsos de millones de años, más largos que la historia completa de la especie humana. Se ilustran mediante ejemplos del registro fósil marino del Mesozoico temprano.

nes científicas en las cuales los invertebrados fósiles resultaron piezas clave, tanto por la abundancia y riqueza de especies registradas, particularmente las de ambientes marinos, como por la posibilidad de deducir de esos fósiles datos útiles para disciplinas como la geoquímica, la paleoclimatología, la paleogeografía o la geobiología, entre otras.

En este artículo nos centraremos en los invertebrados marinos del tiempo que transcurrió entre el fin del Pérmico y el del Jurásico temprano, es decir, entre hace unos 252 y 174Ma. Los fósiles encontrados en el actual territorio argentino, en sitios que entonces estuvieron bajo el mar, aportan información útil para analizar este lapso de tiempo que contiene dos de las grandes extinciones señaladas y también una menor.



Variaciones de diversidad en número de familias de invertebrados marinos (escala horizontal) durante el Fanerozoico (escala de tiempo vertical, en millones de años), modificado de Raup y Sepkoski, 1982. Se señala la ubicación en el tiempo de las cinco grandes extinciones (líneas rojas) y la del Toarciano (Jurásico temprano, línea azul). La franja coloreada corresponde al lapso abarcado en el presente artículo (Triásico y parte del Jurásico), que incluyó pulsos de recuperación general de la biota.

La gran mortandad y la recuperación triásica

Nuestra narración comienza hace unos 252Ma, en los inicios del Triásico, justo después de la mayor extinción que haya sufrido la vida sobre la Tierra, cuando todas las masas continentales estaban unidas en un supercontinente denominado Pangea. Como resultado de esa concentración predominaron los climas continentales y las temperaturas extremas de las estaciones se hicieron muy marcadas en todo el mundo. Poco antes, un episodio de erupciones volcánicas de descomunales proporciones acaecido en lo que hoy es Siberia (a la que también se refiere el artículo 'Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío', página 31 de este número) había liberado tres millones de km^3 de lava e inundado la atmósfera de dióxido de carbono y metano, con el consiguiente efecto invernadero. Esto provocó que los océanos se volvieran más ácidos y perdieran oxígeno, y llevó a una destrucción parcial de la capa de ozono en la atmósfera superior, por lo cual la cantidad de radiación ultravioleta llegada a la superficie terrestre arrasó a los seres vivos.

Se calcula que a fines del Pérmico el 95% de las especies que entonces habitaban el planeta pereció en menos de un millón de años, un tiempo relativamente breve en la escala geológica. Las consecuencias de esta extinción fueron enormes, tanto en el mar como en la tierra, y causaron una reestructuración total de los ecosistemas.

En el medio acuático, desaparecieron grandes grupos de invertebrados, como los trilobites, que habían sido muy exitosos durante el Cámbrico (541-485Ma) y el Ordovícico (485-444Ma), según lo explica el artículo 'Los trilobites y el Paleozoico temprano' (página 17). También se extinguieron totalmente los corales rugosos y los corales tabulados, que habían formado importantes comunidades de arrecifes durante el Paleozoico. Briozoos, cefalópodos y la mayoría de los grupos de equinodermos quedaron diezmados, y los braquiópodos, dominantes indiscutibles durante el Paleozoico de las comunidades bentónicas –las que viven relacionadas con el fondo marino–, sufrieron la extinción más dura de su historia, de la que nunca pudieron recuperarse totalmente. Ni los insectos que casi siempre salieron indemnes de estas catástrofes se libraron de la hecatombe. Entre los invertebrados marinos, fue el fin de la hegemonía de animales sedentarios y suspensívoros –que se alimentan de las partículas orgánicas suspendidas en el agua– y la expansión de los móviles, como erizos de mar, cangrejos y moluscos.

Durante los tiempos iniciales del Triásico, la diversidad de los seres vivos se mantuvo reducida y solo encontramos fósiles de las especies más resistentes a condiciones extremas, y que en general son muy similares

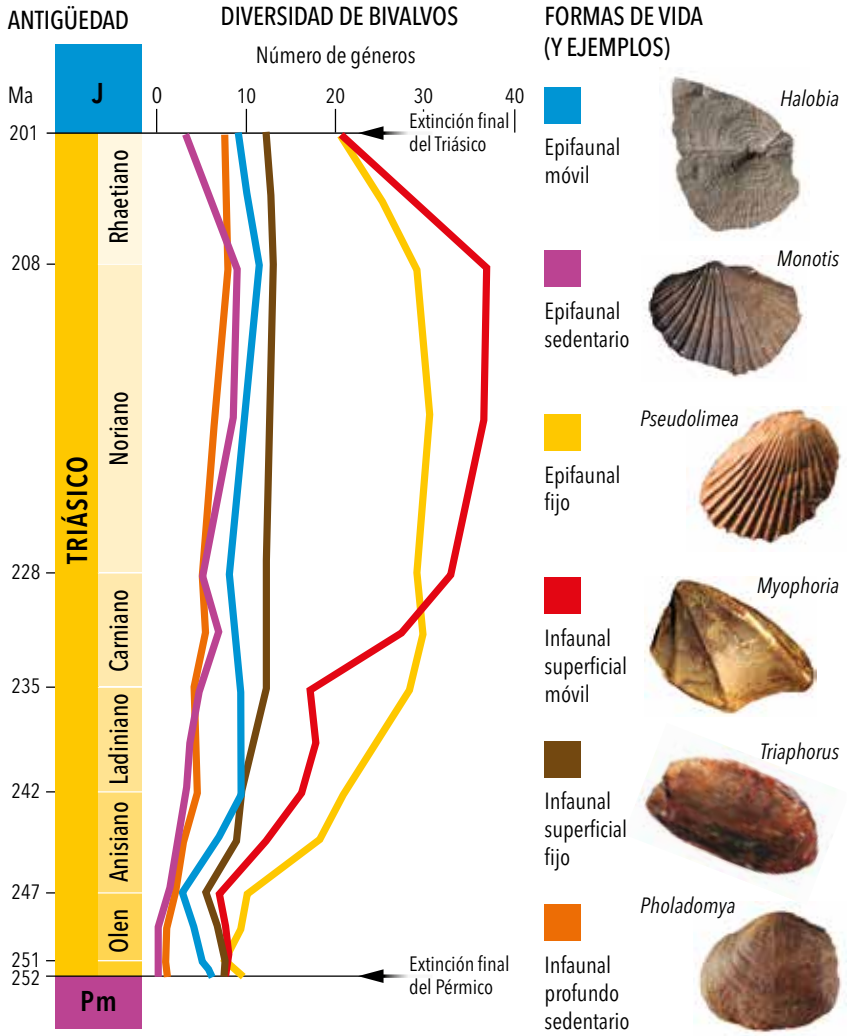
en todo el mundo. La vida no empezó a recuperarse sino hasta mediados de ese período, para cuando aparecieron numerosas innovaciones evolutivas que contribuyeron a una diversificación de muchos grupos. Para fines del Triásico (201Ma) la diversidad de los moluscos bivalvos, por ejemplo, había alcanzado los valores anteriores a la extinción.

Los mares triásicos y el actual territorio argentino

En lo que ahora es territorio argentino se han encontrado muchos yacimientos triásicos con fósiles de plantas, artrópodos, crustáceos y algas de agua dulce, así como vertebrados terrestres, incluidos algunos de los dinosaurios más antiguos, pero muy pocos hallazgos de fósiles marinos. Esto no es del todo inesperado, ya que la formación de supercontinentes, como el mencionado Pangea, coincide con períodos de descenso generalizado del nivel marino. La colisión de continentes produce la elevación de las masas continentales y, en consecuencia, el nivel relativo de la costa desciende. Como resultado, globalmente, las rocas marinas de edad triásica son menos abundantes que las de otros períodos.

Hacia fines del Triásico, con una elevación del nivel del mar, las aguas de Panthalassa, el enorme océano global que rodeaba a Pangea, avanzaron desde el oeste sobre lo que hoy es el sur de Mendoza. En aquella época, la cordillera de los Andes, tan imponente hoy, no existía, pues, aunque ya era común el vulcanismo, los movimientos tectónicos responsables de su elevación recién estaban comenzando. Y por otra parte, el océano Atlántico todavía no se había formado: América del Sur y África estaban unidas.

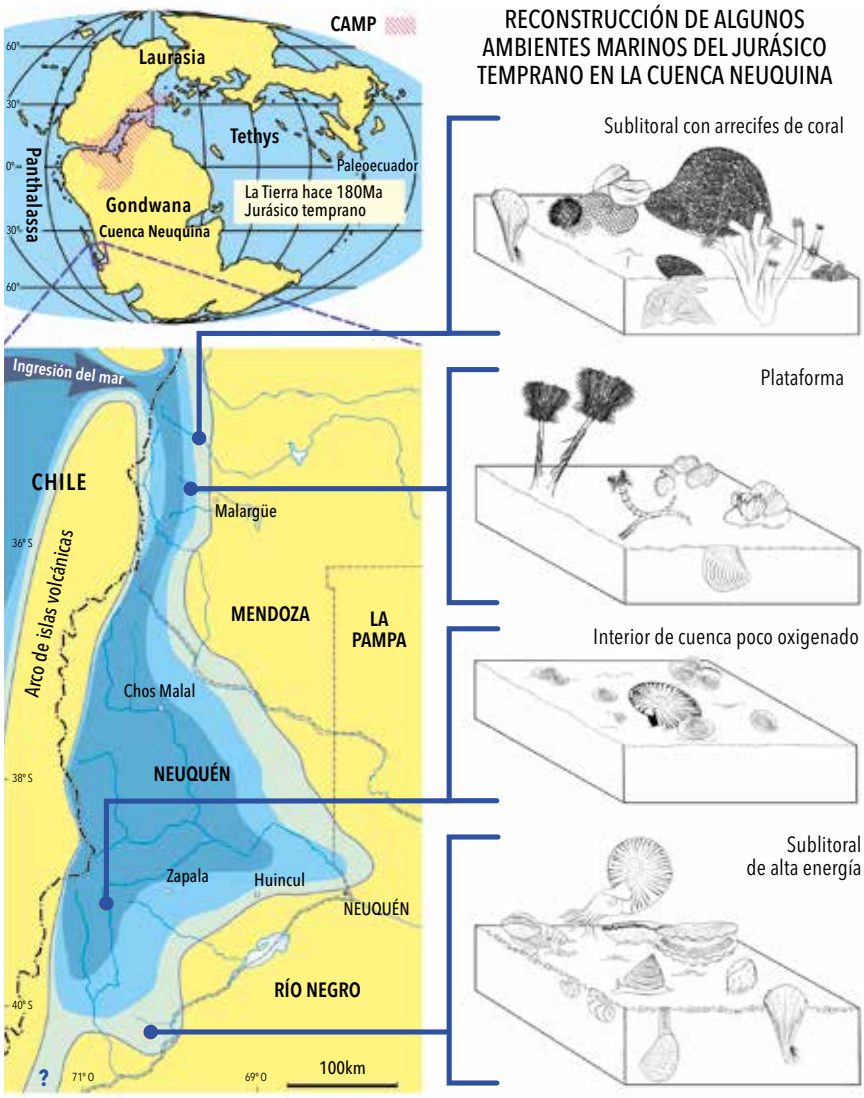
Cuando aconteció ese avance marino, ya vivía en Panthalassa una considerable diversidad de invertebrados, prueba de la clara recuperación de la vida luego de la extinción del Pérmico unos 50Ma antes. Los organismos que poblaban los ecosistemas triásicos mostraban notables diferencias con los que habían habitado los mares paleozoicos. Todavía eran abundantes los braquiópodos, los que incluían tanto grupos modernos, es decir, aquellos persistentes hoy –entre ellos rinconélidos y terebratúlidos–, como algunos de los grupos más comunes en el Paleozoico –por ejemplo, espiriféridos–. Entre los moluscos bivalvos, que eran mucho más diversos en el Triásico que en el Pérmico, se reconocían formas modernas, como vieiras, mejillones y ostras. Había también otros moluscos, como los gastrópodos y los amonites. Los corales aparecen ya representados por los escleractinios, formadores de arrecifes en la actualidad.



Recuperación de la fauna marina triásica mundial, luego de la extinción de fines del Pérmico y hasta la extinción de fines del Triásico. Se ejemplifica con las variaciones de diversidad en el registro fósil de los bivalvos, discriminados por los modos de vida principales (escala horizontal en número de géneros) a través del tiempo (escala vertical, en millones de años); referencias a cada una de las líneas de color, y un género como ejemplo de cada modo de vida, a la derecha. Modificado de Ros y Echevarría, 2011.

Una nueva crisis a fines del Triásico

Sin embargo, tras la recuperación triásica, a la vuelta de la esquina esperaba una nueva crisis, que constituye la segunda gran extinción de nuestra crónica. Pangea empezaba a resquebrajarse y, producto de una intensa actividad volcánica, en lo que posteriormente sería el Atlántico norte se generó una enorme acumulación de rocas ígneas conocida como la Provincia Magmática del Atlántico Central (CAMP, por su sigla en inglés). Con ella la vida sufrió otro dramático revés, que barrió con el 75%



Arriba a la izquierda. Paleogeografía de la Tierra hace unos 180Ma (Jurásico temprano), con ubicación de la Provincia Magmática del Atlántico Central (CAMP), y de la Cuenca Neuquina. **Abajo a la izquierda.** Esquema general de la cuenca sedimentaria Neuquina con relación a la geografía actual; se indica el área ocupada por el mar a fines del Jurásico temprano en tres tonos de azul, desde zona litoral (celeste claro) hasta interior de cuenca (azul oscuro). **Derecha.** Reconstrucción de cuatro paleoambientes marinos de esa antigüedad y su biota, cada uno integrado con datos de una de las cuatro localidades que se indican en el mapa con un punto. Dibujo Javier Echevarría

de las especies. Desaparecieron por completo varios grupos de cefalópodos y de braquiópodos.

Esta extinción fue especialmente severa para las comunidades de arrecifes de corales escleractinios. De hecho, es muy difícil encontrar en algún lugar del globo arrecifes formados durante los siguientes 4 a 10Ma, lo cual se conoce como la crisis de calcificación del Jurásico temprano. Se cree que, como producto del deterioro ambiental de esa época, los mares, igual que en la crisis anterior, se habrían vuelto ligeramente ácidos, y ello habría impedido que organismos como los corales o las ostras pudieran generar grandes estructuras de carbonato de calcio, el principal componente de sus esqueletos, pues el compuesto se disuelve en un medio ácido.

La vida resurge en el Jurásico

Pese a la dureza de la catástrofe, la vida volvió a demostrar la manifiesta resiliencia de la biota para recuperarse luego de grandes cataclismos. Nuevamente, es en el suroeste de Mendoza donde mejor podemos ver esta recuperación. Allí se constata la existencia de capas sedimentarias inmediatamente posteriores a la extinción de fines del Triásico prácticamente sin fósiles identificables, salvo algunos amonites. La única especie conocida que parece haber sobrevivido a la crisis es una vieira que aparece en las rocas tanto antes como después del límite entre el Triásico y el Jurásico. Pero después de ese intervalo de baja diversidad, los invertebrados se recuperaron de forma relativamente rápida. Abundaron los bivalvos pertenecientes a nuevos géneros y especies, acompañados por braquiópodos, gastrópodos, equinoideos o erizos de mar y crinoideos o lirios de mar, y solo formas solitarias entre los escleractinios.

Más tarde, en el Jurásico temprano (190-180Ma), los ecosistemas marinos alcanzaron su apogeo en lo que hoy es el centro-oeste de la Argentina. Esto, por un lado, se debió a la recuperación biológica de las faunas marinas: de hecho, en ese lapso varios grupos alcanzaron globalmente un pico de diversidad. Por otro lado, fenómenos geológicos permitieron que el mar hasta entonces confinado al sur de Mendoza avanzara sobre lo que es Neuquén e incluso parte de provincias aledañas. Esta expansión dio lugar a múltiples ambientes marinos y favoreció el establecimiento de variados grupos de invertebrados.

Los arrecifes, que son los ecosistemas marinos más diversos, mostraron una notable recuperación en ese lapso, dejando atrás la crisis de calcificación. Su presencia en diferentes regiones de la cuenca en que prosperaron nos permite inferir que prevalecían en ellas condiciones de baja profundidad, relativamente alta temperatura y buena luminosidad. En general, los corales solían dominar tales ambientes, pero a veces aparecían asociados con esponjas provistas de un esqueleto calcáreo muy desarrollado, conocidas como esponjas hipercalcificadas. Durante el Paleozoico estas eran verdaderas formadoras de arrecifes, pero en los ambientes del Jurásico estuvieron siempre relegadas por los corales, y en la actualidad son muy raras. Las ostras, por su parte, también generaron estructuras similares a arrecifes, y una gran variedad de bivalvos y otros moluscos, e incluso erizos de mar, estuvieron igualmente asociados con ellos.

Otras comunidades biológicamente diversas florecieron alejadas de los arrecifes, sobre fondos blandos de sedimento no consolidado en los ambientes sublitorales o submareales. Entre los organismos que poblaron esos ambientes estaban los bivalvos que vivían posados sobre los sedimentos y generalmente tenían una valva convexa y gruesa, con la que se apoyaban sobre el fondo, y la otra plana, que cubría por encima las partes blandas del animal; un ejemplo característico de ellos es la vieira *Weyla*, que aparece en abundancia en dichas capas sedimentarias y a veces, incluso, se la encontró en la misma posición en que vivía, lo cual revela que el ambiente marino tuvo gran estabilidad. Algunas ostras, como las del género *Gryphaea*, también podían vivir de esta manera.

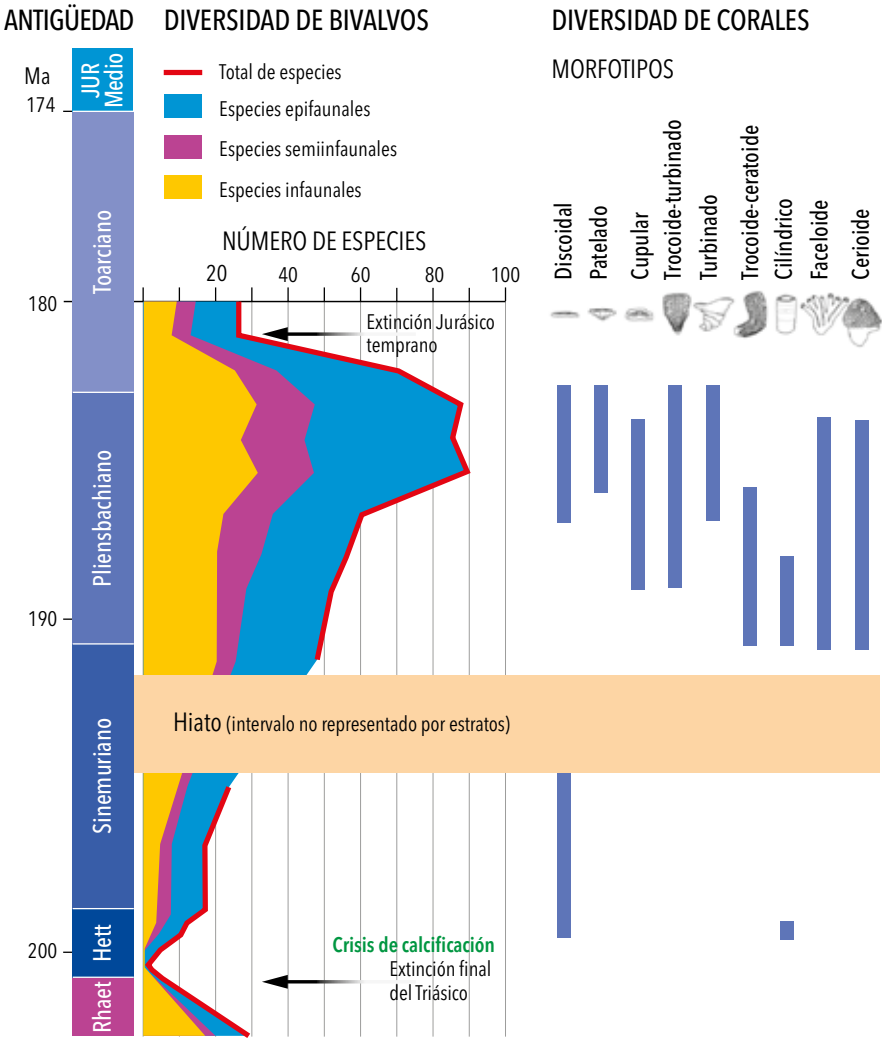
Otros bivalvos, en cambio, vivían parcialmente enterrados en el sedimento, entre ellos, los del género *Pinna*. Algunas almejas vivían enterradas cerca de la superficie, como las trigonias, muy ornamentadas y diversas durante el Mesozoico, pero en el presente reducidas a unas pocas especies en los mares que rodean a Australia. Otros bivalvos, en cambio, se enterraban a mayor profundidad y tenían largos sifones que atravesaban los sedimentos y llegaban al agua. También eran frecuentes los amonites que nadaban cerca del fondo. Sabemos además que había cangrejos y camarones por los rastros de las galerías hechas por ellos, y aunque sus cuerpos no son de aparición frecuente en el registro fósil, a veces se dieron condiciones excepcionales que permitieron su preservación en buen estado.

En aguas más profundas de la plataforma continental eran frecuentes los braquiópodos, con formas que vivían posadas en el sustrato, u otras que se fijaban a algún elemento duro por un pedúnculo. No eran raros los lirios de mar, cuya presencia suele manifestarse por el hallazgo de fragmentos de sus tallos. Un grupo de gusanos anélidos, los serpúlidos, secretaban tubos calcáreos que podían adherirse a las conchillas de otros animales.

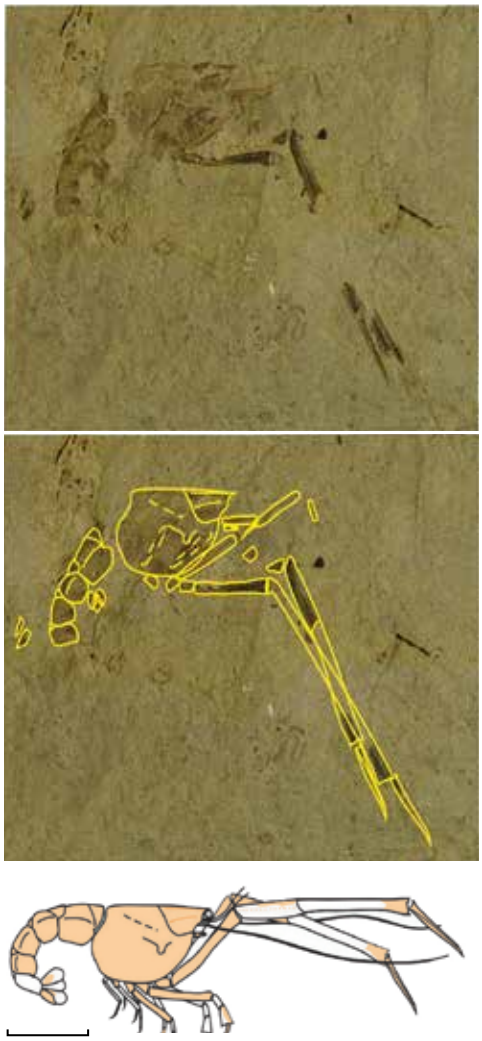
Si consideráramos los ambientes marinos de aguas calmas de la época, advertiríamos un panorama muy distinto. En ellos, donde el agua circulaba poco, no había prácticamente oxígeno disuelto; en ambientes sin oxígeno o *anóxicos* la materia orgánica no se puede degradar y se acumula en grandes cantidades. No muchos animales podían vivir en esos lugares, en los que tampoco había luz y, en consecuencia, estaban excluidos los organismos que dependían de la fotosíntesis, como muchos corales. Por ello, condiciones tan inhóspitas solo pudieron ser toleradas por pocos organismos, entre ellos el bivalvo *Posidonotis*, emparentado con las vieiras.

Para cerrar, otra extinción

Estos ecosistemas tan diversos tuvieron que enfrentar hacia fines del Jurásico temprano una nueva crisis, aunque no tan intensa como las anteriores. Por ese entonces ocurrieron cambios globales en los mares, una vez más, probablemente, impulsados por una intensa actividad volcánica. Como consecuencia de ella se redujo la cantidad de oxígeno disuelto en el agua y los ambientes anóxicos alcanzaron amplio desarrollo, con el consiguiente depósito en todo el mundo de sedimentos finos de color oscuro, indicativos de la materia orgánica acumulada. El mencionado *Posidonotis*, que había alcanzado su mayor distribución, no logró sobrevivir al evento.



Variaciones de diversidad (escala horizontal) a través del tiempo (escala vertical en millones de años) en el Jurásico temprano de la Argentina, con datos del número de especies para los bivalvos (centro) y de la extensión en el tiempo de cada morfotipo para corales escleractinios (derecha). Hay un claro aumento de diversidad desde la base del Jurásico hasta el Pliensbachiano tardío, seguido por una nueva extinción durante el Toarciano temprano. Modificado de Damborenea *et al.*, 2017 y Echevarría *et al.*, 2017.



Fósil excepcionalmente preservado de un crustáceo extinguido del género *Mecochirus*. Fue encontrado en depósitos del Jurásico temprano, en la meseta de Catreleo (Chubut), por integrantes del Museo Paleontológico Egidio Feruglio, de Trelew, quienes lo excavaron y prepararon. En el centro, la misma fotografía con las piezas de su esqueleto indicadas en amarillo. **Abajo.** Interpretación del aspecto que habría tenido el animal; en blanco, aquellas partes que no se encontraron fosilizadas. La barra que da la escala vale para las tres imágenes y mide 1cm. Dibujo Susana Damborenea

En esta extinción, a la desaparición de especies de corales siguió casi de inmediato la aparición de nuevas, es decir, globalmente se produjo un *recambio de especies* coralinas; algo similar sucedió con varios grupos de bivalvos, como las vieiras y las trigonias. Otros grandes grupos se vieron más afectados, como los braquiópodos, algunos de los cuales desaparecieron del planeta (entre ellos, los espiriféridos) y solo sobrevivieron algunos órdenes que llegaron hasta la actualidad (por ejemplo, los rinconélidos y los terebratúlidos). Las esponjas hipercalcificadas dejan de estar presentes en las rocas posteriores.

Como sabemos, el ciclo de extinciones y recuperaciones no terminó allí. Varios millones de años después se produjo la extinción del fin del Cretácico (66Ma), quizá más conocida por ser la que terminó con los dinosaurios no avianos. La correspondiente recuperación permitió el proceso de diversificación de los mamíferos, entre ellos, nosotros mismos. Sus consecuencias también se hicieron sentir entre los invertebrados marinos.

Las extinciones son, en alguna medida, responsables de la diversidad que nos rodea al haber favorecido el recambio de especies y la innovación evolutiva. ¿Nuestra actual crisis ambiental seguirá el mismo camino? La historia que hemos relatado permite albergar la esperanza de que así sea. Sin embargo, considerando que aun las recuperaciones rápidas se extendieron por mucho más tiempo que toda la historia biológica de la humanidad, el futuro de nuestra especie se vuelve incierto. CH

LECTURAS SUGERIDAS

DAMBORENEA S, ECHEVARRÍA J & ROS-FRANCH S, 2017, 'Biotic recovery after the end-Triassic extinction event: Evidence from marine bivalves of the Neuquén Basin, Argentina', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487: 93-104.

ECHEVARRÍA J *et al.*, 2017, 'Recovery of scleractinian morphologic diversity during the Early Jurassic in Mendoza Province, Argentina', *Ameghiniana*, 54: 70-82.

LEAKEY R & LEWIN R, 1997, *La sexta extinción: el futuro de la vida y de la humanidad,* Tusquets, Barcelona.

RAUP DM & SEPKOSKI JJ, 1982, 'Mass extinctions in the marine fossil record', *Science*, 215, 1501-1503.

ROS S & ECHEVARRÍA J, 2011, 'Bivalves and evolutionary resilience: Old skills and new strategies to recover from the P/T and T/J extinction events', *Historical Biology*, 23: 411-429.

Sonia Ros-Franch
Doctora en ciencias biológicas, Universidad de Valencia, España.
Investigadora adjunta del Conicet en el Museo de La Plata.
Profesora adjunta, UNLP.
soniaros@fcnym.unlp.edu.ar

Javier Echevarría
Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Investigador adjunto del Conicet en el Museo de La Plata.
Jefe de trabajos prácticos, UNLP.
javierechevarria@fcnym.unlp.edu.ar

Susana Damborenea
Doctora en ciencias (PhD), Universidad de Gales.
Investigadora principal del Conicet en el Museo de La Plata.
sdambore@fcnym.unlp.edu.ar

Miguel Manceñido
Doctor en ciencias (PhD), Universidad de Gales.
Investigador principal del Conicet en el Museo de La Plata.
Profesor titular, UNLP.
mmanceni@fcnym.unlp.edu.ar

Dario G Lazo, Mariel Andrada, Cecilia S Cataldo, Ricardo M Garberoglio, Leticia Luci, Pablo S Milla Carmona y Agustina G Toscano
Instituto de Estudios Andinos Don Pablo Groeber (IDEAN), UBA-Conicet

La vida en los mares neuquinos hace 130 millones de años

Una serie diversa y compleja de comunidades marinas habitaba, hace unos 130 millones de años (Ma), lo que en el presente son las provincias argentinas de Mendoza y Neuquén, más partes de las de La Pampa y Río Negro. En ese momento la cordillera de los Andes que conocemos actualmente no existía, y las aguas del Pacífico ingresaban desde el oeste para formar un amplio golfo que cubría dicha extensión continental, como se aprecia en el mapa publicado en la página 42 de este número, parte del artículo 'De extinción en extinción: la vida se reinventa una y otra vez'. América del Sur no estaba entonces en su posición actual sino algo más al norte, por lo que el área que nos ocupa –denominada *Cuenca Neuquina* en los documentos geológicos– estaba entre los 28° y los 36° de latitud, es decir, a unos 700km hacia el norte de donde la encontramos hoy, en la zona climática subtropical, entre una franja tropical árida, al norte, y una templada húmeda, al sur. Tenía un clima cálido intermedio, con variaciones entre árido y húmedo según qué lapso temporal se considere.

Las comunidades marinas del pasado geológico se estudian analizando los fósiles de los organismos que las componían y las rocas en que se los encuentra. El estudio de afloramientos rocosos, a los que en geología se refiere con el nombre de *formaciones*, permite conocer la relación

¿DE QUÉ SE TRATA?

¿Cómo eran las comunidades de invertebrados marinos cuyos fósiles se encuentran en afloramientos rocosos de un área extensa del oeste de Neuquén y del suroeste de Mendoza, y por qué hay allí fósiles de origen marino?

Paisaje de Agua de la Mula, a unos 90km al sur de Chos Malal, en Neuquén. En los afloramientos de la Formación Agrio se preservaron arrecifes en parche y praderas de corales.

espacial entre las especies que formaron esas comunidades, así como su ambiente y su ubicación temporal. En la zona indicada, la Formación Agrio presenta amplios afloramientos de rocas principalmente marinas y, en menor medida, continentales, que superan los 1000m de espesor. Esto proporciona a los paleontólogos una sucesión casi ininterrumpida de comunidades marinas que se fueron sucediendo por un lapso aproximado de 6Ma. La nota que sigue proporciona una breve referencia sobre algunas de esas comunidades.

Arrecifes coralinos

Los corales son invertebrados marinos que viven principalmente en colonias compuestas por millares de pequeños individuos cilíndricos o *pólipos* de pocos milímetros de diámetro y pocos centímetros de longitud. Una de sus características es que secretan carbonato de calcio ($CaCO_3$) y forman exoesqueletos duros, razón por la cual dan lugar a excelentes fósiles. Florecen principalmente en aguas tropicales, donde sus colonias toman una gran variedad de formas y terminan constituyendo grandes ecosistemas subacuáticos llamados *arrecifes*, en especial en sitios de poca profundidad con fondo rocoso y aguas claras, agitadas y bien iluminadas.

La ubicación subtropical de la Cuenca Neuquina posibilitó la inmigración y el establecimiento de organismos de aguas cálidas, entre ellos, las veinticuatro especies de *corales escleractínidos* coloniales descriptas hasta el momento por los autores de este artículo. Para prosperar, además de las temperaturas cálidas, necesitaron determinadas condiciones ambientales, como una salinidad que se mantuviera dentro de ciertos límites, reducidos niveles de nutrientes, baja tasa de sedimentación y un sustrato duro donde asentarse. Además, igual que la mayoría de los corales actuales, vivían en simbiosis con algas, de las que dependían para su nutrición, pues estas, utilizando la luz solar, se nutrían a sí mismas y a los corales.

Izquierda. Fósiles de un arrecife coralino en parche del Cretácico Inferior (145-101Ma) encontrados en Neuquén, en estratos de la Formación Agrio. Arriba del martillo, fósiles de corales ramosos en su posición de vida; abajo del martillo, fósiles del mismo coral en estado de desorden producto de roturas y desplazamientos debidos a la agitación de las aguas por tormentas. El largo del martillo, colocado para dar la escala, es de unos 40cm.
Derecha, arriba. Vista en planta de una colonia de coral masiva correspondiente a un arrecife en parche, Formación Agrio, Neuquén. La barra que da la escala mide 5cm.
Derecha, abajo. Fósiles de corales faceloides cretácicos de Neuquén que pertenecían a arrecifes en parche y que se preservaron en su posición de vida, Formación Agrio, Neuquén. La barra que da la escala mide 5cm.

Esta necesidad de luz solar restringe a la mayoría de los corales a aguas poco profundas, en las que les llega la máxima luz solar. Sin embargo, las condiciones que encontraron los corales en la Cuenca Neuquina no fueron las óptimas, ya que en la Formación Agrio se registraron variaciones en la salinidad, sedimentación y turbidez, y había un predominio de sustratos blandos. Por esto, los arrecifes coralinos fueron por lo general efímeros y no llegaron a constituir grandes estructuras como las que se registran en regiones tropicales actuales, entre ellas, la Gran Barrera australiana.

En la Formación Agrio, se puede distinguir entre praderas de corales y arrecifes en parche. Las primeras se componían únicamente de corales ramosos asentados sobre el fondo del mar, y ocupaban una superficie de hasta un kilómetro cuadrado. Por lo general en una pradera había corales de solo una especie, cuyas colonias podían alcanzar hasta un metro de altura. Sufrían frecuentemente la acción de tormentas, que provocaban la rotura de los corales y generaban depósitos de detritos coralinos. Por otro lado, los arrecifes en parche estaban conformados por numerosas especies coralinas con distintas morfologías que se distribuían en un área geográfica más extensa. Su mayor biodiversidad y complejidad permite suponer que se trataba de ambientes algo más favorables para los corales que aquellos donde se desarrollaron las praderas, y que sus condiciones eran más estables a lo largo del tiempo.

En los arrecifes en parche se establecieron de manera sucesiva diferentes especies de corales. Los primeros en establecerse eran los faceloides (que tienen forma de haces o fascículos) y los incrustantes, lo cual facilitaba el posterior asentamiento de los corales ramosos y los masivos, con pequeños corales en forma de disco en los espacios libres entre ellos. Cada parche podía contener hasta unas diecisiete especies de corales, y una extensión máxima de algunas decenas de kilómetros cuadrados en zonas propicias para su crecimiento. Las praderas y los arrecifes en parche perduraban por algunos miles de años, hasta que factores ambientales como la sedimentación, la temperatura o la salinidad del agua, o el nivel del mar, tomaran valores incompatibles con su subsistencia.

La diversidad de corales de la Formación Agrio, que alcanzaba las veinticuatro especies, era sensiblemente menor que la de zonas tropicales contemporáneas, en

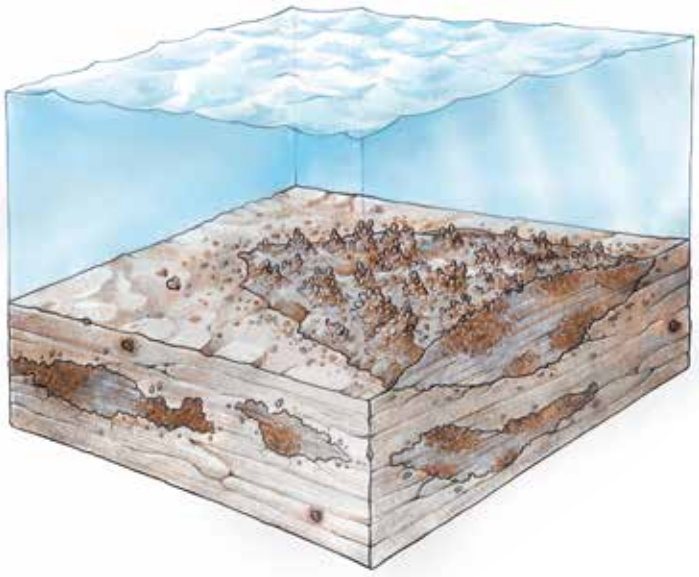
algunas de las cuales pueden contabilizarse más de cien especies, pero concuerda con la de otras zonas subtropicales y tropicales con condiciones ambientales inestables y por lo tanto desfavorables para la supervivencia de estos organismos. Los géneros registrados en la mencionada formación tenían distribución global durante el Cretácico (145-66Ma); las características morfológicas de los individuos se pueden interpretar como adaptaciones por las cuales lograron sobrevivir y reproducirse en medios no enteramente favorables.

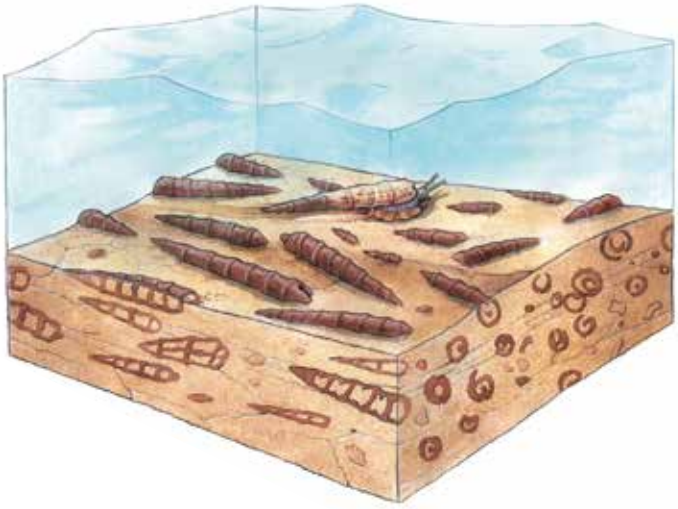
Junto con las praderas y los arrecifes en parche se encontraron también en los estratos de la formación Agrio fósiles de una variada fauna de invertebrados marinos, que incluyó bivalvos, esponjas, gusanos *serpúlidos*, *briozoos*, *braquiópodos* y minúsculos *foraminíferos*, para la mayoría de los cuales los arrecifes servían de sostén, dado que vivían adheridos a los corales. Además, habitaban allí gastrópodos, así como erizos cuya presencia indicaría que había algas. Asimismo, hay evidencia de que peces, amonites y reptiles marinos, como los plesiosaurios, nadaban cerca de los arrecifes en busca de presas y posiblemente cobijo.

Comunidades dominadas por ostras

En determinados momentos, las ostras experimentaron picos de abundancia en las aguas de la Cuenca Neuquina y conformaron acumulaciones muy similares a las que existen en la actualidad en distintas partes del mundo, por ejemplo, en la Argentina, la bahía San Blas, sobre el Atlántico, entre las desembocaduras de los ríos Colorado y Negro, o sobre las costas de Texas en el golfo de México. Las comunidades dominadas por ostras constituían dos estructuras: 1) los *biohermas*, que son arrecifes o montículos con forma lenticular, capaces de crear cierto relieve en el fondo marino, formados por acumulaciones de ostras adheridas unas sobre otras, y 2) los *biostromas*, que son cuerpos rocosos de forma tabular o plana y no generan relieve sobre el fondo. Entre los biostromas se diferencian aquellos en que predominan las ostras con ambas valvas unidas, de otros que las tienen separadas y no articuladas. Posiblemente los primeros se formaron con ostras que estaban de esa manera al morir, y así resultaron fosilizadas; interpretamos que en los segundos, en cambio, la separación de las valvas se produjo antes de la fosilización y a menudo resultó de la acción de tormentas. Cuando en un lugar había baja sedimentación, las ostras quedaban expuestas en el fondo, por lo que las sucesivas generaciones tendían a adherirse unas sobre otras y conformar biohermas. En cambio, cuando la sedimentación era alta, las ostras eran rápidamente cubiertas por el sedimento, por lo que las siguientes generaciones no daban lugar a acumulaciones apreciables sobre el fondo, por no haber sustrato duro al que adherirse.

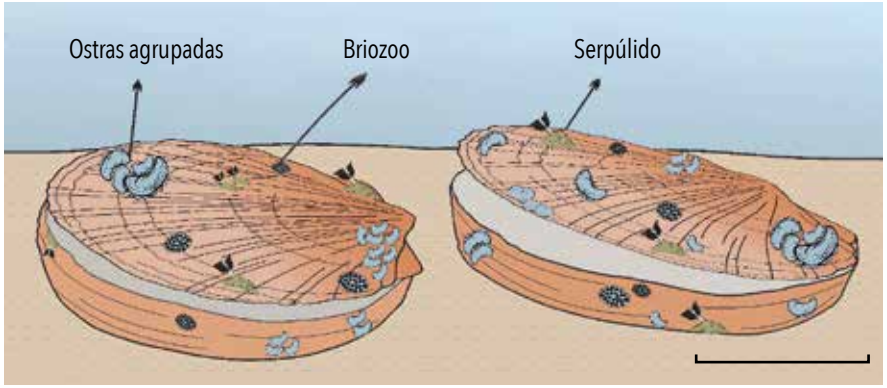
En la Cuenca Neuquina, los autores hallamos una gran acumulación de ostras que en la pared de roca ocupaban un frente de 35 x 2m, compuesta por una combinación de biohermas intercalados con biostromas. A partir del estudio de esta concentración y de otras similares,





Representaciones de comunidades bentónicas de la Formación Agrio. A la izquierda, biohermas formados por acumulaciones de ostras que se adhieren unas sobre otras sobre el fondo marino fangoso (Neuquén); a la derecha, una comunidad dominada por gastrópodos nerineoideos sobre un fondo marino de naturaleza calcárea (Mendoza). Dibujos de Gabriel Lio

pero de menor escala, concluimos que posiblemente una generación fundacional de ostras colonizó el fondo marino fijándose a un sustrato duro, quizá pequeños fragmentos de conchillas. Con el paso del tiempo, la reproducción de esas ostras generó una población de larvas que se asentó sobre sus progenitoras. Con la repetición de esta secuencia por varias generaciones se formaron los primeros biohermas, que aumentaron de tamaño con el paso del tiempo. Esos biohermas sufrieron desprendimientos y roturas, letales para sus organismos, por la acción de tormentas y de organismos que se alimentaban de ellos. La desarticulación de las valvas y su ruptura en pequeños fragmentos favoreció el asentamiento de nuevas cohortes de ostras, con el resultado de la observada alternancia de biohermas y biostromas.



Esquema interpretativo del aspecto de dos ejemplares del bivalvo *Prohinnites* con ostras, briozoos y serpúlidos incrustados en sus valvas. La barra que da la escala mide 10cm.

Las acumulaciones masivas de ostras eran comunidades de muy baja biodiversidad, y aunque coexistían con organismos como erizos, serpúlidos y briozoos, la abundancia de estos con relación a las ostras era reducida. La presencia recurrente de acumulaciones de ostras alternando en el tiempo con arrecifes coralinos es indicativa de alteraciones ambientales, por ejemplo, cambios de la tasa de sedimentación, la disponibilidad de nutrientes y la salinidad del agua. Los ambientes estables en los cuales prosperaban los corales permitían el asentamiento de otros organismos y conducían a mayor biodiversidad que los ambientes inestables característicos de las ostras, siendo menor la biodiversidad de las comunidades dominadas por estas.

Comunidades dominadas por nerineoideos

Los *nerineoideos* son un grupo extinguido de moluscos gastrópodos típicos del Jurásico (201-145Ma) y del Cretácico cuyas conchillas son fácilmente reconocibles por sus pliegues espirales internos. Fueron un componente clave de los sistemas arrecifales de esos períodos geológicos, especialmente en aguas cálidas y someras del medio marino tropical. En algunos casos los individuos alcanzaron tallas de hasta 60cm de largo. Dadas sus preferencias de temperatura, las acumulaciones de nerineoideos revisten especial importancia paleoclimática.

En la localidad mendocina de Lomas Bayas, a unos 110km al oeste de San Rafael, se preservaron, en los metros superiores de los afloramientos de la Formación Agrio, acumulaciones lenticulares de aproximadamente 100m^2 y unos 15cm de espesor de una sola especie de nerineoideos (*Eunerinea mendozana*). En ellas también se conservaron fósiles de erizos, corales coloniales y ostras pequeñas, en muy baja proporción. Por su cantidad, se puede presumir que dichos gastrópodos fueron muy abundantes, pero el modo en el que se encontraron sus fósiles sugiere que sus conchillas fueron desplazadas y reorientadas por acción del oleaje, y que se fueron acumulando en sedimentos calcáreos en aguas poco profundas y agitadas de manera constante.

La presencia de este tipo de comunidad es una evidencia del clima subtropical imperante en el extremo norte de la Cuenca Neuquina, pero si se comparan las concentraciones de nerineoideos que había allí con las ubicadas en climas tropicales, más cerca del ecuador, se advierte que estas las superan claramente en espesor, extensión y biodiversidad, señal de que las condiciones ambientales de la Cuenca Neuquina no eran óptimas para el desarrollo y la proliferación de estos moluscos. Se puede inferir que ello se debió principalmente a una menor temperatura del agua.

Comunidades de sustratos duros

Las conchillas de los moluscos expuestas sobre el fondo marino pueden actuar como islas de sustrato duro en fondos blandos, por lo cual son un gran atractivo para organismos incrustantes y perforantes que requieren este tipo de sustrato para asentarse y desarrollarse. En un ambiente marino poco profundo de la Formación Agrio los autores hemos encontrado abundantes conchillas de un bivalvo pectínido del género *Prohinnites*. Los individuos de esa especie alcanzaban hasta 15cm de altura y habitaban posados sobre fondos blandos, al tiempo que su presencia creaba islas de sustrato duro y permitía que una abundante y diversa fauna de organismos incrustantes se desarrollara sobre sus valvas, con el consiguiente incremento de la biodiversidad del fondo marino.

Más del 90% de los ejemplares analizados de *Prohinnites* presentaron abundantes incrustantes en la superficie ex-

Paisaje de Lomas Bayas, a unos 110km al oeste de San Rafael, en Mendoza. En los afloramientos de la Formación Agrio de esa zona se preservaron fósiles de la especie *Eunerinea mendozana*, descripta en el texto.

terna de sus valvas pertenecientes a catorce especies diferentes, entre ellas una de ostras y varias de serpúlidos y briozoos. Si bien las ostras constituyeron más del 50% del total de incrustantes, los serpúlidos y briozoos fueron más diversos, pues de ambos grupos había más de una especie. Principalmente las ostras, pero también los serpúlidos, mostraron una tendencia a asentarse agrupados sobre las valvas, un patrón que se conoce como gregarismo. Las interacciones biológicas entre incrustantes fueron escasas y en su mayor parte implicaron la colonización por nuevos incrustantes sobre el esqueleto de incrustantes ya muertos.

La abundancia de ostras se podría explicar suponiendo que se establecieron más temprano, y aprovechando su gran capacidad de proliferación, colonizaron rápidamente la mayor parte de la superficie dura disponible. Los briozoos y los serpúlidos fueron capaces de asentarse independientemente de la presencia de las ostras. Se puede concluir que la fauna de incrustantes estuvo principalmente determinada por las abundancias larvales de los diferentes taxones más que por la existencia de interacciones competitivas entre ellos.

El anterior es solo un ejemplo de las numerosas comunidades de incrustantes asentadas en la variedad de moluscos registrados en esos ambientes. Cada comunidad presentaba particularidades relacionadas con las características del molusco actuante como sustrato duro, pero a la vez todas ellas comparten rasgos comunes, como la dominancia de las ostras y el poco desarrollo de las interacciones competitivas.

Final

El relato de los párrafos anteriores se refiere a acontecimientos del Cretácico Inferior, hace unos 130Ma y durante un lapso de unos 6Ma. Se estima que unos 30Ma después, en el Cretácico Superior, se comenzó a levantar la cordillera de los Andes, un largo proceso que continuó durante el Cenozoico pero que, para el fin del Cretácico (hace 66Ma), ya estaba lo suficientemente adelantado como para retirar las aguas del Pacífico y dar lugar al regreso de ecosistemas terrestres y marinos, pero ya de origen Atlántico, a la zona de la Cuenca Neuquina. CH

LECTURAS SUGERIDAS

CATALDO CS *et al.*, 2013, 'Taphonomy and palaeoecology of singular Hauterivian-Barremian nerineoid shell beds from the Neuquén Basin, west-central Argentina', *Lethaia*, 46: 114-126.

GARBEROGLIO RM, LAZO DG & PALMA RM, 2013, 'An integrate analysis of an Hauterivian coral biostrome from the Agrio Formation, Neuquén Basin, west-central Argentina', *Cretaceous Research*, 3: 97-115.

LUCI L & LAZO DG, 2015, 'Living on an island: Characterization of the encrusting fauna of large pectinid bivalves from the Lower Cretaceous of the Neuquén Basin, west-central Argentina', *Lethaia*, 48: 205-226.

TOSCANO AG, LAZO DG & LUCI L, 2018, 'Taphonomy and paleoecology of Lower Cretaceous oyster mass occurrences from west-central Argentina and evolutionary paleoecology of gregariousness in oysters', *Palaios*, 33: 237-255.

Eduardo B Olivero
Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), Conicet

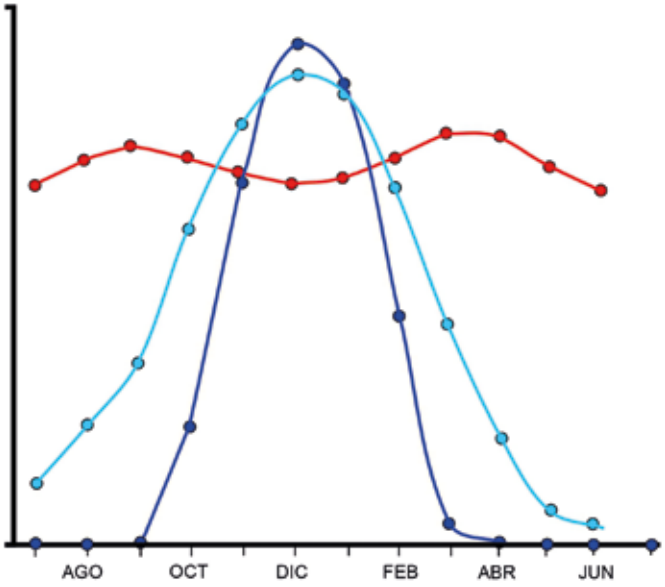
Invertebrados marinos del Cretácico en la Antártida

Los actuales invertebrados marinos de la Antártida están adaptados a las extremas condiciones en que la vida debe desenvolverse en esas latitudes, sobre todo las bajas temperaturas de las aguas, que alcanzan valores cercanos a -2°C, y la marcada estacionalidad de la producción primaria de alimentos. Realizan esa producción por fotosíntesis determinados organismos marinos que viven cerca de la superficie y generan compuestos diversos, entre ellos proteínas, grasas y azúcares, mediante la energía del Sol. La producción de nuevos alimentos es escasa o nula durante el largo período invernal de oscuridad y se activa durante el estío en coincidencia con la mayor radiación solar. Por ello, los ecosistemas antárticos han sido caracterizados como la alternancia de largas hambrunas y cortos festines.

Uno de los temas centrales de investigación actual es conocer el origen y la historia de los distintivos ecosistemas circumpolares. Una hipótesis en discusión es que resultaron de la cobertura total del continente antártico por una gruesa capa de hielo (técnicamente, el *englazamiento*), ocurrido hace aproximadamente 34 millones de años (Ma), en el Cenozoico. Estudios recientes, llevados a cabo en el archipiélago James Ross, al este de la Península Antártica, por el grupo de investigación que encabeza el autor, muestran, sin embargo, que antes de dicho congelamiento continental los ecosistemas antárticos del Cretácico Superior (101-66Ma) ya habían comenzado a adquirir rasgos similares a los actuales. Hace unos 80Ma, en efecto, se produjo un marcado enfriamiento en la Antártida por razones que se discuten, pero entre las cuales está una reducción marcada de la cantidad de gases con efecto

¿DE QUÉ SE TRATA?

Cambios iniciados hace unos 80Ma en la fauna de invertebrados de la plataforma marina antártica que coincidieron con un marcado enfriamiento del mar y del continente.



Radiación solar en la superficie en tres distintas latitudes: en rojo, el ecuador (0°); en celeste, 60°; y en azul, el polo (90°). En el hemisferio sur, el paralelo de los 60° no pasa por tierra alguna sino solo por el océano (Ushuaia está a unos 54° 48′, o unos 600km más al norte). Dicho paralelo de los 60° se toma a menudo como el límite norte convencional del océano Austral y es el límite a partir del cual rige el Tratado Antártico; en el hemisferio norte, es la latitud aproximada de Uppsala en Suecia, San Petersburgo en Rusia, el centro de Canadá y el sur de Alaska. En el eje vertical del gráfico se mide en megajoules por metro cuadrado y día (MJ/m^{2}día) el promedio mensual de radiación solar en ausencia de nubosidad. Adaptado para el hemisferio sur de Hutchinson GE, 1957, *A Treatise on Limnology*, Wiley, NuevaYork. Las curvas indican la marcada estacionalidad de la radiación en altas latitudes comparada con su relativa constancia en el ecuador.

invernadero, principalmente dióxido de carbono, en la atmósfera. Ese enfriamiento estuvo acompañado de un recambio muy significativo en el conjunto de los seres vivos o *biota*, el cual condujo a la exclusión de invertebrados marinos cosmopolitas, que habitaban aguas antárticas mucho más cálidas, y su reemplazo por una fauna *endémica* o solo propia de allí, adaptada a bajas temperaturas y a regímenes estacionales. En los ambientes antárticos terrestres, el marcado enfriamiento de la atmósfera llevó a una notable muda de la vegetación, con el reemplazo parcial de helechos y gimnospermas por plantas con flores o angiospermas.

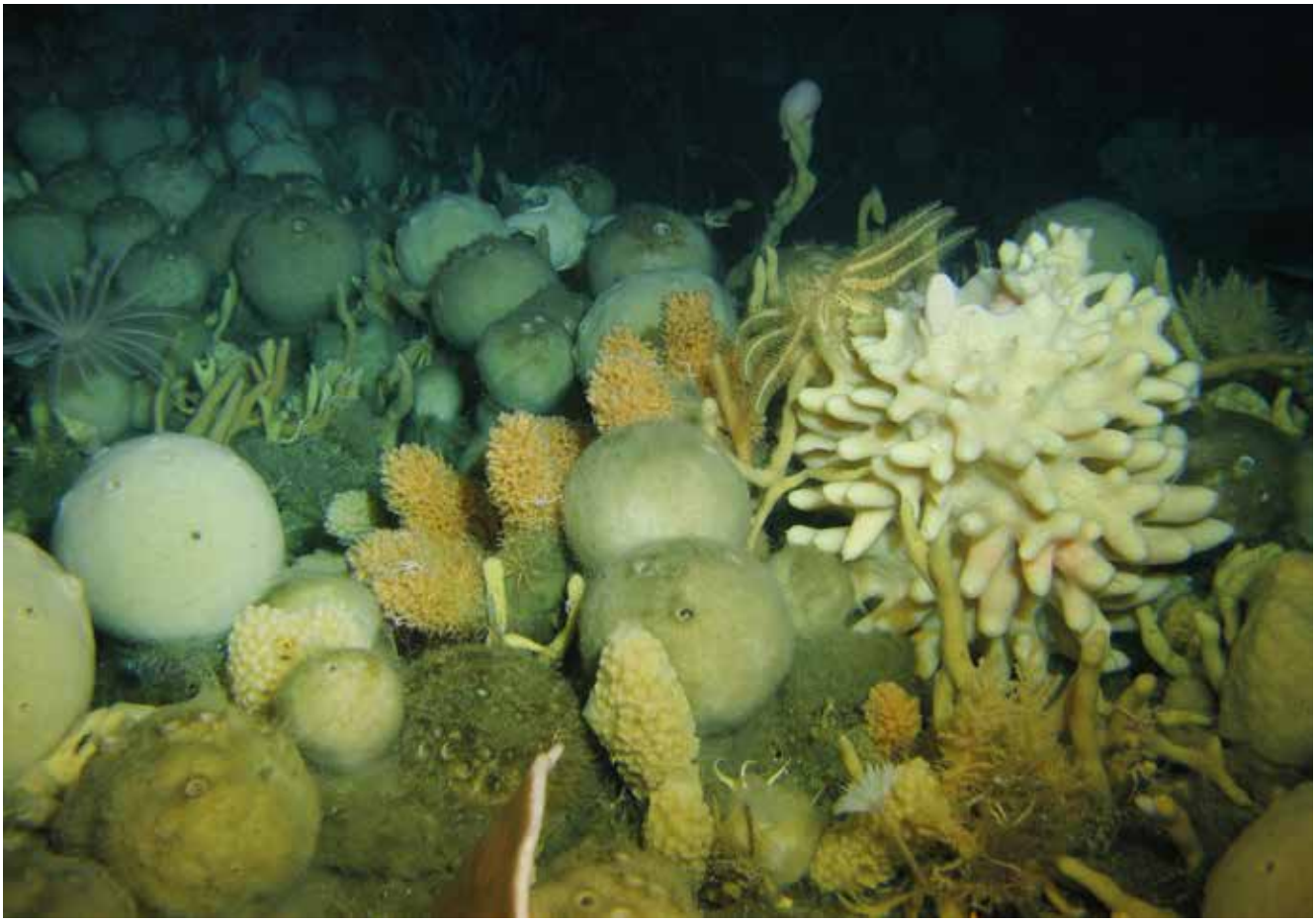
Los actuales ecosistemas marinos polares y circumpolares

Si bien los ecosistemas marinos árticos y antárticos tienen rasgos comunes que los diferencian netamente de aquellos propios de latitudes más bajas, en especial los dos mencionados –la larga oscuridad invernal con reducción o falta de producción primaria de alimentos, y las bajas temperaturas, cuya contraparte en los seres vivos son mecanismos fisiológicos apropiados para resistirlas–, existen diferencias importantes entre el Ártico y la Antártida. Mientras que el Ártico es un océano con la capa superficial congelada rodeado de continentes, la Antártida es un continente cubierto de glaciares rodeado de océanos. Entre las más importantes consecuencias de dicha situación están que al Ártico le llegan nutrientes con la descarga de los ríos que surcan los continentes que lo rodean, mientras que la Antártida se encuentra mucho más aislada.

Por su posición geográfica, su espesa cobertura de hielo y nieve y su separación por la corriente circumpolar antártica de otras masas oceánicas más cálidas, la Antártida tiene ecosistemas muy diferentes de los del resto del planeta. Con un tamaño equivalente al de América del Sur, es un enorme desierto cubierto casi en el 99% por un manto de hielo de unos 3km de espesor medio. La región costera, que incluye la mayor parte de la superficie sin cobertura permanente de hielo y nieve, y la región marina aledaña albergan comunidades de seres vivos que contrastan fuertemente por su riqueza y diversidad biológica con las del interior continental.

Solamente en los meses de la primavera tardía y del verano llega suficiente radiación solar como para que los pequeños pero muy abundantes integrantes del fitoplancton –lo mismo que algunas algas de mayor tamaño, pero mucho menos abundantes–, que forman la base de la cadena alimentaria, puedan desarrollarse transformando la radiación solar, mediante la fotosíntesis, en proteínas, grasas y azúcares que incorporan a su organismo. Durante el resto del año, la escasez o ausencia de luz solar inhibe el desarrollo del fitoplancton y consecuentemente la producción primaria de alimento. No obstante, se piensa que, como no toda la producción estival de alimento es utilizada, el exceso se deposita en el fondo y puede ser aprovechado durante el invierno.

En líneas generales, en la Antártida se reconocen actualmente dos grandes comunidades de organismos marinos que viven en el fondo. Una está dominada por aquellos que carecen de movilidad, como las esponjas: viven fijos y se alimentan de partículas suspendidas en el agua; la otra se compone principalmente de organismos móviles que viven dentro o sobre el sedimento y se alimentan de partículas depositadas allí. La adaptación de esos organismos marinos a la marcada estacionalidad del alimento y a temperaturas polares imprime rasgos muy distintivos a las comunidades que integran, como el predominio de individuos longevos, con ciclos largos de vida, crecimiento y metabolismo muy lentos, baja tasa reproductiva y múltiples maneras de alimentación. Además, y en razón de su aislamiento geográfico, la biota antártica tiene un alto grado de *endemismo*, es decir, se compone de especies que solo viven allí.

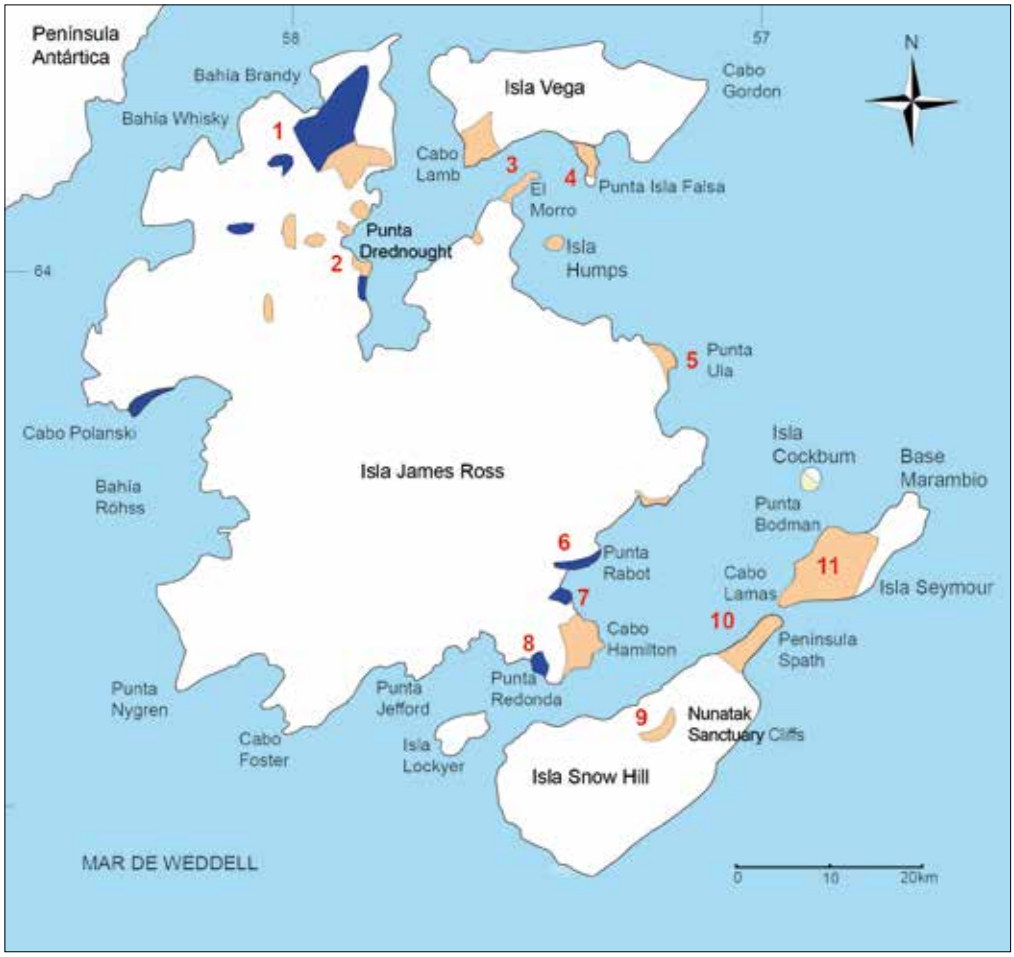


Comunidad actual de organismos antárticos fijos de fondo dominada por esponjas. Foto tomada en el mar de Weddell oriental. Cortesía de C Richter, Instituto Alfred Wegener, Alemania. Copyright T Lundälv & C Richter, Uni Gothenburg & AWI.

Vegetales fósiles del Cretácico de la Antártida en el lapso entre 80 y 86Ma. **Izquierda.** Hojas de coníferas del grupo de las podocarpáceas. La barra que da la escala mide 1cm. **Derecha.** Tronco fósil de gimnosperma de aproximadamente 3m de largo.

Ecosistemas e invertebrados antárticos del Cretácico Superior

Diversos estudios geológicos permiten establecer que durante los últimos 90Ma la masa continental de la Antártida ya ocupaba una posición polar, pero que su cobertura total de hielo glacial es un rasgo relativamente moderno, iniciado hace unos 34Ma. La Antártida del Cretácico Superior carecía del actual manto de hielo, y constituía un ambiente muy particular, del que no existen ejemplos modernos en el planeta. Particularmente entre hace 86 y 66Ma –el lapso del Cretácico Superior en el que enfocamos nuestras investigaciones– la Península Antártica tenía una importante vegetación boscosa, un clima relativamente cálido y estaba físicamente conecta-



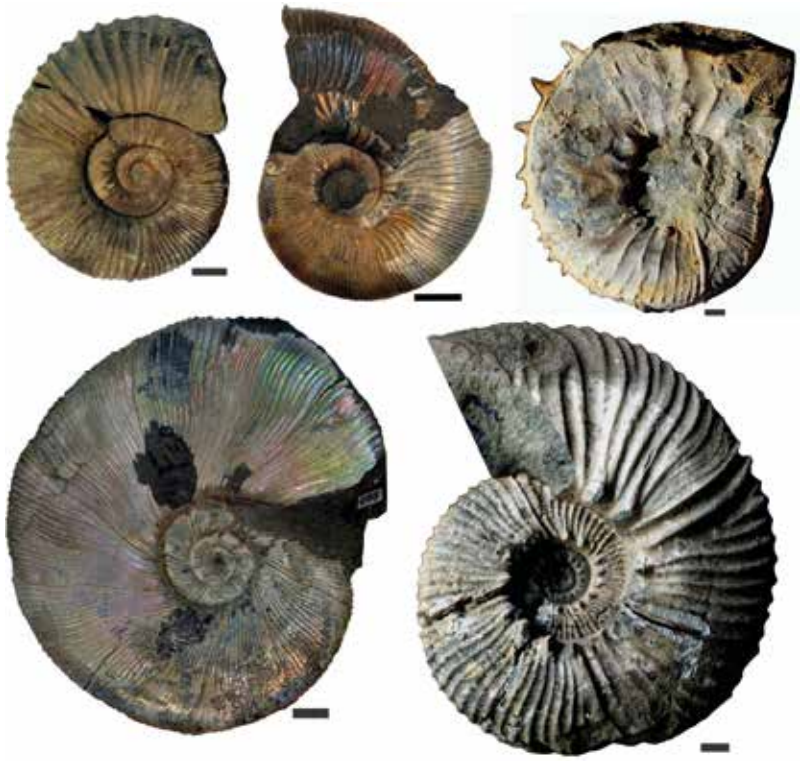
Mapa del archipiélago James Ross, al este de la Península Antártica, donde trabaja el grupo de investigación que encabeza el autor. En azul, afloramientos rocosos de entre 86 y 80Ma de antigüedad; en beige, de entre 80 y 66Ma. Los números rojos indican los principales lugares estudiados, a saber: (1) bahía Brandy al noroeste y caleta Santa Marta al sureste; (2) punta Dreadnought; (3) cabo Lamb en la isla Vega, El Morro en la isla James Ross y el islote Humps; (4) punta Isla Falsa; (5) punta Ula; (6) punta Rabot; (7) cabo Hamilton; (8) punta Redonda; (9) Nunatak Sanctuary Cliffs; (10) península Spath, y (11) área de la isla Marambio o Seymour entre el cabo Lamas al suroeste y el cañadón Díaz al noreste.

da con América del Sur. Se ha estimado que las temperaturas de las aguas oscilaban en torno a los 20°C, y que en tierra serían algo más altas, comparables con las de actuales climas templados cálidos. El centro de la Península Antártica era una franja más elevada sobre el nivel del mar que el resto, con volcanismo activo. En su región oriental se comenzaba a formar una incipiente plataforma continental, la que luego se expandió en forma notable y alcanzó una extensión de más de 150km hacia el actual mar de Weddell. Clima cálido, bosques, posición polar con alternancia de períodos invernales de oscuridad y estivales luminosos, y estacionalidad en la producción de la base de la cadena alimentaria dieron al continente antártico del Cretácico ecosistemas únicos, por entero desconocidos en la actualidad.

En el archipiélago James Ross, situado hacia el noreste de la Península Antártica, están expuestas rocas sedimentarias de origen marino con edades de entre 86 y 66Ma, las que constituyen un conjunto de formaciones geológicas conocidas como grupo Marambio. Ellas preservan importante información paleontológica y paleoambiental, única conocida del continente antártico, a la cual los investigadores tenemos acceso privilegiado por el aeropuerto de la base argentina Vicecomodoro Marambio, en la isla homónima, también llamada Seymour. El repositorio incluye tanto organismos fosilizados como el resultado de la interacción de organismos vivos con el sustrato, o *trazas fósiles*. Estas nos indican el comportamiento de invertebrados de cuerpos blandos que vivían en los sedimentos del fondo marino, los cuales no se preservaron en forma de fósiles. El estudio de esas rocas, de los fósiles que albergan y de las trazas permite reconocer la existencia de dos grandes ecosistemas sucesivos en la plataforma marina de los últimos 20Ma del Cretácico. El más antiguo data de entre hace 86 y 80Ma; el más reciente, entre hace 80 y 66Ma, inmediatamente antes de la gran extinción biótica de fines del Cretácico.

El ecosistema más antiguo difiere notablemente del más joven. Los invertebrados fósiles que lo componen, dominados por moluscos marinos, principalmente bivalvos y cefalópodos como los amonites y belemnites, tienen una amplia distribución geográfica: son cosmopolitas o indo-pacíficos. Entre los que sobresalen podemos citar amonites heteromorfos de conchillas rectas (*Baculites subanceps*), de enroscamiento helicoidal (*Ainoceras zinsmeisteri* y *Eubostrychoceras medinai*) o planoespiral modificado (*Yezoites australis*) y también amonites de enroscamiento planiespiral (*Metaplacenticeras subtilistiratum*). Espe-

Amonites cosmopolitas de entre 86 y 80Ma.
Izquierda. *Eubostrychoceras medina*. **Derecha, arriba** *Ainoceras zinsmeisteri*. **Derecha, abajo.** *Yezoites australis*.
La escala mide 1cm en todas las imágenes.



Géneros de amonites antárticos de la familia Kossmaticeratidae endémicos de la Provincia Weddelliana. **Arriba de izquierda a derecha.** *Neograhamites*, *Grossouvrites*, *Jacobites*. **Abajo de izquierda a derecha.** *Maorites*, *Gunnarites*. La escala mide 1cm en todas las imágenes.

cies muy similares o iguales del Cretácico Superior se encontraron en Japón, Canadá, India, Madagascar, Sudáfrica y Europa. Entre los bivalvos, citemos a las trigonias y al inocerámido de gran tamaño *Antarcticeramus rabotensis*. Las trazas fósiles encontradas ese conjunto de rocas cretácicas son igualmente cosmopolitas y características de ambientes de plataforma marina en esa época geológica.

Las rocas más jóvenes, que datan de hace entre 80 y 66Ma, preservan una asociación de invertebrados fósiles marinos muy diferente de la anterior. Entre los amonites domina un grupo endémico de altas latitudes australes, perteneciente a la familia *Kossmaticeratidae*, que tiene gran representación, tanto en abundancia de ejemplares como en diversidad biológica (géneros *Neograhamites*, *Gunnarites*, *Jacobites*, *Grossouvrites* y *Maorites*). Poco antes del inicio de la expansión y dominancia de esta familia, nombrada en honor del geólogo y paleontólogo austríaco Franz Kossmat (1871-1938), se produjo la exclusión de la Antártida de grupos de moluscos que persistieron hasta el final del Cretácico Superior en el resto del planeta. Así, se extinguieron tempranamente en la Antártida los amonites del grupo *Baculites*, los nostoceratidos (*Ainoceras* y *Eubostrychoceras*) y los escafítidos (*Yezoites*). También se extinguieron tempranamente allí bivalvos como las trigonias y los inocerámidos. Sumado a estos eventos de extinciones locales, la fauna de invertebrados marinos de entonces se caracterizaba por un marcado endemismo, con un gran porcentaje de especies restringidas geográficamente a la Provincia biogeográfica Weddelliana, que abarcaba la Patagonia austral, Nueva Zelanda, el sureste de Australia y el oeste de la Antártida, cuando todas esas masas continentales estaban unidas. Solo unos pocos géneros de amonites, como *Diplomoceras* y *Anapachydiscus*, que adquirieron gran tamaño y tenían probablemente hábitos oceánicos, alcanzaron distribución geográfica cosmopolita.

En paralelo con el cambio de la fauna de invertebrados, también las trazas fósiles dejadas por estos evidencian un aumento notable de formas endémicas, dominantes en la Antártida y Tierra del Fuego. Entre las más notorias, hagamos mención de los *icnogéneros* (géneros correspondientes a trazas fósiles), *Patagonichnus*, *Paradictyodora*, *Euflabella* y *Tasselia*. Esta inusual presencia de endemismos queda reflejada en el hecho particular y distintivo de que todos los organismos productores de esas trazas dejaron evidencias claras de que tenían múltiples formas de alimentación. Eran *generalistas tróficos* pues se alimentaban de partículas orgánicas en suspensión, de otras partículas depositadas en el fondo marino, de partículas preservadas dentro del sedimento e incluso de bacterias. Salvo un caso excepcional, no conocemos a qué grupo de anima-

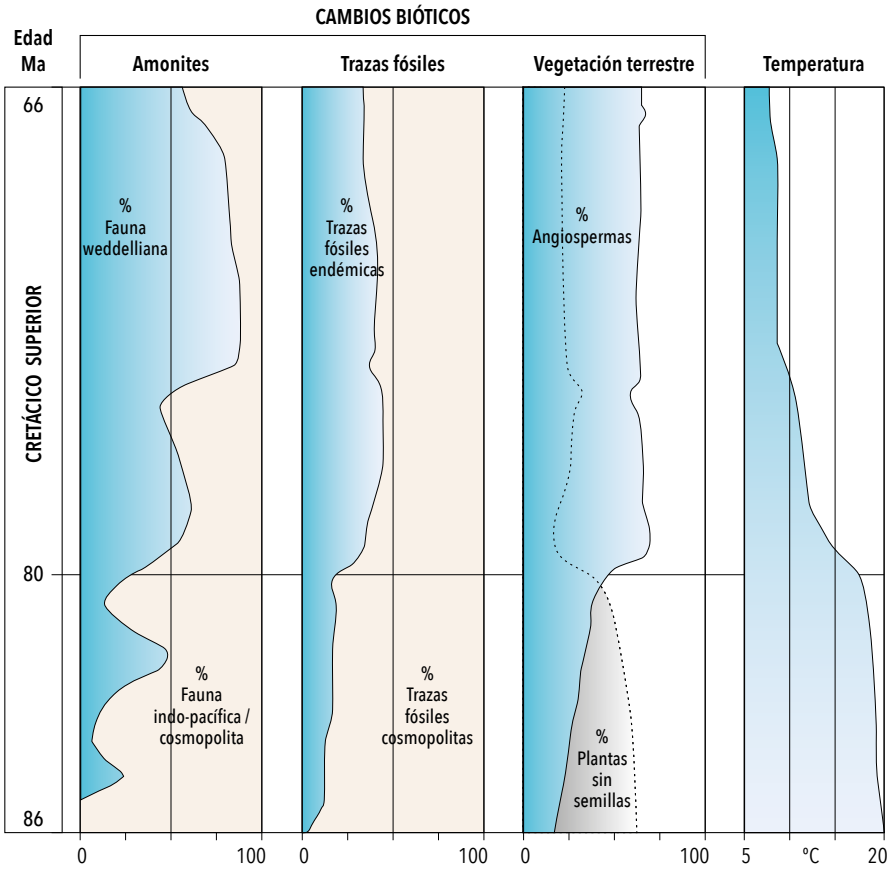
Isla Marambio o Seymour, verano de 2017. De izquierda a derecha, Erika L Bedoya, Marcos Rodríguez y María E Raffi, integrantes del grupo de investigación del autor, estudiando rocas cretácicas que datan de alrededor de fines del período entre hace 80 y 66Ma.

Isla Cerro Nevado o Snow Hill. En primer plano, un lobo de dos pelos antártico (*Arctocephalus gazella*). En la distancia, las carpas anaranjadas del campamento del autor y su grupo de investigación en la campaña del verano de 2011. Las estructuras negras próximas a las carpas corresponden al refugio utilizado por la expedición de Otto Nordenskjöld (1901-1903), de la que participó José María Sobral.

les pertenecen estos organismos. La excepción es *Tasselia ordamensis*, una traza producida por un organismo similar al poliqueto actual *Maldane sarsi*, encontrado en la Antártida, que tiene igualmente múltiples modos de alimentación.

Estos múltiples modos de alimentación se evidencian por cortes o entrecruzamientos de partes de una misma traza, por ejemplo, túneles, dejadas por un mismo organismo. El motivo por el que esos organismos cruzaban o cortaban estructuras de propia fabricación podría haber sido que cultivaban bacterias dentro de las trazas originales, las que les servían de alimento en su posterior pasada. La gran cantidad de conchillas de microorganismos dentro de trazas sugiere que almacenaban dichos microorganismos durante la etapa de abundancia estival y los utilizaban como alimentos en tiempos de escasez.

En síntesis, hace unos 80Ma sucedieron en la Antártida cambios notables en la fauna de moluscos de la plataforma marina, en la composición de trazas fósiles de invertebrados y en la flora terrestre, que coincidieron con un marcado enfriamiento del mar y del continente. Entre hace 86 y 80Ma la biota marina de aguas relativamente cálidas estaba dominada por moluscos de distribución cosmopolita o indo-pacífica; esta biota fue reemplazada por otra fauna de moluscos, endémica de la Provincia Weddelliana y de aguas frías. Los cambios de temperatura se han estimado por las características morfológicas de hojas de vegetales y por las relaciones de isótopos estables del oxígeno en conchillas de moluscos y foraminíferos. Las trazas fósiles acompañan esta tendencia de endemismo progresivo y denotan un aumento notable de múltiples maneras de alimentación. Hacia hace unos 80Ma de años, también se produjo en el continente antártico un notable recambio de la flora terrestre, con marcado aumento de las plantas con flores, las cuales llegaron a dominar la vegetación terrestre. Se piensa actualmente que esos cambios en la fauna de invertebrados de la plataforma marina indican el inicio de ecosistemas antárticos análogos a los actuales. CH



Síntesis de cambios bióticos en el Cretácico Superior de la Antártida. La línea que marca los 80Ma separa dos ecosistemas antárticos, uno entre 86 y 80Ma y el otro entre 80 y 66Ma. Nótese la simultaneidad de cambios biogeográficos y de composición en amonites, trazas fósiles y plantas terrestres con el notable enfriamiento del agua y la atmósfera, ocurrido hacia los 80Ma y precursor de ecosistemas antárticos semejantes a los modernos.

LECTURAS SUGERIDAS

BARREDA VD, PALAZZESI L & OLIVERO EB, 2019, 'When flowering plants ruled Antarctica: Evidence from Cretaceous pollen grains', *New Phytologist*. DOI *10.1111/nph.15823*.

OLIVERO EB, 2012, 'Sedimentary cycles, ammonite diversity and palaeoenvironmental changes in the Upper Cretaceous Marambio Group, Antarctica', *Cretaceous Research*, 34: 348-366.

OLIVERO EB & LÓPEZ CABRERA MI, 2010, '*Tasselia ordamensis*: A biogenic structure of probable deposit-feeding and gardening maldanid polychaetes', *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* 292, 1-2: 336-348.

THOMAS DN *et al.*, 2008, *The Biology of Polar Regions*, Oxford University Press.

Eduardo B Olivero
Doctor en ciencias geológicas, UBA.
Investigador superior del Conicet en el CADIC, Ushuaia.
Profesor titular, Universidad Nacional de Tierra del Fuego.
Miembro correspondiente de la Academia Nacional de Ciencias de Buenos Aires.
emolivero@gmail.com

COVID-19

Desarrollan telas antivirales para barbijos de uso social

Estos nuevos tapabocas permiten inactivar Coronavirus en solo cinco minutos. Investigadoras Superiores del CONICET participaron de la dirección del proyecto.

Por **Miguel Faigón**

Científicas y científicos del CONICET, la UBA y la UNSAM desarrollaron telas tratadas con activos antivirales, bactericidas y fungicidas, para fabricar barbijos de uso social. Foto: gentileza investigadoras.

Un equipo de investigación integrado por científicas y científicos del CONICET, la Universidad de Buenos Aires (UBA) y la Universidad Nacional de San Martín (UNSAM), con el apoyo de la PYME textil Kovi S.R.L., desarrolló telas tratadas con activos antivirales, bactericidas y fungicidas para, entre otras cosas, fabricar barbijos de uso social. Sus propiedades antimicrobianas fueron testeadas con éxito por el Instituto Nacional de Tecnología Industrial (INTI) y su acción antiviral por el Instituto de Virología del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

"Los estudios realizados en el Instituto de Virología del INTA mostraron que estas telas tienen la capacidad de inhibir Coronavirus similar al SARS-CoV-2- agente patógeno que causa el COVID-19- en menos de cinco minutos", destaca Silvia Goyanes, investigadora del CONICET en el Instituto de Física de Buenos Aires (IFIBA,CONICET-UBA) y una de las directoras del proyecto. "Una gran ventaja de este desarrollo es que todos los insumos que requiere están disponibles en grandes cantidades en nuestro país y que el proceso industrial utilizado para su manufactura se puede hacer en cualquier fábrica textil, dado que es el mismo que se usa para teñir telas; por lo que es posible producir estos barbijos en las cantidades que se requiera. Este barbijo no es una promesa sino una realidad, cualquier persona que quiera comprarlo, ya puede hacerlo", agrega y aclara que, de todos modos, son aptos para uso social, pero no para uso médico o profesional.

Otra ventaja de este barbijo, que se comercializa bajo el nombre de Atom Protect, en comparación con los tapabocas comunes, es que, al ser autosanitizante, no solo disminuye simultáneamente la probabilidad de infectarse con el patógeno que provoca el COVID-19 -al menos a través de la boca y de la nariz- y la posibilidad de contagiar a otros; sino que también por sus propiedades bactericidas y antihongos es más higiénico y evita que el individuo que lo usa respire sus propios gérmenes; lo que permite que se los pueda usar muchas horas seguidas. Por la misma razón, también se reduce el riesgo de que una persona termine contrayendo una infección por tocarse el barbijo con las manos, aunque hacerlo, de todas maneras, nunca es aconsejable. A esto se suma el hecho de que, al estar fijados mediante materiales poliméricos, los activos antivirales, fungicidas y antibacterianos se mantienen en la tela, inamovibles, tras al menos quince lavados. Por el momento, estos barbijos de uso social pueden adquirirse en la fábrica al por mayor o a través de su tienda en línea.

"La ventaja que tiene este barbijo, con respecto a productos que ejercen acción antiviral a través de campos electrostáticos, es que esta acción antiviral de las telas desarrolladas no tiene fecha de vencimiento", indica Goyanes, que es también profesora titular del Departamento de Física de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA (FCEN, UBA), donde dirige el Laboratorio de Polímeros y Materiales Compuestos.

"La resistencia de los activos bactericidas, fungicidas y antivirales a ser removidos de la tela tras muchos lavados es también garantía de que la persona que usa este barbijo no va a 'tragarse' estas partículas (iones de plata y cobre y otros compuestos antimicrobianos). En este sentido, es necesario señalar que también se realizaron pruebas que mostraron que Atom Protect no es citotóxico; lo que es importante en un producto que está en permanente contacto con la piel", agrega Ana María Llois, investigadora del CONICET y directora de la Unidad Ejecutora Instituto de Nanociencia y Nanotecnología (UE-INN, CONICET-CNEA) y otra de las personas responsables de la dirección del proyecto.

Dos telas, tres capas

Las telas utilizadas para la fabricación de estos barbijos son tejidas de algodón poliéster -como el de las sábanas- que adquieren la propiedad de inactivar virus y matar bacterias y hongos a partir de ser tratadas con diversos productos antivirales y antimicrobianos que desarrolló el equipo de investigación.

La capa de tela interior del barbijo –la que queda junto a la boca y la nariz- incorpora iones de plata y otros compuestos fungicidas y antibacterianos, junto con materiales poliméricos que permiten la retención de estos activos. La capa de tela externa es tratada con un producto que contiene iones de cobre –que son los que le brindan al tapabocas la acción antiviral-, compuestos fungicidas, bactericidas y polímeros.

"Sobre la tela externa se aplica una tercera capa polimérica semipermeable que permite lentificar el proceso de absorción de la microgotas en las que se transportan las partículas virales. Lo que hace esto es otorgarles más tiempo para ejercer su efecto a los iones de cobre y al resto de los componentes antimicrobianos, cuya acción, de todas formas, es muy rápida. Si uno tira una gota de agua sobre esta capa externa, observará que va a demorar mucho tiempo en humedecer la tela", explica Goyanes.

Acción instantánea

Las investigadoras destacan que la acción antiviral y antibacteriana de los activos con que se trata la tela para fabricar estos barbijos es casi inmediata, una vez que los patógenos entran en contacto ella. Las pruebas realizadas en el INTI -para testear las propiedades bactericidas, que ya habían sido evaluadas en el Ins-

tituto de Investigación en Ingeniería Ambiental (IIIA, UNSAM)- mostraron que luego de dos minutos el número de bacterias se reducía tanto que no era posible contarlas. Además, se constataron en el INTI las propiedades fungicidas.

"En el Instituto de Investigación de Virología del INTA se hicieron los testeos de las telas contra varios virus, y se comprobó que en un período de dos horas su acción antiviral era excelente. Pero además se realizó una prueba específica para ver su capacidad para inhibir un Coronavirus similar al SARS-Cov-2 en un intervalo de solo cinco minutos, que es el tiempo mínimo de testeo, y los resultados no pudieron ser mejores. Esto significa que Atom Portect desactiva al virus en incluso menos de cinco minutos", señala Llois, quien es además investigadora de la Comisión Nacional de Energía Atómica (CNEA) y profesora titular la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA (FCEN, UBA).

Los becarios van a la fábrica

En la dirección del proyecto, junto con Goyanes y Llois, también estuvieron Roberto Candal, investigador principal del CONICET y secretario de investigación del IIIA, y Griselda Polla, directora del Equipo de Vinculación y Transferencia del IIIA. Además participaron, por parte del CONICET, la investigadora independiente Lucía Famá (IFIBA) y los investigadores asistentes Lucas Guz y Patricio Carnelli (ambos de IIIA). Pero de acuerdo con las investigadoras, uno de los motores más importantes que tuvo este desarrollo fue el trabajo que realizaron becarios y becarias durante la primera etapa de la cuarentena.

Las condiciones impuestas por la pandemia y la cuarentena, junto con la particular sinergia que implicaba este proyecto entre el CONICET, universidades nacionales y una empresa textil, llevaron a que becarios doctorales y posdoctorales del CONICET y la Agencia I+D+i, en el IFIBA y el IIIA, acudieran a la fábrica de Kovi S.R.L. en el partido bonaerense de La Matanza, para poder conocer de cerca los equipos y los procesos con los que trabajaban, realizar pruebas a escala industrial y así realizar la transferencia.

"Aunque el producto lo teníamos en mente, era importante para nosotros adecuar el proceso de fabricación a uno que se utilizara de forma usual en la empresa textil. Nosotros nos manteníamos en contacto con los becarios mediante videollamadas y filmaciones que nos enviaban para que pudiéramos observar los equipos que tenía la fábrica y los procesos que utilizaban. Me parece significativo destacar el trabajo de estos jóvenes científicos que muchas veces arrancaban su día laboral a las siete de la mañana para volver a su casa a las doce de la noche", subraya Goyanes.

Un proyecto tecnológico con una función social

El acuerdo realizado entre el CONICET, la UBA, la UNSAM y Kovi S.R.L., que le otorga a la PYME de La Matanza la licencia exclusiva para fabricar estas telas, establece que durante los primeros seis meses de producción, la empresa va a donar el 10 por ciento de las telas que produzca a pequeños talleres del conurbano bonaerense, que confeccionarán barbijos para otorgar de forma gratuita a personas que no se encuentren en condiciones de comprarlos. "Que son justamente quienes más los necesitan", señala Goyanes.

De cara al futuro

Tras esta experiencia, el desafío que se plantea ahora el equipo de investigación es diseñar mascarillas para uso médico de alta tecnología. Este nuevo desafío es uno de los proyectos seleccionados y financiados por la Agencia I+D+i en el marco de la convocatoria IP COVID 19, lanzada como parte de las acciones de la **Unidad Coronavirus**.

"La principal diferencia que tienen las mascarillas médicas respecto de los barbijos de uso social es que tienen que estar hechos con telas no tejidas; por lo tanto, los procesos y los productos son diferentes", indica Goyanes.

"De todas formas, el ejercicio de desarrollar estos barbijos sociales fue más que útil para el trabajo que viene ahora. Hay que tener en cuenta, además, que las mascarillas son un producto médico de uso constante, y lo seguirán siendo aun cuando no haya pandemia", agrega Llois.■

COVID-19

El equipo de científicos y científicas del CONICET que ya desmintió más de cien fake news sobre coronavirus

Se pusieron al hombro la tarea ni bien comenzó el aislamiento, bajo la guía de la investigadora Soledad Gori.

En los primeros días del aislamiento social y preventivo, lejos de su rutina y encerrada en su monoambiente, la investigadora del CONICET especializada en Inmunología, Soledad Gori, tuvo una idea alrededor de la pandemia que pronto mutó en proyecto titánico. Su familia estaba consternada por la irrupción del coronavirus, y como su trabajo se relacionaba con el universo de la salud y la ciencia, la atosigaban con preguntas por mensaje de texto: "¿Es cierto que se contagia a través del mate?", "¿es posible que tomar algo caliente te salve?", "¿es verdad que comenzó con un murciélago?". Ella les respondía al mismo tiempo que, por el confinamiento, se veía impedida de ir al laboratorio de Inmunofarmacología del Instituto de Química Biológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (IQUIBICEN, CONICET-UBA), donde trabaja diariamente investigando la causa de los abortos espontáneos en mujeres embarazadas. De pronto, esas preguntas tomaron una nueva dimensión, cuando cayó en la cuenta de que las noticias falsas se estaban propagando por los me-

dios de comunicación, las redes sociales y las cadenas de WhatsApp a una velocidad inusitada. El único camino posible para contrarrestarlas, pensó, era ponerse a chequear en los *papers* científicos disponibles.

"Ahora miro para atrás y ya desmentimos más de cien noticias falsas -dice Gori, cuatro meses después de haber conformado el equipo para combatirlas-. Hicimos mucho más de lo que imaginé". Habla en plural porque el proyecto Ciencia Anti *Fake News* se consolidó con otros quince colegas científicos y científicas que reclutó, en los primeros días de confinamiento. Todos provienen de las áreas de Ciencias Biológicas y de la Salud y Ciencias Exactas y Naturales, en algunos casos además cumplen tareas como voluntarios y voluntarias, analizando muestras diarias de diagnóstico de coronavirus.

A través de un trabajo conjunto entre el CONICET – junto al equipo de Ciencia Anti *Fake News* – y la Agencia de Noticias Télam, se trabajó en la elaboración de la plataforma Confiar, un sitio creado al poco tiempo de iniciado el aislamiento que ya tiene más de 150 mil visitas. Se trabajó y se continúan generando los contenidos científicos en las dos secciones fundadoras y principales del sitio: Verdadero/ Falso y Fake News. En la primera, se detallan diversos hábitos y mitos que existen en torno a la pandemia y se determina si son verdaderos o falsos en base a información científica. Por ejemplo que es verdadero que la Enfermedad Pulmonar Obstructiva Crónica (EPOC) esté asociada a un empeoramiento del cuadro por COVID-19, "Las publicaciones más recientes, que reúnen un mayor número de pacientes, mostraron que tener antecedentes de EPOC implica una mayor probabilidad de presentar un cuadro de gravedad de COVID-19", explicaron. Una tercera categoría de esa sección es Apresurado, que se utiliza para las cuestiones que aún se están investigando y de las que aún no es correcto afirmar si son verdaderas o falsas (están en estudio preliminar). Por ejemplo que es apresurado afirmar que las embarazadas tienen más riesgo de presentar cuadros severos de COVID-19: "No hay suficientes datos verificados para afirmarlo", advirtieron. La otra sección, Fake News, reúne las noticias falsas en relación a COVID-19 que circulan por los medios, las redes y las cadenas de WhatsApp. Las y los integrantes de Ciencia Anti *Fake News* fundamentan con la evidencia de los *papers* por qué son falsas.

El equipo de Ciencia anti Fake News. Foto: gentileza Soledad Gori.

El equipo de Ciencia Anti *Fake News* chequea la veracidad de entre cinco y siete noticias por semana. Una de las primeras *fake news* que desmintieron, por ejemplo, fue la que circuló en cadenas de WhatsApp y aseguraba que lavar las fosas nasales con solución fisiológica disminuía el riesgo de contraer coronavirus. "No existen evidencias científicas de que esta práctica prevenga infecciones", esclarecieron a través de la sección "Verdadero/falso" de la Plataforma Confiar. "En ese caso no teníamos mucho donde buscar –revela Gori-: era muy de medicina alternativa. En vez de chequear en *papers* lavado de fosas nasales, visitamos los portales de organizaciones oficiales de medicina".

En un futuro, el plan es llegar al origen de las *fake news* que analizan: rastrear dónde o quién generó cada pieza falsa. "Sabemos que eso nos llevaría mucho tiempo, así que lo dejamos para una segunda etapa –dice Gori-. Es un momento de mucha avidez de información, que lleva a que se saque información de cualquier lado. La tarea ahora es muy grande. Además, en este contexto todos nos creemos expertos en coronavirus y, ante la incertidumbre, tenemos la necesidad de compartir con otra persona lo que vamos sabiendo. Nadie intuye cómo va a terminar esta historia, pero no creo que las *fake news* se terminen cuando se termine el coronavirus. Creo que es un proyecto que nació en pandemia y tiene un potencial tremendo».

NEUROCIENCIAS DEL LENGUAJE

Los rostros de las palabras: ¿cómo construye significados el cerebro?

Investigadores argentinos demuestran que las palabras que nombran partes del rostro activan mecanismos sensoriomotores faciales antes que mecanismos semánticos.

Por **Jorgelina Martínez Grau**

Las palabras son manifestaciones del peculiar lenguaje de los seres humanos. Se dice que ellas evocan significados y que cuando se juntan dan lugar a conceptualizaciones abstractas que nos permiten comunicarnos. Pero, ¿de dónde surge el significado que nuestras mentes construyen al oír o ver una palabra?, ¿cómo hace el cerebro para comprender cabalmente un concepto?, ¿será que activa exclusivamente sus circuitos especializados para el lenguaje o hay algo más?

Quizás la punta del ovillo se encuentre por fuera de los circuitos clásicos del lenguaje, en

particular, en los mecanismos faciales del cerebro, aquellos que se especializan en detectar y analizar rostros. Esta fue la conjetura de los científicos del CONICET Adolfo García, Agustín Ibáñez, Eugenia Hesse y Agustina Birba que trabajan en el flamante Centro de Neurociencias Cognitivas de la Universidad de San Andrés. Teniendo en cuenta que el cerebro humano dispone de mecanismos muy específicos para procesar la información facial, es decir, circuitos que están ultra preparados para reconocer caras en una pequeña fracción de segundo y con mucha precisión, entonces –hipotetizaron los científicos– el cerebro tal vez sea capaz de *construir el significado* de un rostro en apenas milisegundos. Así surgió la pregunta de investigación: ¿Qué sucede si en lugar de *ver* un rostro, el cerebro *lee* una palabra que alude a caras o partes del rostro? ¿Procesará su significado con la misma velocidad y especificidad que cuando se enfrenta con un rostro real? ¿A qué mecanismos cerebrales acudirá?

La búsqueda por resolver estos interrogantes dio lugar a un estudio que fue publicado en la revista *Cerebral Cortex*. Este trabajo demostró que, en parte, "**comprendemos el lenguaje porque nuestro cerebro reactiva las experiencias sensoriomotoras que evoca una palabra**", manifiesta García.

El experimento

¿Cómo fue que llegaron a estas conclusiones? Los investigadores construyeron un sencillo experimento en el que los participantes debían leer las palabras que les iban apareciendo en una pantalla. Algunas eran **palabras faciales** (como 'boca', 'nariz', 'ojo') y otras **no faciales** ('pierna', 'pecho', 'brazo'). Al leerlas, tenían que decidir si se referían a partes del rostro, o no, mediante la presión de una tecla predefinida.

Mientras los participantes realizaban esta tarea, se registraba su actividad cerebral utilizando dos técnicas: en un primer experimento, mediante la **electroencefalografía (EEG)** de alta densidad; y, en un segundo experimento, mediante **registros intracraneales (iEEG)**. En la primera técnica, se colocan electrodos sobre el cuero cabelludo y se van midiendo los cambios temporales de la actividad eléctrica cerebral durante la ejecución de tareas específicas (en este caso, leer y clasificar un estímulo lingüístico). Al ser un método no invasivo, veinticinco personas sanas pudieron participar de esta prueba. Para los registros intracraneales, por el contrario, se colocan los electrodos *dentro* del cerebro. Esta es una técnica muy invasiva que solamente se utiliza con fines clínicos.

Ambas técnicas, la EEG y la iEEG, ofrecen una alta resolución temporal. Al ser tan precisas, sirven para saber exactamente cómo se modula la actividad cerebral frente a un estímulo. "La resolución temporal es muy importante porque aquí queremos saber qué es lo que pasa primero: si la información lingüística de una palabra es procesada primero por un área cerebral asociada al reconocimiento de rostro o por un área más asociada al lenguaje, y cuándo exactamente esto ocurre", indica Ibáñez. También midieron la **conectividad entre áreas cerebrales** para ver cómo se acoplan las diferentes regiones del cerebro, y utilizaron **algoritmos de *decoding***, una técnica de aprendizaje de máquina que hace posible predecir una señal.

Los resultados

"En nuestro estudio, descubrimos que **las palabras que nombran 'partes de la cara' les echan mano a los circuitos de percepción facial de un modo crítico y muy rápido**", señala García. "La teoría tradicional dice que el cerebro tiene estructuras especializadas en donde unas procesan 'rostros' y otras procesan 'lenguaje'", añade Ibáñez. "Lo que pudimos constatar es que **la experiencia sensoriomotora**, de reconocimiento de rostros en este caso, **juega un rol importante en el procesamiento semántico**, es decir, en el significado de las palabras asociadas a rostros. Cuando uno escucha las palabras 'ojos', 'cejas', 'boca', el giro fusiforme, que se encarga del reconocimiento de rostros, se activa como si estuviese efectivamente viendo las caras".

Además, estas redes neuronales en apariencia diferentes, las semánticas y las faciales, se comunican entre sí. De hecho, los científicos descubrieron que, durante el procesamiento de palabras faciales, la conectividad entre ambos circuitos es mayor en la ventana de tiempo temprana, es decir, al inicio de la interacción, en los primeros 200 milisegundos (ms).

En conclusión, este experimento muestra que, para comprender las palabras, el cerebro humano primero reactiva las experiencias corporales distintivas que éstas evocan (en este caso, información específica de los rostros) y luego acude a procesos conceptuales más generales. Estos resultados podrían tener diversas **aplicaciones**, desde educativas o pedagógicas hasta clínicas. A nivel teórico, "nuestro estudio muestra que las áreas de procesamiento de rostro –que no son áreas del lenguaje– discriminan lingüísticamente", expresa Ibáñez, "esto tiene un impacto relevante en la teorización de cómo funciona y se construye el significado. "Estamos rodeados de lenguaje", dice García, "todo el día estamos escuchando, leyendo palabras, escribiendo, pensando con palabras. El lenguaje nos atraviesa, nos constituye. Por eso, saber cómo comprendemos las palabras es fundamental para entender uno de los principales sistemas que nos permiten comunicarnos desde que nos levantamos hasta que nos acostamos". ■

Créditos imagen: Lucas Neufeld, Eugenia Hesse, Agustina Briba, Adolfo García y Agustín Ibáñez (2020).

Glosario

Ambiente anóxico. Sector del fondo marino o lacustre con limitada circulación de agua, baja cantidad de oxígeno disuelto en ella.

Ambiente intermareal. Sector del mar cercano a tierra firme que queda alternativamente inundado y descubierto con el ascenso y descenso de la marea.

Ambiente sublitoral. Ambiente submareal.

Ambiente submareal. Sector de la plataforma marina por debajo de la línea de la marea baja.

Amonites (*Ammonoidea*). Moluscos marinos extinguidos de la clase de los cefalópodos (emparentados con los actuales pulpos y calamares), cuyos fósiles se encuentran principalmente en rocas mesozoicas, pero aparecieron antes, en el Devónico Inferior.

Anélidos (*Annelida*). Gusanos con el cuerpo segmentado; incluyen poliquetos, lombrices, sanguijuelas y otros grupos menores.

Arcillita. Roca sedimentaria compacta formada por 50% o más de granos minerales arcillosos de menos de 4 micrómetros.

Arenisca. Roca sedimentaria formada por granos de entre 0,062 y 2mm de diámetro, en cuya composición predominan el cuarzo, los feldespatos y los fragmentos de rocas.

Arrecife. Estructura de relieve positivo en el fondo marino a poca profundidad; puede estar formada por rocas o bien por esqueletos de organismos (bioherma).

Arrecifes coralinos. Ecosistemas marinos complejos generados principalmente por el crecimiento de colonias de corales, y que son habitados por gran diversidad de organismos.

Artrópodos (*Arthropoda*). Grupo que incluye a más del 80% de las especies animales vivientes, entre los que se encuentran los insectos, crustáceos, quelícerados (arañas y escorpiones), miriápodos (ciempiés), los extinguidos trilobites, etcétera.

Basalto. Roca volcánica muy dura y compacta de color oscuro y hasta negro.

Basaltos escalonados siberianos (*Siberian traps*). Extensas formaciones resistentes de rocas basálticas, resultado de intensas erupciones volcánicas ocurridas en Siberia a finales del Pérmico.

Belemnites (*Belemnitida*). Orden extinguido de cefalópodos que vivieron entre el Triásico y el Cretácico tardío, con esqueleto calcáreo interno de forma cónica.

Bentos. Ambiente dentro o sobre los sedimentos del fondo del mar, lagos o ríos. El adjetivo 'bentónico' se aplica específicamente a los organismos que lo habitan.

Biohermas. Arrecifes o montículos de perfil lenticular de origen biológico.

Biósfera. El conjunto de los seres vivos de nuestro planeta, más el agua, la tierra firme y el aire en los que habita.

Biostromas. Acumulaciones tabulares de origen biológico que no generan relieve en el fondo marino.

Biota. El conjunto de los seres vivos de una región, ecosistema o período geológico.

Braquiópodos (*Brachiopoda*). Animales marinos bentónicos, con cuerpo protegido por dos valvas, de alimentación suspensívora. Sus integrantes están mayoritariamente extinguidos (entre otros espiriféridos, prodúctidos), y unos pocos grupos viven en la actualidad (entre ellos rinconélidos y terebratúlidos).

Briozoos (*Bryozoa*). Invertebrados acuáticos coloniales de alimentación suspensívora.

Cadena alimentaria (o trófica). Sucesión de transferencia de nutrientes de unas a otras especies integrantes de un ecosistema, de suerte que cada una se alimenta de la que la antecede y alimenta a la que la sigue. El flujo de nutrientes constituye el flujo de energía química que los organismos necesitan para vivir.

Caliza. Roca sedimentaria formada principalmente por carbonato de calcio.

Cefalópodos (*Cephalopoda*). Invertebrados marinos del *phylum* de los moluscos, actualmente compuesto por pulpos, calamares, sepias y nautilos, y entre los extinguidos amonites y belemnites.

Cimmeria. Nombre de un antiguo grupo de microcontinentes que durante el Carbonífero se separaron de Gondwana en el hemisferio sur y se unieron a Eurasia en el norte. Lo componían partes de los actuales Sureste asiático, China meridional, Tíbet, Irán y Turquía.

Corales escleractinios (*Scleractinia*). Animales marinos bentónicos coloniales o solitarios del grupo de los *Cnidaria* que forman exoesqueletos de carbonato de calcio y constituyen el principal grupo de corales modernos, formadores de la mayoría de los arrecifes actuales.

Corales faceloides. Los que tienen colonias con esqueletos ramificados en forma de haces o fascículos.

Corales rugosos (*Tetracorallia*). Orden extinguido de corales solitarios y coloniales abundantes en los mares desde el Ordovícico medio hasta el Pérmico tardío.

Corales tabulados (*Tabulata*). Corales paleozoicos extinguidos. Su esqueleto presenta particiones horizontales llamadas *tabulae* que dieron nombre al grupo.

Crinoideos (*Crinoidea*). Organismos conocidos como lirios de mar, pertenecen al *phylum* de los equinodermos.

Cronoestratigrafía. Estudio y organización de los estratos en unidades basadas en su edad y sus relaciones temporales.

Crustáceos. Grupo de artrópodos, la mayoría acuáticos, tanto marinos como de agua dulce y que viven en todas las

profundidades. Entre ellos, cangrejos, langostas, langostinos y camarones.

Cuenca. En geología el término se refiere a *cuencas sedimentarias*, que son zonas deprimidas por hundimiento (técnicamente, *subsidencia*) de la corteza terrestre en las que se acumulan sedimentos. Suelen reunir condiciones adecuadas para la formación de petróleo, gas natural o carbón.

Datación radimétrica. Determinación de la edad absoluta de sustancias midiendo la proporción que estas contienen entre los isótopos radiactivos y los productos de su desintegración. Para sustancias orgánicas de hasta unos 60.000 años atrás se usa el carbono 14; para muestras más antiguas, diversos isótopos de potasio, argón, rubidio, estroncio, samario, neodimio, uranio, torio y plomo.

Diversificación. Radiación.

Endemismo. Especie o grupo que solo vive en determinado sitio.

Englazamiento. La cobertura de una superficie por una gruesa capa de hielo o un glaciar.

Equinodermos (*Echinodermata*). *Phylum* de animales marinos que incluye entre otros a estrellas, pepinos, erizos y lirios de mar.

Escafítidos (*Schaphitidae*). Familia extinguida de moluscos cefalópodos del orden de los amonites.

Escala cronoestratigráfica. Escala que incluye todas las rocas formadas en cada una de las unidades de tiempo geológico relativo reconocidas por los organismos internacionales de nomenclatura estratigráfica. En orden decreciente de generalidad: eonotemas, eratemas, sistemas, series y pisos.

Escala geocronológica Ver Tiempo geológico.

Escalones siberianos (*Siberian traps*). Ver Basaltos escalonados siberianos.

Espiriféridos (*Spiriferida*). Organismos de un orden extinguido del *phylum* de los braquiópodos, común en el Paleozoico.

Esquisto. Roca metamórfica con una estructura de planos exfoliables.

Estratificación. Disposición de los sedimentos y las rocas sedimentarias en sucesivas capas o estratos.

Estratigrafía. Área de la geología que se ocupa de los procesos de estratificación y revela la naturaleza y disposición de las rocas estratificadas, la correlación de los materiales y de los sucesos, y el orden temporal de ambos.

Estrato. Capa o masa de rocas sedimentarias de composición homogénea o gradualmente cambiante, separado de capas similares, por encima y por debajo, por superficies llamadas de estratificación.

Estratotipo y punto de límite global. Conocido como GSSP, por *global stratotype section and point*, es un punto acordado internacionalmente sobre una sección estratigráfica (y materializado en la roca mediante una placa) que define el límite inferior de un piso (*stage*) en la escala del tiempo geológico. Muchos, aunque no todos, los GSSP se basan en cambios paleontológicos.

Estrofoménidos (*Strophomenida*). Organismos del orden paleozoico más numeroso y diverso del *phylum* de los braquiópodos.

Explosión cámbrica. Radiación cámbrica.

Extinción masiva. Rápida y generalizada desaparición de especies de seres vivos a escala planetaria.

Fenestélidos (*Fenestellidae*). Organismos pertenecientes al *phylum* de los bryozoos.

Foraminíferos. Organismos unicelulares principalmente marinos y por lo general muy pequeños.

Formación geológica. Unidad litológica primaria de suficiente extensión para tener valor cartográfico. Dos o más formaciones con características litológicas semejantes forman un *grupo estratigráfico*.

Gastrópodos (*Gastropoda*). Invertebrados marinos del *phylum* de los moluscos, caracoles.

Generalista trófico. Organismo omnívoro.

Glaciación gondwánica. Conjunto de episodios de formación de glaciares y campos de hielo acaecidos en el supercontinente Gondwana y asociados con la edad de hielo del Paleozoico tardío.

Gondwana. Nombre de un antiguo supercontinente austral, integrado por parte de los actuales América del Sur, África, India peninsular, Australia y Antártida.

Granito. Roca plutónica de textura granular compuesta principalmente por cantidades similares de cuarzo, feldespato y mica.

Graptolites. Grupo extinguido de animales coloniales de distribución mundial entre el Cámbrico tardío y el Carbonífero, cuyos fósiles tienen la apariencia de trazos escritos sobre la roca.

Hexacorales (*Hexacorallia*). Grupo del *phylum* de los cnidarios que incluye a corales pétreos y anémonas, coloniales y solitarios.

Horizonte. Capa característica, generalmente muy fina, ubicada en una posición concreta de una secuencia estratigráfica.

Icnoespecie. Icnotaxón equivalente a la especie de la taxonomía linneana.

Icnogénero. Icnotaxón equivalente al género de la taxonomía linneana.

Icnotaxón. Taxón basado en los rastros (actuales o fosilizados) de la actividad de un organismo.

Inocerámidos (*Inoceramidae*). Familia extinguida de bivalvos marinos.

Laurasia. Nombre de un antiguo supercontinente austral, integrado por parte de los actuales Europa, Asia y América del Norte.

Laurentia (no confundir con *Laurasia*). Antigua placa continental que muchas veces fue un continente separado y otras, parte de continentes mayores y de supercontinentes. Originalmente incluyó parte de Groenlandia y el noroeste de Escocia. Hoy es el corazón geológico de América del Norte.

Morfotipo. Forma característica de un conjunto de organismos (de la misma especie o no) que comparten caracteres morfológicos adaptativos similares.

Nerineoideos (*Nerineoidea*). Familia extinguida de moluscos gastrópodos típicos del Jurásico y del Cretácico cuyas conchas son fácilmente reconocibles por sus pliegues espirales internos.

Nicho ecológico. Lugar que ocupa una especie en un ecosistema como consecuencia de su función, de su forma de

nutrición y de sus relaciones con las otras especies.

Nostoceratidos (*Nostoceratidae*). Familia extinguida de moluscos cefalópodos del orden de los amonites.

Ontogenia. Historia del desarrollo y crecimiento de un organismo.

Paleo-. Prefijo que refiere al pasado geológico. Así, paleogeografía es el estudio de la superficie terrestre a lo largo de ese pasado; paleoecuador indica el ecuador terrestre en el mismo lapso; paleoespecies son aquellas extinguidas solo descriptas mediante el estudio de fósiles, etcétera.

Paleotethys. Océano que existió por unos 300Ma en las márgenes boreales del supercontinente Gondwana desde mediados de Cámbrico hasta el Triásico tardío.

Pangea. Gran supercontinente que se formó hace unos 425Ma por fusión de los supercontinentes Laurasia y Gondwana y se comenzó a desintegrar hace unos 200Ma. Estaba centrado en el ecuador y rodeado por el océano Panthalassa.

Panthalassa. Océano global que en el Pérmico y el Triásico rodeaba al supercontinente Pangea.

Pigidio. Parte posterior del cuerpo o caparazón en algunos artrópodos, como por ejemplo en los extinguidos trilobites.

Piso (*stage*). Sucesión de estratos rocosos formados en el lapso de una edad del tiempo geológico. Es la unidad cronoestratigráfica de menor nivel jerárquico de las internacionalmente reconocidas.

Poliplacóforos (*Polyplacophora*). Grupo de moluscos con placas articuladas en la superficie dorsal presentes desde el Cámbrico tardío.

Pólipos. Tipo morfológico de los cnidarios, solitario o coloniales, compuesta por una columna y tentáculos.

Poliquetos (*Polychaeta*). Una clase de gusanos, mayoritariamente marinos, del *phylum* de los anélidos.

Principio de superposición. En su forma más simple establece que, en una secuencia estratigráfica no deformada, los estratos más antiguos están por debajo de los más recientes.

Prodúctidos (*Productida*). Grupo extinguido de braquiópodos, con espinas en una o ambas valvas, frecuentes entre el Ordovícico y el Pérmico.

Provincia biogeográfica Weddelliana. Una región que abarcaba la Patagonia austral, Nueva Zelanda, el sureste de Australia y el oeste de la Antártida cuando todas esas masas continentales estaban unidas a fines del Cretácico.

Provincia magmática del Atlántico central (*Central Atlantic Magmatic Province*, CAMP). Gran acumulación de rocas ígneas anterior a la formación del Atlántico norte y que, a fines del Triásico, ocupaba vastas porciones de lo que hoy es el sur de Europa, el norte de África y el sureste de América del Norte.

Radiación, Radiación adaptativa. Marcado incrementos en la diversidad de especies, los cuales pueden afectar a uno o a muchos grupos de seres vivos, y en general responde a cambio ambiental que proporciona nuevos recursos o abre nuevos nichos ecológicos.

Radiación cámbrica. Acontecimiento sucedido hace unos 541Ma y que duró cerca de 20Ma, durante el cual surgieron la mayoría de los grandes *phyla* de animales.

Revolución marina del Paleozoico medio. Gran cambio ecológico ocurrido en los océanos de hace unos 400Ma, cuando los continentes comenzaron a aportar a los mares nutrientes orgánicos que transformaron todos los ambientes marinos.

Rinconélidos (*Rhynchonellida*). Grupo de braquiópodos presentes desde el Ordovícico temprano y sobrevivientes en la actualidad.

Roca sedimentaria. Roca formada en el exterior de la corteza terrestre mediante un proceso de sedimentación. La caracteriza su estratificación.

Sedimentación. Proceso por el cual los materiales provenientes de la erosión y meteorización de las rocas se depositan o precipitan, pasando a ser sedimentos.

Serpúlidos (*Serpulidae*). Familia de anélidos poliquetos casi exclusivamente marinos que secretan tubos calcáreos.

Sistema. Unidad fundamental de la clasificación cronoestratigráfica, comprende los estratos rocosos depositados en el mismo período geológico.

Suspensívoro. Organismo que se alimenta de partículas orgánicas suspendidas en la columna de agua.

Terebratúlidos (*Terebratulida*). Grupo de braquiópodos presentes desde el Devónico temprano y sobrevivientes en la actualidad.

Tethys. Océano que existió en el Mesozoico entre los supercontinentes de Gondwana y Laurasia.

Tiempo absoluto. Es la antigüedad en años de los estratos rocosos y los fenómenos geológicos, y se expresa en millones de años antes del presente (Ma).

Tiempo geológico. Escala de tiempo que establece intervalos a lo largo de la historia de la Tierra, desde su origen hasta el presente. Dichos intervalos son las unidades geocronológicas, las que se llaman, enunciadas en sentido decreciente de generalidad: eones, eras, períodos, épocas y edades.

Tiempo relativo. Es la antigüedad de unos estratos rocosos o fenómenos geológicos con relación a otros.

Trazas fósiles. Rastros en la roca producidos por la interacción de organismos vivos con el sustrato, como huellas, nidos, madrigueras, excrementos fosilizados o coprolitos, señales de mordeduras, etcétera.

Trigonias. Grupo de moluscos bivalvos marinos muy comunes en el Mesozoico.

Trilobites. Grupo de artrópodos marinos paleozoicos, extinguido en el Pérmico temprano.

Variación interespecífica. La que se advierte entre especies.

Variación intraspecífica. La que se advierte entre individuos o poblaciones de una misma especie.

Zona. El intervalo menor de las clasificaciones estratigráficas. Hay biozonas, litozonas, cronozonas, magnetozonas y zonas quimioestratigráficas.

SUSCRIBITE A CIENCIA HOY DE LOS CHICOS

¡NO TE PIERDAS EL CONOCIMIENTO DE LAS CIENCIAS!

Para suscribirte, ingresá a:
www.chicosdecienciahoy.org.ar

Tel (011) 4961 1824
chicos@cienciahoy.org.ar

CHicosdeCienciaHoy
@chicosdecienciahoy

DISTINCIÓN FRANCO-ARGENTINA A LA INNOVACIÓN 2020

CALIDAD DEL AIRE — TECNOLOGÍAS DEL AGUA — ENERGÍAS E INNOVACIÓN TECNOLÓGICA

ifargentine.com.ar

AMBASSADE DE FRANCE EN ARGENTINE
Liberté
Égalité
Fraternité

INSTITUT FRANÇAIS
Argentine

TOTAL

Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación
Argentina

Ecos 2020

Proyectos de investigación conjunta entre Argentina y Francia

Convocatoria abierta hasta el 30 de octubre 2020

ifargentine.com.ar

AMBASSADE DE FRANCE EN ARGENTINE
Liberté
Égalité
Fraternité

INSTITUT FRANÇAIS
Argentine

Alliance Française
Argentine

Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación
Argentina