



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.

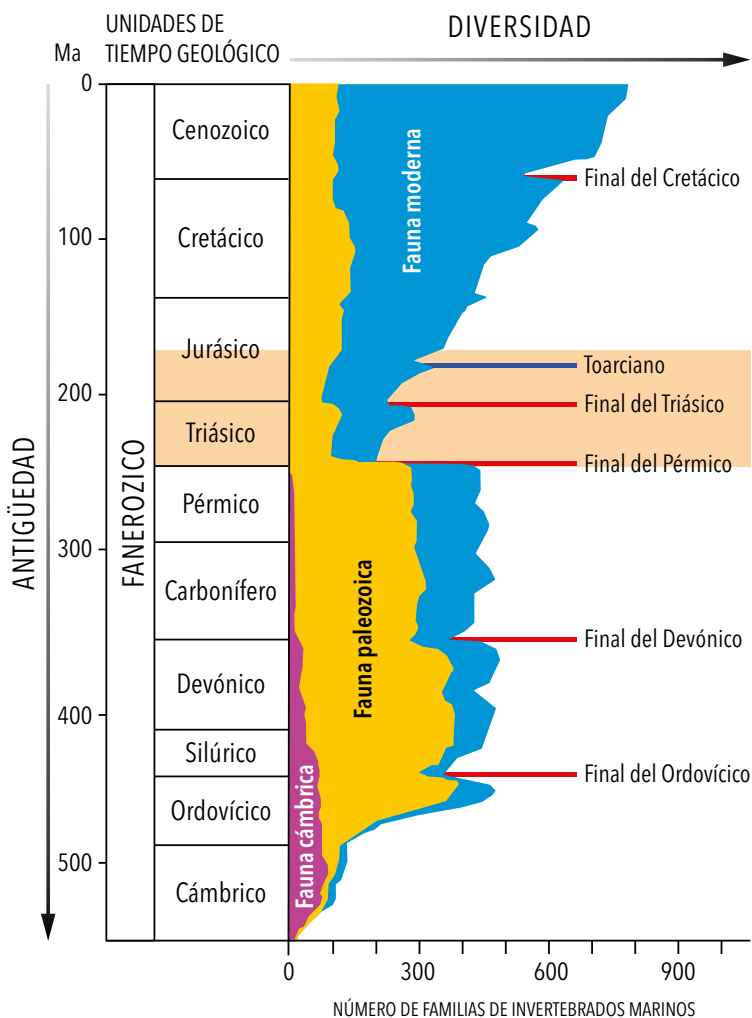
Si analizamos las variaciones de la diversidad de especies en los últimos 541 millones de años (Ma), es decir, desde el comienzo del Paleozoico hasta el presente, advertiremos que en ese lapso ocurrieron numerosas extinciones, pero cinco de ellas se destacan por sus tremendas consecuencias, al punto 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 km³ 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 diezmadados, 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

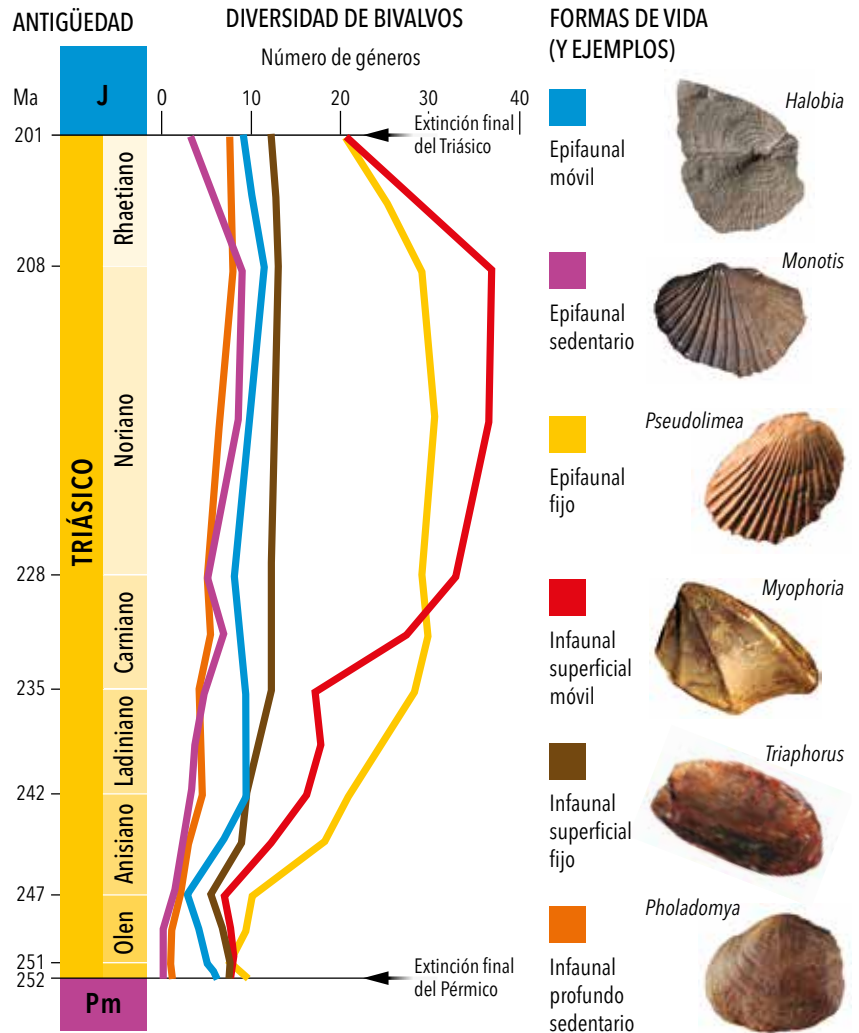
en todo el mundo. La vida no empezó a recuperarse sino hasta mediados de ese período, para cuando aparecieron numerosas innovaciones evolutivas que contribuyeron a una diversificación de muchos grupos. Para fines del Triásico (201Ma) la diversidad de los moluscos bivalvos, por ejemplo, había alcanzado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

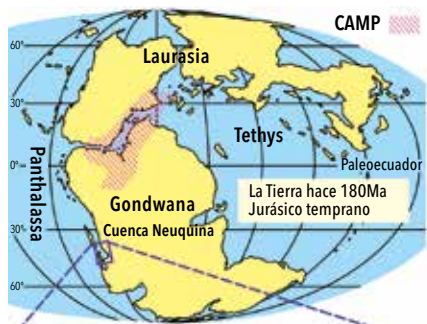


Recuperación de la fauna marina triásica mundial, luego de la extinción de fines del Pérmico y hasta la extinción de fines del Triásico. Se ejemplifica con las variaciones de diversidad en el registro fósil de los bivalvos, discriminados por los modos de vida principales (escala horizontal en número 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.

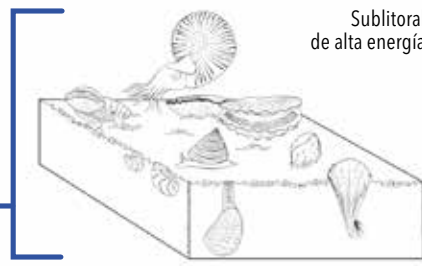
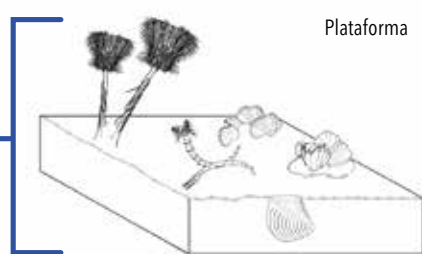
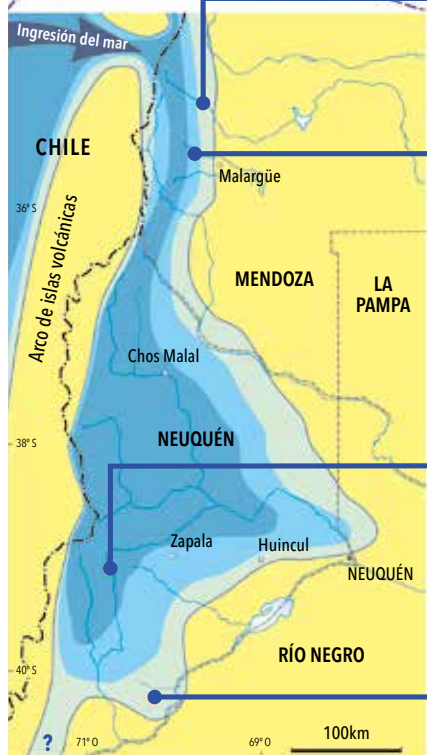
otros moluscos, como los gastrópodos y los amonites. Los corales aparecen ya representados por los escleractinios, formadores de arrecifes en la actualidad.

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%



RECONSTRUCCIÓN DE ALGUNOS AMBIENTES MARINOS DEL JURÁSICO TEMPRANO EN LA CUENCA NEUQUINA



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 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.

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.

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 trigonías, 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.

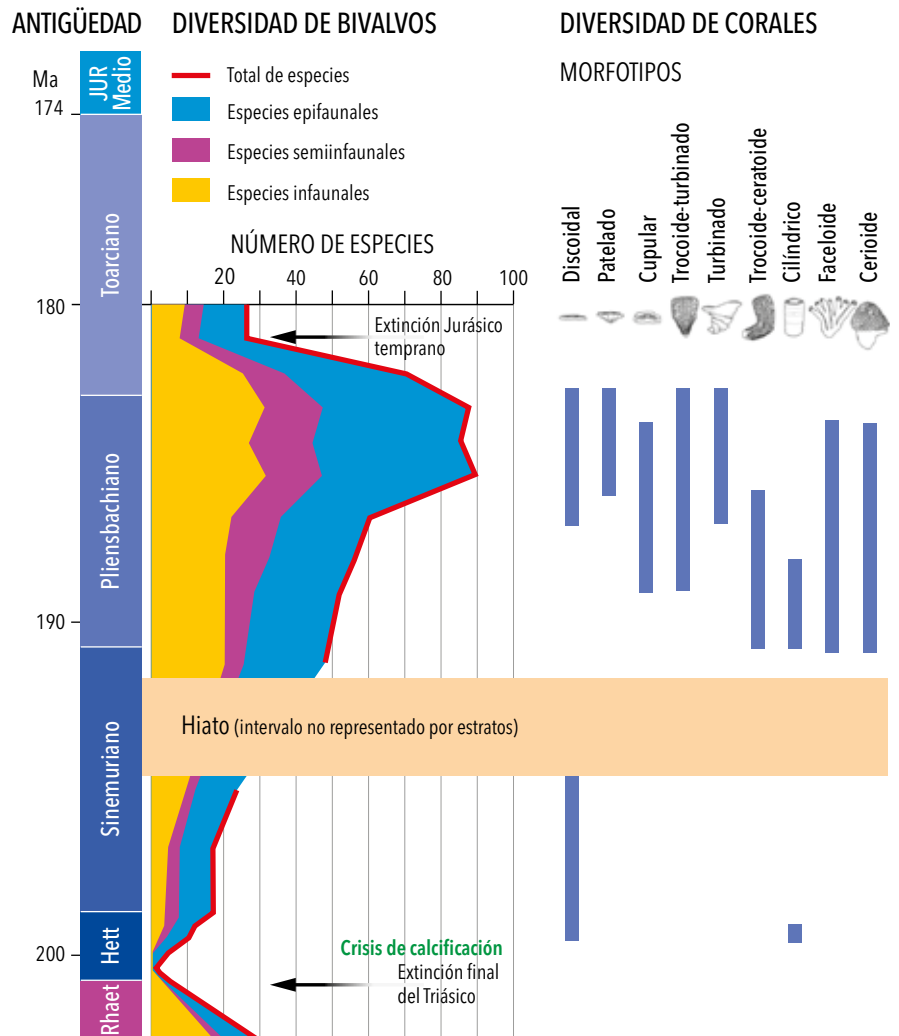
En aguas más profundas de la plataforma continental eran frecuentes los braquiópodos, con formas que vivían posadas en el sustrato, u otras que se fijaban a algún elemento duro por un pedúnculo. No eran raros los lirios de mar, cuya presencia suele manifestarse por el hallazgo de fragmentos de sus tallos. 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

podieron 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 espiríferidos) y solo sobrevivieron algunos órdenes que llegaron hasta la actualidad (por ejemplo, los rinconélidos y los terebratulidos). 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 Manceño

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