

María Alejandra Pagani

Museo Paleontológico Egidio Feruglio (MEF-CONICET)

Arturo TaboadaCentro 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 microconti-

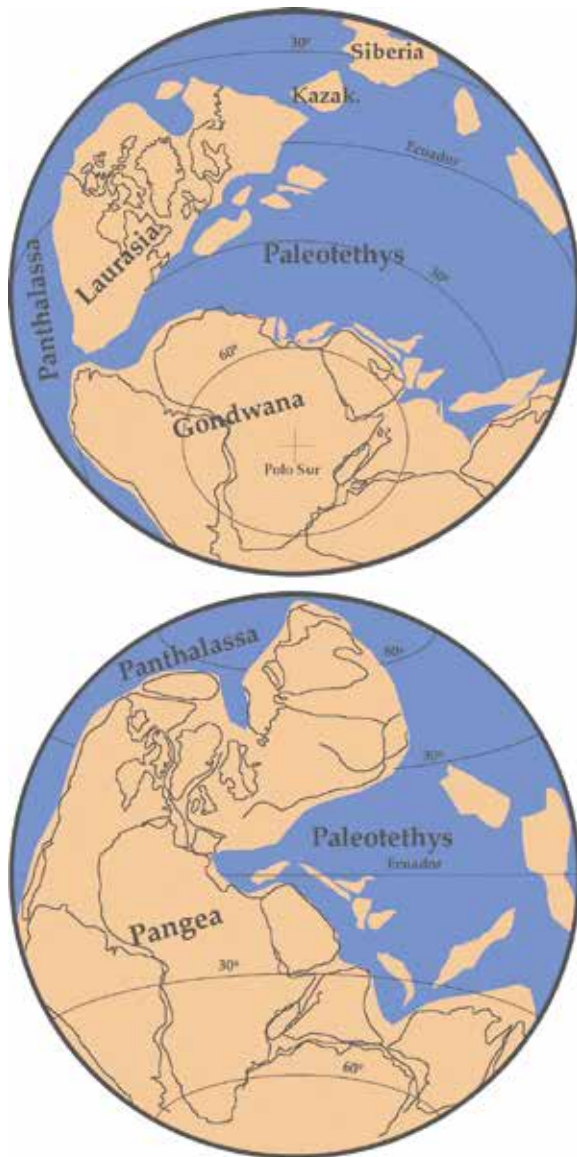
nente *Cimmeria*, adyacente a *Gondwana* oriental. A lo largo del Paleozoico tardío, *Laurasia* y *Gondwana* fueron aproximándose, hasta que finalmente se unieron a finales del Pérmico y formaron el supercontinente *Pangea*.

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 ex-

tinción 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*.

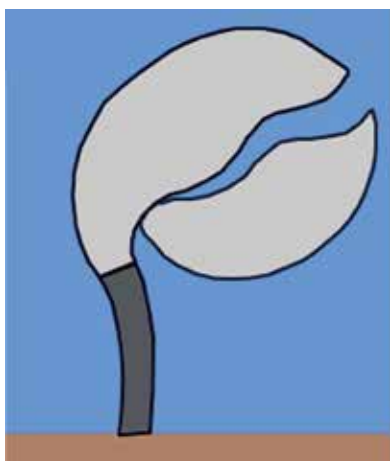
Uno de los protagonistas de estos mares fueron los braquiópodos, que tuvieron una notable diversificación y adquirieron nuevas y variadas de formas, como las adoptadas por dos de sus grupos: los *prodúctidos* y los *espiríferidos*, que vivían apoyados sobre el fondo marino. Los *prodúctidos* poseían largas espinas en sus valvas que los anclaban a sedimentos blandos, mientras que los *espiríferidos* 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 *amonoides* 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.

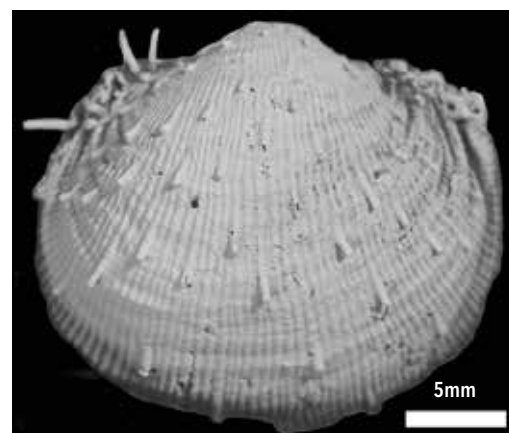
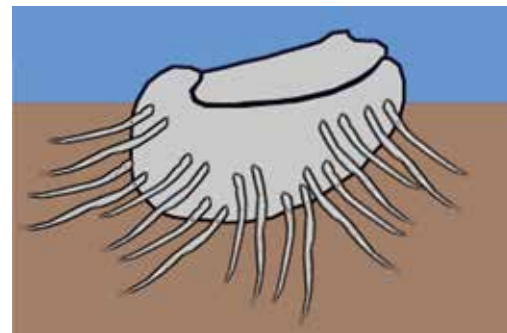
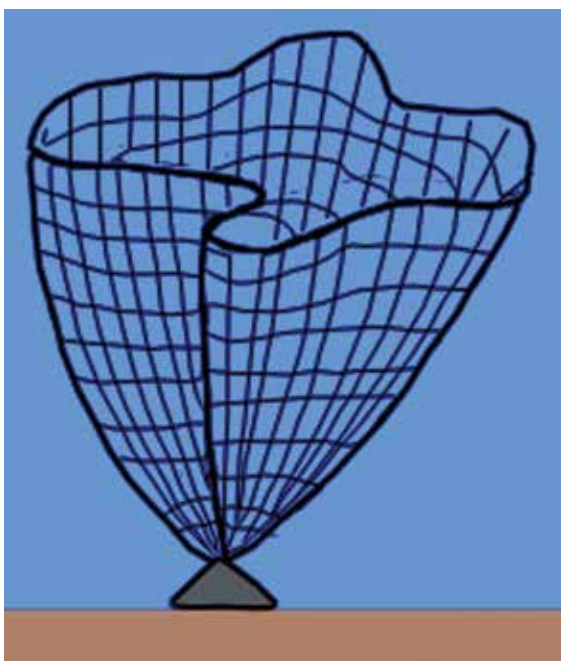
Sin embargo, no todo fue expansión y diversificación. De hecho, para algunos grupos el Paleozoico tardío fue un momento de declinación y hasta de extinción. Tal es el caso de los *graptolites*, que desaparecieron en el Carbonífero, y el de los *trilobites* —cuya historia más antigua relata el artículo ‘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 *espiríferidos*. Izquierda, reconstrucción de su modo de vida; en el centro y derecha, espiríferidos 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 fenestrelidos. Derecha: ejemplar del Carbonífero de la Patagonia.

Derecha. Arriba: reconstrucción del modo de vida de los braquiópodos productinidos. 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, sobrevinida 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.

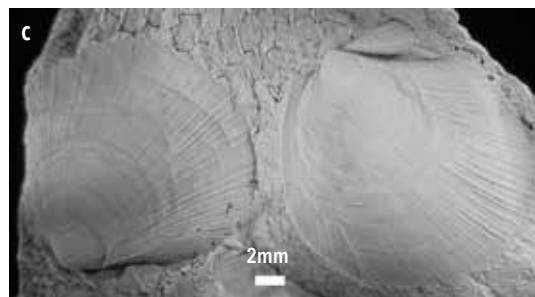
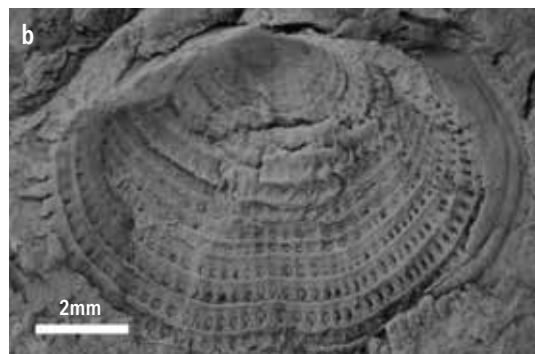
El caso de la Patagonia

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.

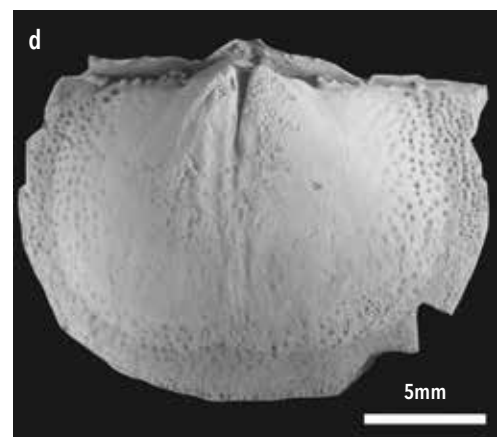
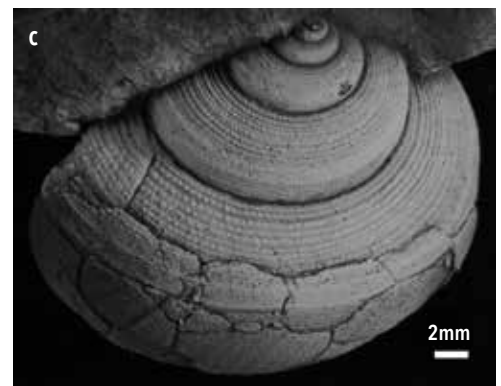
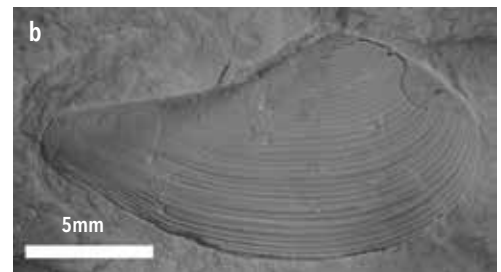
Esta circunstancia explica características singulares de la Patagonia, vinculadas con esa separación del mar-

gen 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).

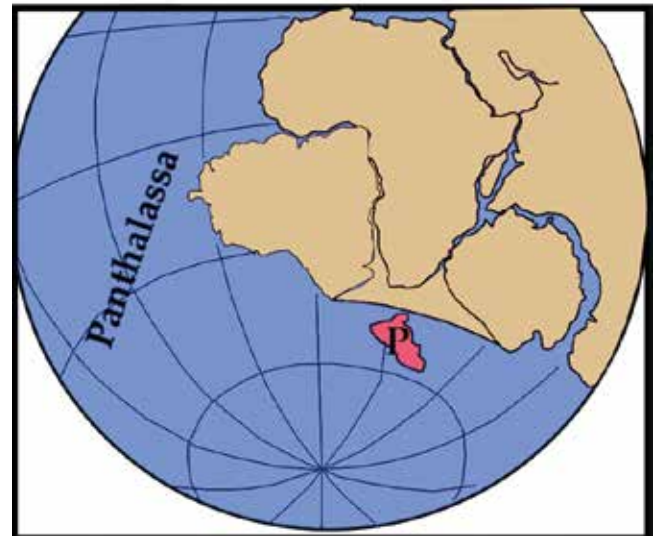
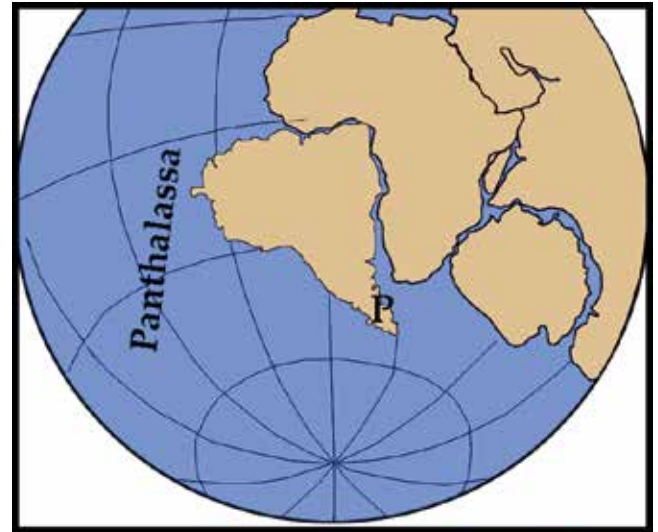


lo sugieren los numerosos rastros de actividad glacial y también la mayor afinidad de sus faunas con las del este de Australia y de la Península Antártica. En especial, un grupo de invertebrados, los braquiópodos productivos, brinda pistas sobre dicha desconexión, pues muestran más afinidad con animales 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 km² 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. 

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.